Précis d'histologie / par Mathias Duval.

Contributors

Duval, Mathias, 1844-1907.
Royal College of Physicians of Edinburgh

Publication/Creation

Paris : Masson, 1897.

Persistent URL

https://wellcomecollection.org/works/z5e9w4v5

Provider

Royal College of Physicians Edinburgh

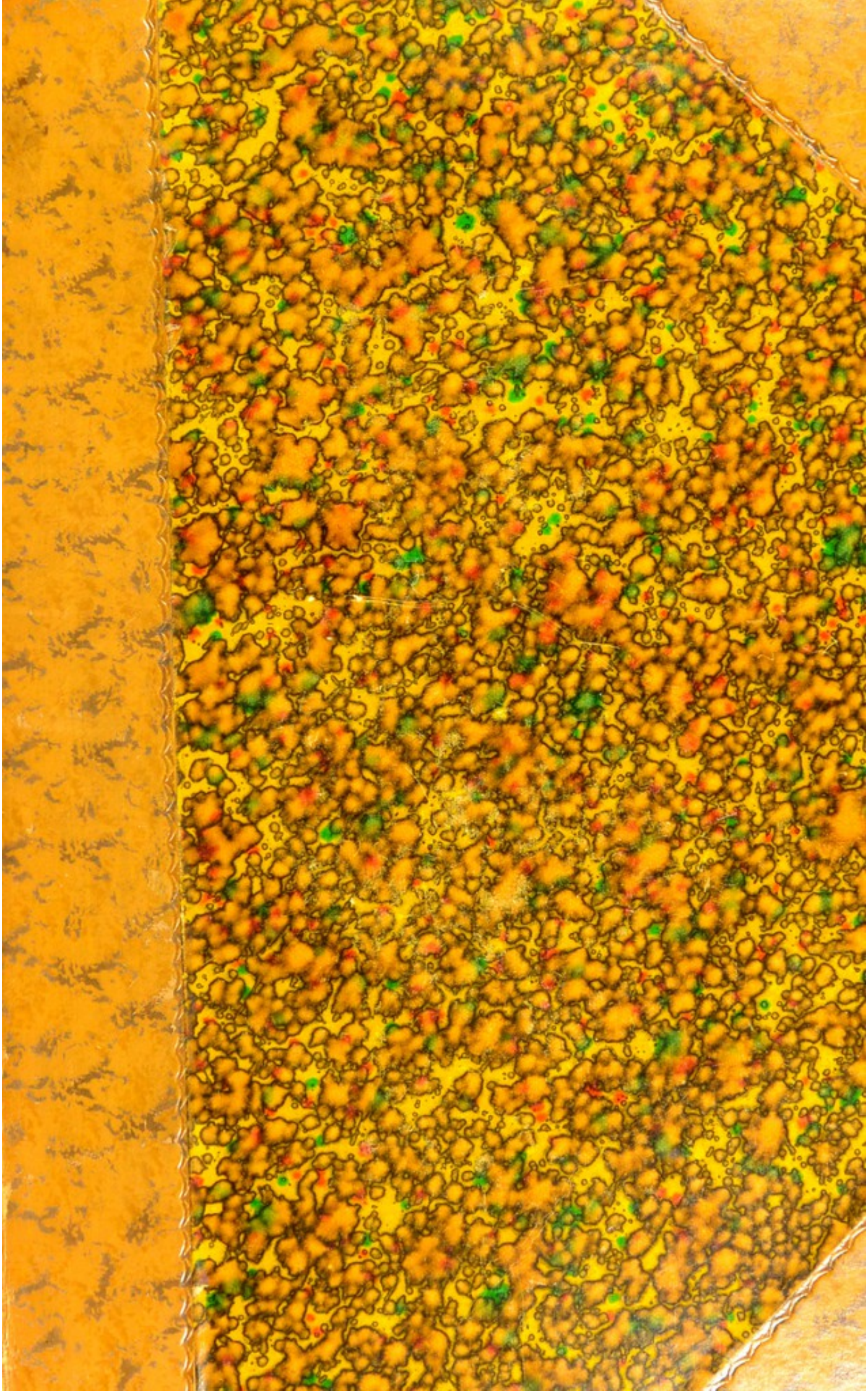
License and attribution

This material has been provided by This material has been provided by the Royal College of Physicians of Edinburgh. The original may be consulted at the Royal College of Physicians of Edinburgh. where the originals may be consulted.
This work has been identified as being free of known restrictions under copyright law, including all related and neighbouring rights and is being made available under the Creative Commons, Public Domain Mark.

You can copy, modify, distribute and perform the work, even for commercial purposes, without asking permission.

wellcome collection

Wellcome Collection
183 Euston Road
London NW1 2BE UK
T +44 (0)20 7611 8722
E library@wellcomecollection.org
https://wellcomecollection.org



P5.32

R.C.P. EDINBURGH LIBRARY

Digitized by the Internet Archive
in 2016

https://archive.org/details/b21964373

PRÉCIS
D'HISTOLOGIE

PAR

MATHIAS DUVAL

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

MEMBRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

ROYAL COLLEGE OF PHYSICIANS, EDINR. LIBRARY.

Ouvrage accompagné de 408 figures

PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1897

Tous Droits réservés.

PRÉFACE

Ce volume est le résumé d'une partie des cours que, depuis un peu plus de dix ans, j'ai l'honneur de professer à la Faculté de médecine. Je dis *une partie*, parce que le cours comprend à la fois l'histologie et l'anatomie microscopique, et que le présent *Précis* ne comprend que l'histologie proprement dite, c'est-à-dire l'anatomie générale; mais il sera, dans un bref délai, suivi d'un autre ouvrage consacré à l'anatomie microscopique.

Ceci est donc, à tous égards, une œuvre modeste d'enseignement, et pourrait facilement se passer de toute préface, d'autant que, fort heureusement, l'histologie est dégagée aujourd'hui, en France, de toute idée de doctrine exclusive, d'école personnelle, et qu'il n'y a pas lieu de mettre en tête de ce volume une profession de foi scientifique. Et cependant j'ai tenu à placer ici quelques pages d'introduction, dans lesquelles ne sera soulevée aucune espèce de question générale, mais où je veux simplement expliquer le point de vue essentiellement didactique auquel je me suis placé en décidant le plan de ce livre et en exécutant les détails de ce plan; ainsi j'indiquerai les principes qui me guident également dans la pratique de mon enseignement oral.

Aujourd'hui que la *théorie cellulaire* règne sans conteste en anatomie, un traité d'histologie ne peut commencer autrement que par une étude générale de la *cellule*. C'est ce que font en effet tous les auteurs d'ouvrages de ce genre. Mais il nous semble que cela ne suffit pas. Puisque l'étude générale de la cellule nous fait concevoir l'organisme comme une association de cellules, pourquoi, au lieu d'entrer de suite dans l'étude des divers groupes de cette association, c'est-à-dire des divers tissus, pourquoi ne pas montrer d'abord comment se forment ces groupes et cette association, par multipli-

cation d'une cellule primitive, l'*ovule fécondé?* L'histologie aurait donc, comme introduction, l'étude de la fécondation, de la segmentation, de la formation du blastoderme et enfin des dérivations blastodermiques. C'est en effet par ces notions fondamentales que je fais précéder, chaque année, l'exposé des matières qui font l'objet spécial du programme de l'année. Les notions actuellement bien établies sur la nature du spermatozoïde, par exemple, permettent de voir, dans les faits relatifs à la fécondation, un des cas les plus significatifs de la physiologie générale des cellules, et ensuite la connaissance de la segmentation et de la formation de blastoderme devient le point de départ de l'étude spéciale de n'importe quel groupe de tissus ou d'éléments anatomiques.

En effet l'étude générale de la cellule, par laquelle débute nécessairement tout traité d'Histologie, nous apprend à connaître le processus de division dit de caryocinèse et comment, pendant cet acte, tout tend à assurer une répartition égale, dans les noyaux des cellules filles, de la *chromatine* primitivement contenue dans le noyau de la cellule mère. Mais si frappante que soit cette répartition, elle ne nous apparaît avec sa signification complète, que lorsque nous assistons aux processus semblables ou inverses, mais en tout cas de même ordre, dont les cellules sexuelles sont le siège. Dans la production du spermatozoïde, dans la maturation de l'ovule, nous voyons se produire des réductions chromatiques préparatoires de l'acte de la fécondation qui n'est qu'une *caryogamie égale*, c'est-à-dire une fusion de quantités égales de chromatine mâle et de chromatine femelle, de même que, mais en sens inverse, la caryocinèse n'est qu'une division en deux moitiés égales et équivalentes de la chromatine de la cellule mère. Enfin, l'œuf fécondé étant lui-même soumis tout aussitôt à cette caryocinèse, les particularités de cet acte de division nous apparaissent avec une entière clarté, dans leurs rapports avec une répartition égale des chromatines d'origines différentes (mâle et femelle) contenues dans le noyau de l'ovule fécondé. L'étude générale de la cellule ne comporte donc tous ses fruits que si elle est immédiatement suivie de l'étude particulière des cellules sexuelles, de leur caryogamie, et de la division ou caryocinèse de la cellule conjuguée résultante.

Mais cette division, cette *segmentation* de l'œuf fécondé est le commencement de la série des processus qui vont aboutir à la formation du blastoderme, de ses trois feuillets, premiers groupements des cellules constituantes d'un organisme, premiers types de

tissus simples et élémentaires, dont dériveront les tissus plus complexes et de plus en plus différenciés. Il est donc logique de suivre l'ordre même des choses, c'est-à-dire de faire, après l'étude de la fécondation, celle de la segmentation et de ses suites, jusqu'à l'exposé des dérivations blastodermiques. La question est seulement de savoir si, en effet, l'état actuel de la science est tel que nous puissions présenter à cet égard des notions positives, et qui s'enchaînent assez rigoureusement pour servir de bases à l'anatomie générale, et faire suite aux notions si précises relatives à la fécondation et à la segmentation.

A cette question nous n'hésitons pas à répondre par l'affirmative. Sans doute, cette affirmation pourra ne pas concorder avec l'impression qu'on éprouve en feuilletant, dans les récents traités d'embryologie, les chapitres qui traitent de la formation du blastoderme, c'est-à-dire de la *blastula*, de la *gastrula* et de la production du *mésoderme*. Mais ici il faut établir une distinction. La *gastrulation* comporte un très grand nombre de questions de morphologie et une question très simple d'histogénèse : pour les premières (bouche de la gastrula, bouche primitive, anus, canal neurentérique, etc.), nous sommes en présence d'opinions diverses, contradictoires, entre lesquelles il est difficile de faire un choix motivé; mais ce sont là autant de problèmes que nous devons laisser aux études d'embryologie pure; au contraire, pour la seconde, pour la simple question d'histogénèse, si les divergences sont loin d'avoir disparu, quant aux détails, elles sont sans importance pour la vue d'ensemble, et la transformation de la *blastula*, ou blastoderme monodermique, en *gastrala* ou blastoderme didermique, se réduit, pour les divers types d'ovules, à des processus très simples qu'on peut facilement ramener à un schéma général. C'est ce que nous avons tenté de faire. Il en est de même pour la formation du mésoderme : sa première apparition, dans ses rapports avec l'orifice de la gastrula, avec la ligne primitive, avec le canal neurentérique, sont autant de questions de morphologie et d'embryologie générale que nous n'avons même pas à examiner, tant il s'en faut que nous ayons à choisir entre interprétations différentes. La seule chose qui intéresse l'histologiste, c'est de savoir duquel des deux feuillets préexistants, ectoderme ou endoderme, dérive le troisième feuillet, le feuillet moyen interposé entre les deux précédents. Ici, il faut bien le dire, l'accord n'est pas encore complet entre les observateurs; mais c'est une des questions qui ont été le plus particulièrement l'objet de nos recherches person-

nelles, et à cet égard notre opinion est faite ; nous l'avons justifiée dans plusieurs mémoires originaux : nous nous rattachons sans restriction à la manière de voir des nombreux embryologistes qui considèrent le mésoderme comme étant le résultat du dédoublement de l'endoderme primitif.

Avec la connaissance des trois feuillets du blastoderme il nous est facile d'établir les dérivations blastodermiques ; les progrès si considérables de l'embryologie ont enfin apporté la solution de tous les problèmes qui se rapportent à cette question.

Nous pouvons donc dire que, prendre pour point de départ d'un exposé didactique de l'histologie, l'histoire des éléments sexuels, de la fécondation, de la segmentation, de la gastrulation, et enfin des dérivations blastodermiques, ce n'est pas chercher à se singulariser, à faire autrement qu'on n'a fait jusqu'ici, pour la simple satisfaction de faire autrement ; c'est bien réellement procéder selon le seul plan légitime aujourd'hui, de par les progrès de l'embryologie et de l'histogénèse. Nous espérons que la manière dont nous avons essayé de poursuivre ce plan, légitime en son principe, le rendra également légitime dans sa réalisation.

Ceci étant dit pour expliquer l'importance donnée ici aux études préliminaires d'histogénèse (blastoderme et gastrulation), voyons maintenant comment nous avons cru devoir procéder à l'étude des tissus afin de remplir les conditions d'un exposé essentiellement didactique, c'est-à-dire simple et clair. Si importante et essentielle que soit la notion des origines blastodermiques, nous n'avons pas un seul instant pensé à suivre un ordre conforme à ces origines, et examiner par exemple tout d'abord les éléments et tissus issus de l'ectoderme, puis les éléments endodermiques, et enfin les mésodermiques. Un tel plan serait certainement très scientifique, mais il ne serait pas didactique. Les divers tissus diffèrent en complexité ; les uns sont très simples (épithéliums et glandes), composés uniquement de cellules parfois très peu différenciées ; les autres sont plus compliqués et renferment à la fois des cellules, des fibres et une substance intercellulaire. D'autre part, certains tissus sont plus répandus, se mêlent partout aux autres, et doivent être étudiés aussitôt que possible, car leur connaissance est nécessaire pour comprendre les autres (*tissu conjonctif*). C'est conformément à ces degrés de simplicité ou d'importance, que nous avons traité d'abord des *épithéliums*, puis des *tissus de substance conjonctive*, puis des *tissus musculaires*. A ces trois grandes divisions, succède une partie

consacrée au *sang* et à la *lymphe*, aux *vaisseaux sanguins* et *lymphatiques;* ici nous voyons se combiner divers éléments anatomiques étudiés dans les divisions précédentes ; et enfin nous terminons par l'étude des *éléments nerveux*.

On voit donc qu'en somme l'étude de l'histologie proprement dite se trouve ici répartie seulement en *cinq grandes divisions*, parce que nous avons tenu à donner des vues d'ensemble, à faire véritablement de l'anatomie *générale*, à rapprocher les parties semblables, à éviter d'émietter les questions par pur amour des divisions et subdivisions symétriques.

C'est que nous n'avons pas cru qu'il fût nécessaire de distinguer *un tissu* et *un système* à propos de chaque forme d'élément anatomique, alors que cet élément anatomique peut être rattaché à une classe plus générale, et que ce rattachement est réellement instructif. Quel avantage trouverait le débutant à voir les éléments du cristallin traités sous le titre de *tissu critallinien*, et le chapitre *tissu cristallinien* suivi d'un autre intitulé *système cristallinien?* En parlant au contraire des fibres cristalliniennes au chapitre des dérivés épithéliaux, nous fixons l'attention sur ce fait essentiel que ces fibres sont de simples cellules épithéliales, des cellules épidermiques, que plusieurs traits de leur conformation marquent leur parenté avec les éléments malpighiens, etc.

Et surtout nous ne croyons pas qu'à propos de chaque tissu il soit nécessaire de constituer un système (comme dans l'exemple, que nous venons de citer, des auteurs qui parlent d'un *tissu cristallinien*, puis d'un *système cristallinien*), ni que les expressions de tissu et de système se correspondent et doivent toujours répondre à des divisions parallèles. Ces termes ont, dans des cas particuliers, une signification qui résulte pour ainsi dire de leur valeur historique et qui ne correspond plus toujours aux connaissances actuelles. Ainsi, Bichat, qui n'avait pas la notion exacte, microscopique, de l'élément anatomique, parlait vaguement de fibre artérielle, de fibre veineuse ; par suite, il parlait aussi de tissu artériel, de tissu veineux. Nous ne saurions plus faire de même aujourd'hui. C'est que les artères, les veines, ne sont pas un tissu, mais résultent de la combinaison, de l'association de divers tissus. Ainsi, dans une artère, il y a trois tuniques, chacune différente, et dont, par exemple, la moyenne renferme à la fois du tissu conjonctif (surtout des éléments élastiques) et du tissu musculaire (fibres lisses) ; mais l'artère n'a pas un élément à elle qui puisse être dit *élément artériel*,

et qui caractérise un *tissu artériel*. Nous disons encore *système artériel, système vasculaire,* parce que par système on entend un ensemble de parties semblables, semblablement constituées, et que les vaisseaux ont en effet des caractères communs, une constitution analogue, qui les fait reconnaître et permet de les grouper en système. Mais du moment que la notion de l'élément anatomique est devenue la caractéristique d'un tissu, il se trouve que les expressions de système et de tissu, que Bichat employait indifféremment l'une pour l'autre, ne sont plus synonymes. Bien plus, elles ne représentent pas, comme semblent le croire divers auteurs, les termes de classifications et groupements de plus en plus généraux pour formations de même ordre, c'est-à-dire que si l'ensemble de tout tissu peut recevoir le nom de système (comme système cartilagineux, représentant l'ensemble des parties formées de tissu cartilagineux, de même système osseux, système musculaire), l'inverse n'est pas exact; tout système ne répondant pas à un tissu particulier et de même nom, témoin le système artériel. Cet exemple justifiera le peu d'importance que nous avons attaché à un emploi rigoureusement déterminé de l'expression *systèmes*.

Cet effort pour arriver à des groupements aussi généraux, à des vues d'ensemble aussi larges que possible nous a amené aux dispositions suivantes : — Dans la partie intitulée *système nerveux*, nous étudions non seulement les éléments nerveux, mais encore les *organes des sens ;* mais pour ceux-ci il ne s'agit pas de descriptions telles que nous aurons à les donner en faisant leur anatomie microscopique ; il s'agit de rapprochements généraux entre les divers modes de terminaisons nerveuses sensitives. A cet égard, les recherches et vues originales de Ranvier, puis les travaux plus récents, notamment de Ramon Cajal et de Van Gehuchten sur la rétine, ont fait de l'analyse de cette membrane sensible une des questions les plus captivantes de l'anatomie générale ; là où, il y a peu d'années encore, on pouvait ne voir qu'une énumération fastidieuse de couches et d'éléments, aujourd'hui chaque cellule a sa signification morphologique, telle que sa présence, sa place et ses rapports peuvent être prévus *a priori* en partant des données que fournit l'embryologie sur la signification de la rétine, participant à la fois de la nature des centres nerveux et de celle des organes des sens, c'est-à-dire des terminaisons nerveuses périphériques. — Dans la partie intitulée *les tissus de substance conjonctive,* nous rapprochons les tissus conjonctifs, cartilagineux et osseux, nous attachant à faire voir

les grands rapports chimiques qui existent entre les substances fondamentales de ces divers tissus, et comment ceux-ci se remplacent, se substituent les uns aux autres soit dans la série animale, soit chez un même être, dans un même organe, selon les phases successives de l'existence. — Dans la partie intitulée les *épithéliums*, nous présentons de rapides vues d'ensemble sur tous les dérivés épithéliaux et notamment sur les glandes, laissant de côté tous les détails qui seront du ressort de l'anatomie microscopique des glandes, pour insister sur leurs rapports généraux au point de vue morphologique (glandes ouvertes, glandes closes, glandes remaniées) et fonctionnel (sécrétion interne, sécrétion externe; glande holocrine ou mérocrine, etc.).

Ces points de vue généraux prêtent à la schématisation, et facilement feraient naître le danger d'un abus des schémas. Je me suis tenu en garde contre ces tentations, et dans les quelques parties où j'ai plus largement usé d'un exposé schématique, cet emploi est légitimé par des conditions spéciales. C'est, d'une part, pour le blastoderme (gastrulation) et pour la spermatogénèse ; or ce sont là deux questions qui ont été tout spécialement l'objet de mes recherches personnelles, et par suite pour lesquelles j'étais mieux préparé à manier la schématisation sans courir le danger de perdre de vue la signification réelle des choses. C'est, d'autre part, le système nerveux et la *théorie des neurones ;* mais ici je n'ai fait que suivre les deux maîtres, Ramon Cajal et Van Gehuchten, qui, après avoir élucidé par leurs recherches les questions les plus délicates des connexions nerveuses, les ont ensuite systématisées dans de larges et lumineux schémas. Je crois avoir été le premier à vulgariser en France les travaux de Cajal, et, attentif aux progrès des nouvelles doctrines neurologiques, j'ai été entièrement séduit par les conceptions si simples, et cependant si complètes qu'on désigne sous le nom de *théorie des neurones ;* le volume de Van Gehuchten sur le *système nerveux* me paraît à cet égard un chef-d'œuvre didactique ; c'est de lui que je me suis inspiré.

Un autre caractère donné, dans le présent volume, au mode d'exposition de diverses questions, est celui qu'on peut dire de l'*évolution historique*. Bien souvent il nous a paru que le seul moyen de donner tout son intérêt à une étude consistait à suivre la succession des idées que les anatomistes s'étaient faites sur son objet. Nous évitons ainsi, par exemple pour l'étude de la cellule, de procéder par une définition, qui, une fois donnée, devrait être développée,

mais nous suivons graduellement les progrès des découvertes qui amènent à la notion exacte des parties constituantes de la cellule, de l'importance relative de ces parties, et alors la définition arrive d'elle-même, comme résumé ou conclusion. — Souvent ce mode de procéder donne à une question, singulièrement ardue, tout l'intérêt d'un récit qui pique la curiosité et l'impatience. Prenons par exemple le cas de la constitution des fibres nerveuses à myéline ; le dernier mot à leur égard est la question des segments interannulaires de Ranvier et des cellules de Vignal. Sans doute, s'il ne s'agit que de consigner en quelques lignes l'état actuel de nos connaissances, comme dans un inventaire sec et sans intérêt, il est permis de formuler dès le début la constitution des gaines du cylindre-axe par des séries de segments d'enveloppe ayant chacune la valeur d'une cellule. Mais s'il s'agit d'un exposé explicite, qui fasse ressortir l'intérêt de chaque détail et le mette en valeur, je dis que celui-là manquera entièrement de sentiment didactique qui ne procédera pas en suivant précisément l'ordre historique, en nous montrant d'abord comment on a connu le cylindre-axe et ses gaines, comment Ranvier a découvert les étranglements annulaires, quels problèmes se sont alors posés relativement à la signification des segments interannulaires correspondants, et comment Ranvier lui-même a donné la solution de ces problèmes en montrant qu'il n'y a qu'un noyau pour chacun de ces segments ; alors les recherches de Vignal sur l'histogénèse des nerfs viennent confirmer ces conclusions, et la constitution des fibres nerveuses nous apparaît complète, se déroulant par phases historiques logiquement enchaînées, et appelant de nouvelles notions qui se déduisent ou sont à prévoir en raison des premières, à savoir les notions relatives à la dégénérescence et à la régénération des nerfs sectionnés.

Il nous semble qu'il y a grand intérêt à soutenir de la sorte l'attention du lecteur ou de l'auditeur, et à lui donner ainsi un peu de la curiosité, de l'impatience qui animent le chercheur au cours de ses observations. Il faut que chaque nouvel ordre de détails soit rendu nécessaire par ceux qui précèdent, vienne les compléter et, mieux encore, donner la solution d'un problème soulevé par eux. Nous venons de citer un exemple emprunté au système nerveux ; un cas semblable se présente pour les glandes, et c'est en vertu des principes sus-indiqués que, après l'histologie générale des glandes, après un chapitre de physiologie générale, on trouvera, peut-être avec étonnement, un chapitre intitulé : « Nouveaux détails histolo-

giques sur les glandes. » C'est que ces détails (cellules à ferments, canalicules interépithéliaux, cellules épithéliales contractiles, etc.) ne se présentent avec tout leur intérêt que lorsqu'ils ont été rendus nécessaires ou tout au moins désirables de par les notions de physiologie générale antérieurement acquises, notions qu'ils viennent étendre et compléter.

A plusieurs reprises nous venons de faire allusion à des questions de physiologie générale; c'est qu'en effet nous considérons comme inséparables certaines notions de *constitution* et de *fonction* des éléments anatomiques. La physiologie générale comprend plusieurs ordres d'études : d'un côté, celles d'ordre *physico-chimique*, de l'autre celles d'ordre *microscopique*. Le type des premières nous est représenté par exemple par l'étude de l'électrotonus, de la variation électrique négative dans les muscles; le type des secondes sera représenté, dans le même ordre d'exemples, par la recherche des modifications microscopiques de la fibre musculaire passant de l'état de repos à l'état de contraction. Ces questions de physiologie, qu'on peut dire d'*histo-physiologie*, sont en effet inséparables de l'histologie proprement dite; c'est par des procédés particuliers de la technique histologique que l'étude en est faite, et la preuve vivante nous en est fournie par ce fait que Ranvier, le plus considérable des maîtres contemporains en anatomie générale, est aussi grand, plus grand peut-être par ses travaux, par ses conquêtes en physiologie, que par ses découvertes en histologie proprement dite. C'est à lui que nous devons les notions auxquelles nous faisions ci-dessus allusion, sur les phénomènes microscopiques de la contraction musculaire; c'est d'après lui que nous résumons, dans ce volume, la physiologie générale des glandes, l'étude des actes d'élaboration, puis d'excrétion par les cellules glandulaires, l'analyse du fonctionnement holocrine ou mérocrine de ces cellules, etc.

Et du reste, il n'est pas un élément anatomique dont l'étude puisse être faite anatomiquement sans être complétée nécessairement par l'indication de ses fonctions, je veux dire des modifications fonctionnelles ou des actes fonctionnels que le microscope seul permet de constater. Pourrait-on étudier les cellules à cils vibratiles sans constater et le mécanisme microscopique de ces cils, et les résultats de leurs actions synergiques. L'étude de l'ovule et du spermatozoïde non seulement doit être suivie de celle de la fécondation, mais encore n'a de raison d'être dans tous ses détails que parce que chacun de ces détails est essentiel dans la

fécondation et ses suites. On verra par exemple que la distinction des ovules en *alécithes*, *panlécithes* et *télolécithes*, si importante qu'elle soit comme morphologie et classification, est plus essentielle encore comme physiologie générale, puisque les différences entre ces divers ordres d'ovules commandent, ainsi que nous aurons grand soin de le bien marquer, les divers processus de blastulation et de gastrulation. De même que, en anatomie descriptive, on ne saurait examiner les dispositions d'une articulation sans étudier aussi le mécanisme, la physiologie de ces surfaces et de ces ligaments articulaires, de même en anatomie générale les détails d'histologie pure et d'histo-physiologie s'appellent, se complètent et se commandent, et, sans vouloir ici développer un nouvel exemple, nous renverrons le lecteur aux chapitres qui traitent des globules rouges du sang, pour voir combien rigoureusement chaque détail de forme et de constitution de ces éléments répond à une notion précise relative à leur fonctionnement plus ou moins parfait.

Pour l'exposé de certaines questions, ce n'est plus l'ordre historique des connaissances acquises qu'on doit avoir en vue, non plus que l'ordre résultant de la subordination des questions de physiologie générale expliquant les détails morphologiques et appelant l'intervention de nouvelles données anatomiques, c'est l'ordre de complexité graduelle des faits. Tel est le cas du tissu osseux. Ce tissu de squelette, c'est-à-dire de soutien, réalise de véritables édifications architecturales (un tibia, un fémur) à l'étude desquelles il faut procéder comme nous le ferions pour nous rendre compte de ce qu'est par exemple une maison de briques. Nous chercherions d'abord à savoir exactement ce qu'est une brique; puis comment on cimente et joint ensemble les briques pour faire un mur, et enfin comment on dispose des murs et des cloisons pour réaliser la bâtisse. De même, l'étude longue et compliquée du système osseux devient simple et intelligible quand on a soin de procéder méthodiquement en commençant par l'étude de la substance osseuse (cellules osseuses et substance intercellulaire), puis par l'étude des lamelles osseuses, et enfin par celle des substances compactes et spongieuses qui prennent part à la constitution d'une pièce squelettique. Et cet ordre est surtout indispensable au point de vue didactique lorsqu'il s'agit non plus de la composition histologique, mais du développement histogénétique des os, de l'ossification en un mot; c'est ici surtout qu'il faut procéder selon la comparaison précédemment indiquée, c'est-à-dire exposer d'abord comment se fait la substance osseuse, puis

comment cette substance se dispose en systèmes de lamelles, comment se produisent les parties osseuses compactes ou spongieuses, et enfin comment s'édifie un os complet tel que le fémur ou le tibia, véritable œuvre architecturale qui a été longuement précédée de pièces provisoires (modèle cartilagineux) et soutenue par des échafaudages lentement et graduellement disparus (travées directrices de l'ossification enchondrale).

Puisque nous venons de parler du tissu osseux, ceci nous amène à expliquer pourquoi on trouvera, à la suite de l'étude de ce tissu, exposée celle des dents. D'ordinaire l'étude des dents est réservée comme question spéciale d'anatomie microscopique ; nous en faisons ici, au contraire, une des questions les plus importantes d'histologie proprement dite. C'est que, on l'a vu assez par tout ce qui précède, nous revendiquons pour l'histologie tout ce qui est de notions générales, établissant des rapprochements instructifs, élucidant des questions importantes d'histogénèse et de dérivations blastodermiques. Or, à cet égard, rien n'est plus significatif que la constitution et la formation des dents, dans lesquelles nous trouvons différents types de tissus osseux (on verra que nous identifions les odontoblastes à des ostéoblastes) et des dérivations épithéliales aussi précises qu'inattendues (épithélium de l'organe de l'émail).

Cet exemple des dents montre que, tout en répartissant l'exposé de l'histologie en cinq grandes divisions seulement, ce qui pourrait faire croire que nombre de questions ont été laissées de côté, nous avons au contraire traité tout ce qui est du ressort de l'histologie, mais en rattachant chaque partie à un grand ensemble, au lieu d'émietter et de subdiviser à l'infini. C'est ainsi qu'on chercherait en vain un chapitre intitulé : « Membranes séreuses et système séreux » ; le chapitre où il est parlé de ces formations est celui qui a pour titre : « Diverses espèces de tissu conjonctif », car, conformément aux beaux travaux de Ranvier et de son école, nous rattachons les séreuses au tissu conjonctif lâche, et montrons que, dans la série animale, ces deux ordres de formations sont équivalentes, se remplacent, se substituent presque indifféremment l'une à l'autre. De même l'histologie des articulations est faite à propos du tissu cartilagineux ; le tissu érectile est étudié à propos des capillaires sanguins, etc. C'est pourquoi nous avons donné un soin tout particulier à la confection d'une *table alphabétique*, grâce à laquelle le lecteur, à la recherche de tel ou tel petit système classique, pourra retrouver

ce qui, au premier abord, par un examen superficiel de la table systématique, aurait pu lui paraître avoir été omis.

Ce n'est pas à dire que nous n'ayons, de parti pris, fait bien des omissions. Qui ne sut se borner ne sut jamais enseigner. C'est pourquoi nous avons tenu à être *explicite*, mais non à être *complet;* explicite, c'est-à-dire que toute question abordée, tout point de vue traité, l'est d'une manière complète, et jamais en procédant par allusion ou demi-développement; mais toutes les questions, tous les points de vue d'une question ne sont pas abordés. Pour enseigner, il faut savoir choisir, et pour ce choix il ne faut pas se laisser entraîner par l'intérêt qu'on peut éprouver soi-même pour tel détail d'actualité, mais avoir le sentiment de ce qui doit fixer l'attention du lecteur en contribuant à lui donner des notions d'ensemble.

Je donnerai comme exemple le cas suivant. Dans la série des actes intimes de la fécondation, un des processus les plus curieux et des plus récemment révélés est celui relatif aux centrosomes des cellules mâle et femelle, d'après les belles découvertes de H. Foll. Mais à cet égard deux manières de voir sont en présence. Foll a reconnu la présence d'un ovocentre et d'un spermocentre, c'est-à-dire de centrosomes associés aussi bien au pronucléus mâle qu'au pronucléus femelle, et, dans la description du processus si ingénieusement nommé *quadrille des centres*, il nous a fait assister à la répartition et à la double conjugaison de ces centrosomes. Telle est la première manière de voir. Quelques zoologistes au contraire ont émis l'opinion que, au moment de la fécondation, l'ovule est dépourvu de centrosome, que le spermatozoïde seul possède ce corps qui, en se dédoublant, produit les deux centrosomes de la première figure cinétique. Les limites étroites d'un volume didactique ne permettent pas d'entrer dans ces longues discussions ; entre ces deux manières de voir, il faut choisir, renoncer à être *complet*, mais, une fois le choix fait, être *explicite*, c'est-à-dire donner entièrement les détails et les rapports de la théorie exposée. C'est ce que nous avons fait ; l'absence de centrosome dans l'ovule demanderait à être confirmée par des recherches nouvelles ; si le centrosome est un organe permanent et constant de toute cellule, il est probable que l'ovule en est pourvu aussi bien que le spermatozoïde. Nous avons donc adopté l'opinion de Foll, c'est-à-dire que nous avons exposé seulement le processus dit quadrille des centres ; nous l'avons exposé d'une manière *explicite* en signalant les rapports que ce cas, particulier aux éléments sexuels, présente avec les faits généraux de la physiologie des cel-

lules; mais nous n'avons pas cherché à être *complet*, puisque nous avons laissé de côté et renoncé à discuter une autre opinion, un autre côté de la question, parce que cette autre opinion paraît en désaccord avec nos notions générales sur les cellules, et que, quelque propre qu'elle soit à piquer la curiosité des cytologistes, il n'y a pas lieu encore de lui donner place dans un traité élémentaire, tant qu'elle n'aura pas reçu le contrôle d'observations nouvelles et plus décisives.

Pour d'autres questions, nous avons dû nous résoudre à des omissions pour la simple raison qu'il faut savoir se borner. Ainsi, après l'étude des cellules pigmentaires, combien n'était-il pas tentant de parler des chromatophores et de traiter l'ensemble de cette belle question? A propos de l'ossification, quelques faits d'ossification métaplastique, récemment mis en lumière, eussent été intéressants à discuter. Si nous avons résisté à cette tentation, si de même nous n'avons fait aucune allusion au fuseau musculaire de Kuhne, il va sans dire que nous avons également laissé de côté l'étude de l'organe électrique de la torpille, quoique cette question ait été l'objet favori des recherches de presque tous les histologistes.

Mais les questions d'histologie comparée ne doivent être abordées, dans un ouvrage destiné essentiellement aux études médicales, que lorsqu'elles étendent, complètent et expliquent directement les faits histologiques ou histo-physiologiques relatifs à l'homme et aux mammifères. Ces incursions dans un domaine éloigné sont permises dans l'enseignement oral, où elles peuvent venir heureusement, selon les hasards de la coupure des cours, terminer une leçon dans laquelle on ne veut pas commencer un nouveau sujet; elles seraient déplacées dans un volume d'enseignement classique.

Pour nombre de questions controversées, nous abstenant de reproduire tout au long la discussion des diverses manières de voir, nous avons adopté et justifié les conclusions qui résultent des notions les plus nouvelles en histogénèse : l'étude du *tissu réticulé* (ganglions lymphatiques) en est un exemple frappant; on verra quelle lumière vient jeter sur cette question la connaissance du mode de développement du *tissu réticulé* de la rate. Bien d'autres questions sont ainsi brièvement élucidées et tranchées par l'histogénèse.

C'est encore cette volonté ferme d'être bref, de savoir se borner, qui a décidé de l'étendue donnée aux indications bibliographiques. Tout d'abord j'avais résolu de n'en donner absolument aucune. Puis cette manière de faire, quoique adoptée aujourd'hui par quelques

auteurs de livres didactiques, m'a paru vraiment trop radicale. Il n'est pas mauvais que le débutant acquière cette très légère teinte d'érudition qui résulte pour lui de ce fait qu'il trouve, au bas de la page, quelques renvois lui indiquant que tel auteur a publié à telle époque, en telle langue, dans tel recueil, ses travaux sur le sujet en question. Il va donc sans dire que je ne me suis jamais arrêté à l'idée de placer en tas, à la fin d'un chapitre, avec des chiffres de renvoi, ces indications bibliographiques; ce procédé, qui peut être bon dans les mémoires originaux, est à tous égards injustifiable dans un traité élémentaire, et des diverses considérations qui le condamnent, il suffit de citer celle-ci, à savoir que le débutant ne lit pas, ne parcourt même pas ces indications jetées en masse, et que, par suite, elles ne servent à rien. Signalons enfin ce fait que, aux quelques indications des mémoires originaux les plus importants, nous avons le plus souvent eu soin de joindre celle de quelques *Revues générales* sur le sujet en question, de sorte que, en recourant à ces revues, l'étudiant pourra facilement, si parfois il en a besoin, remonter à l'ensemble des sources originales. Grâce à ces conditions nous pensons avoir réussi à donner des notes bibliographiques rares, mais cependant utiles et suffisantes.

Un livre didactique doit être disposé de telle matière que, après en avoir fait la lecture, on le puisse feuilleter avec fruit, c'est-à-dire de manière à revoir, en quelques coups d'œil, les matières d'un ensemble de chapitres. A cet égard, les indications placées en marge du texte rendront grandement service, non seulement en accentuant les divisions des chapitres, mais encore et surtout en résumant les paragraphes correspondants, car, on le remarquera facilement, ces *manchettes*, pour employer leur nom technique, ne sont que rarement des sous-titres, mais sont plus souvent de courtes phrases récapitulatives, affirmatives, concluantes.

J'ai évité de trop multiplier les figures et surtout de les *répéter*. Il nous eût en effet été facile, en reproduisant un même dessin dans les diverses parties du volume où il est invoqué, de multiplier considérablement le nombre des figures, et d'arriver ainsi à inscrire sur le titre un chiffre imposant d'illustrations. Ce n'est pas un scrupule exagéré qui a déterminé ce parti pris : c'est d'abord parce que, loin d'avoir besoin d'enfler ce volume, il fallait faire tous les efforts possibles pour réduire le nombre, encore trop considérable, de ses pages; c'est ensuite et surtout, en raison d'une considération didactique qui me paraît avoir sa valeur. Il me semble bon qu'une figure

donnée occupe une place précise et rien qu'une place ; qu'on ait à l'y rechercher, et par suite à revoir en même temps et celles qui l'accompagnent immédiatement et la partie de l'ouvrage où elle a toute sa signification. Le lecteur est ainsi forcé de feuilleter le volume ; il peut en éprouver quelque contrariété ; mais il en résultera toujours pour lui un réel profit. Prenons un exemple : c'est tout au début du volume, à propos de la formation du blastoderme et de ses dérivations, qu'est donnée une figure où sont représentés, entre autres détails, les îlots de Wolff. Or, quelques centaines de pages plus loin, en traitant de la formation du sang et des vaisseaux, il est de nouveau parlé de ces îlots de Wolff et la reproduction de la figure en question semblerait chose naturelle. Et cependant je préfère, par un renvoi, ramener le lecteur aux premières pages, le forcer à feuilleter le chapitre du Blastoderme, à retrouver ainsi ladite figure en son vrai milieu, là où, par le fait même de sa recherche, s'offriront de nouveau aux yeux les indications marginales (les manchettes), qui rappellent ce que ces îlots de Wolff sont au blastoderme en général, et en particulier au feuillet interne dont ils dérivent. C'est par une infinité de petits procédés de ce genre que, dans l'enseignement oral aussi bien que dans un livre, on réveille l'intérêt, on oriente et fixe l'attention de l'auditeur comme du lecteur.

A propos des figures, je ne saurais assez me féliciter d'avoir eu cette très heureuse bonne fortune que mon ami et éditeur G. Masson se trouvât possesseur à peu près de tout ce qui existe en France (et à l'étranger) comme bonnes figures d'histologie, puisqu'il a pu me permettre de disposer, entre autres, de celles de Kölliker, de Frey et de Ranvier. N'ayant pas à tenter de faire mieux, nous n'avons eu que l'embarras du choix, et là encore il a fallu faire tous ses efforts pour savoir se borner. Il suffira de feuilleter rapidement ce volume pour voir que c'est à Ranvier que nous avons fait les emprunts les plus nombreux et les plus importants. Comme, en lui empruntant ces figures, notre devoir était de reproduire, autant que possible, ses légendes mêmes, et que celles-ci donnent presque toujours des indications explicites sur le procédé suivi pour obtenir la préparation correspondante, il se trouve que nous avons pu reproduire ainsi de précieuses indications techniques. C'est certainement surtout à ces excellentes figures, reproduisant de merveilleuses préparations, que nous devrons toute notre reconnaissance, si ce modeste volume est appelé au succès que nous espérons pour lui.

Les autres figures, nouvelles, originales, sont pour la plupart des

desseins schématiques, reproduisant ceux que j'ai composés pour mon enseignement et qu'on voit paraître à mes cours. Je me suis plu à dessiner moi-même ces figures ; il est sans doute superflu de le dire, car il ne sera que trop facile d'y voir l'absence de toute intervention de la main d'un artiste ; mais du moins ai-je conscience de n'avoir rien négligé pour qu'elles soient claires et bien adaptées au texte. Quand on aime l'enseignement, on l'aime sous toutes ses formes, par la parole, par l'écriture, par le dessin. Préparer et puis faire une *leçon* soignée a toujours été pour moi la source des plus vives satisfactions que puisse procurer l'activité cérébrale et même physique. Je voudrais pouvoir espérer que le lecteur s'apercevra que je n'ai pas eu moins de plaisir à écrire ce *volume* et à en dessiner les schémas.

TABLE ANALYTIQUE DES MATIÈRES

INTRODUCTION

Pages.

CHAPITRE PREMIER. — DÉFINITIONS; HISTORIQUE 1

Définitions (1) : analyse microscopique (2); systèmes organiques (2); tissus (3). — Bichat, fondateur de l'anatomie générale (4); notions de tissus et de systèmes (8). — Le microscope (8). — Cellule et théorie cellulaire (10); Schwann, fondateur de l'histologie animale (11); l'histologie depuis Schwann (12).

CHAPITRE II. — TENDANCES ACTUELLES DE L'HISTOLOGIE 14

Physiologie générale et histologie (14). — Embryologie et anatomie générale (16); valeur du mot système en histologie (18). — Histologie et anatomie microscopique (19).

PREMIÈRE PARTIE

LA CELLULE EN GÉNÉRAL

CHAPITRE III. — MORPHOLOGIE ET CONSTITUTION DE LA CELLULE. 23

Définition et schéma de la cellule (23). — Le protoplasma (27). — Caractères physiques et chimiques du protoplasma (28). — Organisation du protoplasma (29). — Manifestations vitales du protoplasma (32); mouvements amiboïdes (33); mouvements des plasmodies (36). — Amiboïsme et phagocytose (41); tropisme et taxies (44).

Le noyau de la cellule (45). — Morphologie générale du noyau (45); place, nombre, forme, dimensions (46). — Constitution du noyau (47); filament ou caryomitome (47); membrane nucléaire et nucléoles (49). — Rapports du noyau avec le corps cellulaire (50).

CHAPITRE IV. — PRODUCTION DES CELLULES 52

Historique (52); formation libre, genèse (52); blastèmes (53); division des cellules (53). — Division directe (55). — Caryocinèse ou division indirecte (56); signification de la caryocinèse (64). — Rôles respectifs du noyau et du protoplasma dans la caryocinèse (64); sphère attractive et centrosome (66).

Pages.

CHAPITRE V. — LES DIVERS TYPES DE CELLULES. 67

1° *Variétés de volume et de forme* (68). — Volume (68). — Forme (70). — 2° *Variétés de constitution* (71). — Productions exoplasmiques (72). — Productions endoplasmiques (74). — Momification de la cellule (76). — 3° *Quelques types de cellules en particulier* (77). — Cellules adipeuses (77). — Cellules à cils vibratiles (79). — 4° *Rapports fonctionnels du protoplasma et du noyau* (84). — Expériences de mérotomie (85). — 5° Classification des cellules et de leurs dérivés (88). — Tissus formés uniquement de cellules juxtaposées (88). — Tissus formés de cellules transformées en fibres (90). — Tissus de cellules avec abondante substance intercellulaire (92). — Tissus combinés (96). — Colonie cellulaire (97).

DEUXIÈME PARTIE

LES CELLULES SEXUELLES, LA FÉCONDATION, LE BLASTODERME

CHAPITRE VI. — L'ÉLÉMENT FEMELLE OU OVULE. 104

Constitution de l'ovule (104). — Ovule des mammifères (104) Vitellus (105) ; Vésicule germinative (106). — Variétés d'ovules (106). — Ovule et ovisac (109). — Origine de l'ovule et de l'ovisac (114). — Destinée de l'ovule (118).

CHAPITRE VII. — L'ÉLÉMENT MALE OU SPERMATOZOÏDE 119

Historique (119). — Forme des spermatozoïdes (120). — Mouvements des spermatozoïdes (123). — Influence de divers agents sur ces mouvements (127). — Constitution du spermatozoïde (128). — Signification morphologique (cellulaire) du spermatozoïde (133). — Développement des spermatozoïdes (135). — Origine des spermatoblastes ; spermatogénèse (139); Origine des cellules du tube séminipare (139) ; spermatogénèse (140); interprétation des faits (144).

CHAPITRE VIII. — LA FÉCONDATION. 152

Historique (153). — Phénomènes anciennement connus (154). — Processus intimes récemment révélés (159). — Études sur les mammifères et les oiseaux (163) ; valeur générale de ces faits (165). — Signification de la fécondation ; valeur de la chromatine (165). — Centrosomes ; spermocentre et ovocentre (171).

CHAPITRE IX. — SEGMENTATION ET BLASTODERME 174

1° *Segmentation et formation des trois feuillets blastodermiques* (175). — Segmentation et formation de la blastula (176) : Œufs à segmentation totale et égale (176); Œufs à segmentation totale et inégale (178); Œufs à segmentation partielle (180). — Transformation de la blastula en gastrula; blastoderme à deux feuillets (183) : gastrulation de l'archiblastula (183) ; gastrulation de l'amphiblastula (186) ; gastrulation de la discoblastula (188). — Formation du feuillet moyen. Blastoderme tridermique (190); ébauche de l'embryon (190). — Origines du feuillet moyen ou mésoderme; corde dorsale (193). — Segmentation, blastula, gastrula et mésoderme de l'œuf des mammifères (201).

Pages.

2° *Dérivations blastodermiques* (206). — Feuillet externe ou ectoderme (206). — Feuillet interne ou endoderme (207). — Feuillet moyen ou mésoderme (208); somatopleure et splanchnopleure (208); prévertèbres (209); feuillet vasculaire (212); dérivations blastodermiques directes et indirectes (213). — Plan de l'exposé des tissus (215).

TROISIEME PARTIE

LES TISSUS ÉPITHÉLIAUX ET LES GLANDES

PREMIÈRE DIVISION : LES ÉPITHÉLIUMS

CHAPITRE X. — CONSTITUTION DES ÉPITHÉLIUMS. 218

A. *Définition et classification* (218). — Épithéliums simples (219). — Épithéliums stratifiés (222). — B. *Constitution des épithéliums* (230). — Rénovation des épithéliums (230). — Cellules et ciment intercellulaire (234); cuticules (234); membranes basales (235); filaments d'union (236). — Vaisseaux, nerfs et cellules migratrices (237).

CHAPITRE XI. — FONCTIONS DES ÉPITHÉLIUMS. 240

Épithéliums vibratiles (241). — Cellules épithéliales muqueuses ou caliciformes (247); élaboration et excrétion du mucus (249).

CHAPITRE XII. — SURFACES ÉPITHÉLIALES ÉPIDERMIQUES, MUQUEUSES, SÉREUSES; LEURS ORIGINES BLASTODERMIQUES 252

1° Endoderme (253). — 2° Ectoderme (254). — 3° Mésoderme (254). — Origine mésodermique des épithéliums de l'appareil urinaire (254); pronéphros (255); mésonéphros (256); métanéphros (259). — Origine mésodermique de l'épithélium des voies génitales (260).

CHAPITRE XIII. — DÉRIVÉS DES ÉPITHÉLIUMS 262

Système nerveux (263). — Organes des sens (263) : oreille interne (264); Rétine (265); Cristallin (266). — Ongles (268). — Poils (274).

DEUXIÈME DIVISION : LES GLANDES

CHAPITRE XIV. — LES GLANDES 284

Définition d'une glande (284). — Développement et morphologie générale des glandes (286). — Vaisseaux et nerfs des glandes (297).

CHAPITRE XV. — PROCESSUS HISTOLOGIQUES DE LA SÉCRÉTION 300

Aperçu historique (300). — Sécrétions holocrines et mérocrines (302); cellules et sécrétions mérocrines (303); cellules et sécrétions holocrines (304); glandes séreuses et glandes muqueuses (307). — Sécrétion et excrétion dans le sens histologique (313). — Sécrétions internes (314).

CHAPITRE XVI. — NOUVEAUX DÉTAILS HISTOLOGIQUES SUR LES GLANDES. . . 315

Cellules à ferments (315). — Canalicules interépithéliaux (317). — Cellules épithéliales contractiles (319); cellules myo-épithéliales (324).

QUATRIÈME PARTIE

LES TISSUS DE SUBSTANCE CONJONCTIVE

PREMIÈRE DIVISION : TISSU CONJONCTIF

Pages.

CHAPITRE XVII. — ÉLÉMENTS DU TISSU CONJONCTIF. 329

Le tissu conjonctif lâche et ses éléments (329); synonymie du tissu conjonctif lâche (331). — Faisceaux de fibrilles conjonctives (333). — Fibres élastiques (336). — Cellules du tissu conjonctif (338); cellule plate ou cellule fixe (339); cellules migratrices (343); clasmatocytes (346). — Historique des éléments du tissu conjonctif (349).

CHAPITRE XVIII. — ORIGINE ET DÉVELOPPEMENT DU TISSU CONJONCTIF. . . . 352

Origine mésodermique, mésenchyme (352). — Tissu conjonctif muqueux (354). — Production des fibrilles conjonctives (355). — Formation des fibres élastiques (358).

CHAPITRE XIX. — DIVERSES ESPÈCES DE TISSU CONJONCTIF 361

1° Tissu conjonctif lâche ou diffus (362) : tissu cellulaire sous-cutané (363); divers tissus conjonctifs lâches (364); vaisseaux et nerfs du tissu conjonctif lâche (365). — 2° Tissu conjonctif condensé (367); derme (368); chorion des muqueuses (370). — 3° Membranes séreuses (370) : conformation et constitution des séreuses (371); signification morphologique et histologique des séreuses (375); synoviales articulaires et tendineuses (380); bourses séreuses sous-cutanées (383); équivalence des séreuses et du tissu conjonctif (384); cellules migratrices des séreuses (384); vaisseaux et nerfs des séreuses (388). — 4° Tissu conjonctif lamelleux (391); gaine lamelleuse des nerfs; périnèvre; gaine de Henle (392).

CHAPITRE XX. — DIVERSES ESPÈCES DE TISSU CONJONCTIF (suite). 395

5° Tissu conjonctif muqueux (395); gélatine de Wharton (396); corps hyaloïde (396). — 6° Tissu fibreux ou tendineux (397); tendons (398); ligaments (402); membranes fibreuses (403); cornée transparente (404). — 7° Tissu élastique (408); ligaments jaunes (408); remarques sur la physiologie du tissu élastique (409). — 8° Tissu adipeux (410) : cellule adipeuse (410); vascularité du tissu adipeux (412); rôles du tissu adipeux (413). — 9° Cellules pigmentaires (415). — 10° Tissu réticulé ou adénoïde (418).

DEUXIÈME DIVISION

CHAPITRE XXI. — TISSUS CARTILAGINEUX. 419

Cellules cartilagineuses (419). — Cartilage hyalin (422) : substance fondamentale (422); distribution du cartilage hyalin (425); variétés de cartilage hyalin (427); origine et développement du cartilage hyalin (429); accroissement du cartilage hyalin (430). — Cartilage élastique ou réticulé (433). — Fibro-cartilages (435) : disques intervertébraux (435); fibro-cartilages faux (437); tissu chondroïde à cellules vésiculeuses (438).

TROISIÈME DIVISION

LE TISSU OSSEUX; LES DENTS

Pages.

CHAPITRE XXII. — TISSU OSSEUX ET CONSTITUTION D'UNE PIÈCE OSSEUSE. . . 439

1° *Éléments du tissu osseux.* — Étude du tissu osseux (439); ossec (440); os frais (442). — Cellule osseuse (442). — Substance fondamentale (443).

2° *Structure des os.* — Canaux de Havers (445); système de Havers (447); lamelles osseuses (449). — Divers systèmes de lamelles osseuses (451); substance compacte (452); substance spongieuse (453); systèmes intermédiaires, périostiques, périmédullaires (454). — Fibres de Sharpey (455).

3° *Moelle et périoste.* — Périoste (457). — Moelle (459) : médullocelles (462); cellules rouges de la moelle (464); myéloplaxes (465); diverses espèces de moelle (466); fonctions de la moelle (467); ostéoclastes (468).

CHAPITRE XXIII. — OSSIFICATION 468

1° *Production du tissu osseux.* — Production d'une lamelle osseuse (468). — Ossification enchondrale (472); cartilage sérié, cartilage calcifié (473); zone ossiforme (475); interprétation des faits (477). — Ossification périostique (480). — Ossification des os dits de membrane (483).

2° *Formation d'une pièce osseuse.* — Modèle cartilagineux (486). — Formation de la diaphyse (486). — Formation des épiphyses (490) : cartilage de conjugaison (492). — Remaniement intérieur de l'os (494); formation de substance compacte (495); formation du canal médullaire (498); résumé et questions diverses (499). — Édifications osseuses simplifiées (501) : cartilage de Meckel (502). — Distribution du tissu osseux (503).

CHAPITRE XXIV. — TISSUS DES DENTS 504

1° *Constitution histologique des dents.* — Ivoire (504); fibres de Tomes (506). — Pulpe dentaire, odontoblastes (507). — Émail, prismes adamantins (509); cuticule de Nasmyth (511). — Cément (511); périoste ou ligament alvéolo-dentaire (512).

2° *Développement des dents.* — Follicule dentaire (513) : papille dentaire (514); paroi du follicule (515); organe de l'émail (515); organe de l'ivoire (519). — Formation des diverses parties de la dent (520) : Ivoire (520); émail (521); cément (524); pulpe dentaire (525). — Éruption de la dent (525).

CINQUIÈME PARTIE

LES TISSUS MUSCULAIRES

CHAPITRE XXV. — LA FIBRE MUSCULAIRE STRIÉE 530

Fibres striées obtenues par dissociation (530). — Constitution de la fibre striée (533) ; myolemme ou sarcolemme (533) ; noyaux (536) ; protoplasma ou sarcoplasma (537) ; disques de Bowmann (538). — Fibres musculaires en coupe transversale (540) ; champs de Cohnheim (540). — Développement des fibres striées (542) ; myoblastes (543) ; production du myolemme (545).

Pages.

CHAPITRE XXVI. — LA FIBRE MUSCULAIRE STRIÉE (suite). 546

Étude des fibrilles musculaires (546) : strie d'Amici (548) ; strie intermédiaire de Hensen (549). — Phénomènes microscopiques de la contraction (551) : théorie de Rouget (552), d'Engelmann, de Krause (553), de Ranvier (554). — Chimie de la fibre musculaire striée (560) : fibrine musculaire (561) ; hémoglobine du muscle (561). — Muscles striés rouges et pâles (563).

CHAPITRE XXVII. — MUSCLES STRIÉS (*tissu conjonctif, vaisseaux et nerfs*). 565

Tissu conjonctif des muscles (565) : perimysium interne et externe (566). — Vaisseaux des muscles striés (567) ; vaisseaux sanguins (567) ; vaisseaux lymphatiques (568). — Nerfs des muscles (569) ; terminaisons motrices (569) ; plaques motrices (572) ; buisson terminal (573) ; noyaux de l'arborisation (576) ; terminaisons des nerfs de sensibilité (578). — Tendons et leurs nerfs (579) ; corpuscules de Golgi (581).

CHAPITRE XXVIII. — LE MUSCLE CARDIAQUE. — LES MUSCLES LISSES. . . . 582

1° *Le muscle cardiaque* (myocarde). — Fibres myocardiques (582) : nature réelle de la fibre cardiaque (583) ; cellule myocardique (585). — Fibres de Purkinge (586). — Tissu conjonctif, vaisseaux et nerfs du myocarde (587).

2° *Les muscles lisses* (ou fibres cellules). — Fibres musculaires lisses (590) : constitution intime des fibres lisses (591) ; développement (593). — Tissu conjonctif des muscles lisses (594) ; distribution (595). — Vaisseaux (597). — Terminaisons nerveuses (597).

SIXIÈME PARTIE

LE SANG ET LES VAISSEAUX SANGUINS. — LA LYMPHE ET LES VAISSEAUX LYMPHATIQUES

CHAPITRE XXIX. — LE SANG ; LES GLOBULES ROUGES. 601

Caractères généraux du sang (601) : définitions (601) ; masse du sang (603) ; réaction, couleur (604) ; analyse histologique (605). — Coagulation du sang (606) ; caillot, couenne, plasma (608). — Globules rouges de l'homme (610) ; forme (610) ; couleur (611) ; dimensions (612). — Constitution (613) ; aspect crénelé (614). — Globules rouges de la grenouille (616) : constitution (617). — Globules rouges des divers vertébrés (619) ; mammifères (619) ; oiseaux (619) ; poissons et amphibiens (620). — Signification de ces différences de forme et de volume (621) ; forme (621) ; dimensions (622).

CHAPITRE XXX. — GLOBULES ROUGES (suite) ; HÉMOGLOBINE. 624

Matière colorante ou hémoglobine (625) : dérivés de l'hémoglobine (627) ; hématine et hémine (627). — Fonctions respiratoires de l'hémoglobine (628). — Spectroscopie du sang et de l'hémoglobine (629) ; spectroscopie sur le vivant (632) ; micro-spectroscopie (633). — Diverses affinités de l'hémoglobine et des globules rouges (634) ; oxyde de carbone (635). — Hémoglobine des muscles ; hémocyanine (636). — Valeur quantitative et qualitative des globules rouges (637) : numération des globules (638) ; hématimétrie de Hayem (639) ; colorimétrie des globules (643).

Pages.

CHAPITRE XXXI. — GLOBULES BLANCS ET HÉMATOBLASTES. — PLASMA ET SÉRUM 647

1° *Globules blancs* (*leucocytes*). — Types multiples (647). — Globules blancs du sang de la grenouille (648). — Globules blancs du sang des mammifères (649) ; constitution des globules blancs (650). — Numération des globules blancs (652). — Variétés de globules blancs (654) ; lymphocytes (654) ; leucocytes mononucléaires (655), polynucléaires, éosinophiles (655).

2° *Les hématoblastes.* — Hématoblastes du sang de l'homme et des vivipares (658) ; crise hématoblastique (659). — Hématoblastes de la grenouille (660) ; signification des hématoblastes (661).

3° *Plasma et sérum du sang.* — Fibrine, caillot (661) ; étude microscopique de la coagulation (663) : mécanisme de la coagulation (664). — Sérum du sang (667).

CHAPITRE XXXII. — LES VAISSEAUX SANGUINS. 668

1° *Les vaisseaux capillaires.* — Historique (669). — Structure des capillaires (669) ; paroi endothéliale (671) ; adventice et gaine lymphatique (673) ; capillaires dits embryonnaires (675). — Circulation et diapédèse au niveau des capillaires (675) ; diapédèse passive des globules rouges (677). — Réseaux capillaires ; calibre des capillaires (678) ; importance des capillaires ; systèmes portes (679). — Tissus érectiles (681). — Prétendus vaisseaux dérivatifs (682).

2° *Artères.* — Artérioles (684). — Artères du type musculaire (687) : tunique interne (687) ; tunique moyenne (688) ; tunique externe (689). — Artères du type élastique (690) : tunique interne (691), moyenne (692), externe (693). — Propriétés des artères (694). — Vaisseaux et nerfs des artères (696).

3° *Les veines et le cœur.* — Veinules (698). — Veines de moyen et gros calibre (700). — De quelques veines en particulier (702). — Valvules des veines (703). — Le cœur (704) : Endocarde (704) ; valvules du cœur (706).

CHAPITRE XXXIII. — DÉVELOPPEMENT DES VAISSEAUX ET HÉMATOPOIÈSE . . 707

1° *Formation primaire du sang et des vaisseaux chez l'embryon.* — Ilots de Wolff (708). — Extension et évolution des vaisseaux (710). — Multiplication des globules rouges (714).

2° *Formation secondaire des hématies chez les ovipares.* — Origine des hématoblastes (715) ; tissus où se localise cette évolution (717) : moelle des os (718) ; rate (719).

3° *Formation secondaire des hématies chez les vivipares.* — Élaborations hématoblastiques intra-cellulaires (720) : hématopoièse dans le foie (721) ; cellules vaso-formatives (722). — Élaborations hématoblastiques péri-cellulaires (725) : moelle des os (725). — Considérations générales sur les hématies et l'hématopoièse (727).

CHAPITRE XXXIV. — LE SYSTÈME LYMPHATIQUE ; LA RATE 730

1° *La lymphe et le chyle.* — La lymphe (731) ; éléments figurés de la lymphe (732). — Le chyle (733).

2° *Vaisseaux et ganglions lymphatiques* (734). — Capillaires lymphatiques (735). — Origines des lymphatiques (737). — Vaisseaux et troncs lymphatiques (742) ; valvules (744). — Ganglions lymphatiques (745) :

Pages.

capsule et ses prolongements (745). — Substance corticale (747) : sinus lymphatiques (748) ; follicule (749) ; tissu réticulé (750). — Substance médullaire (751). — Cours de la lymphe dans le ganglion (752). — Vaisseaux sanguins (755). — Fonctions des ganglions lymphatiques (756).

3° *La rate.* — Enveloppe fibreuse et travées cloisonnantes (758). — Vaisseaux sanguins (759) ; corpuscules des Malpighi (761). — Pulpe splénique (762) ; circulation du sang dans la pulpe (763). — Fonctions de la rate (765). — Histogénèse de la rate (768).

SEPTIÈME PARTIE

LE SYSTÈME NERVEUX

CHAPITRE XXXV. — LES CELLULES NERVEUSES 773

Morphologie générale de la cellule nerveuse (773). — Prolongements de la cellule nerveuse (776). — Divers types de cellules nerveuses (778) : cellules pyramidales (779), cellules de Purkinje (779) ; cellules bipolaires et unipolaires (780). — Origine et développement des cellules nerveuses (783) ; cellules neuro-épithéliales (786).

CHAPITRE XXXVI. — LES FIBRES NERVEUSES. 786

1° *Fibres nerveuses à myéline.* — Aspect général des fibres nerveuses (787) ; aspect en coupes transversales (790). — Parties constituantes de la fibre nerveuse (791) : cylindre-axe (792) ; myéline (793) ; gaine de Schwann (794) ; noyaux (794). — Variétés de constitution des fibres nerveuses à myéline (794). — Étranglements annulaires et segments interannulaires (797) ; signification cellulaire de chaque segment (801). — Incisures de Schmidt et de Lantermann (803) ; neuro-kératine (805). — Développement des fibres nerveuses à myéline (807) ; cellules de Vignal (808) ; production de la myéline (809) ; membrane de Schwann et segments intercalaires (810).

2° *Fibres de Remak.* — Nature des fibres de Remak (813) ; constitution des fibres de Remak (814).

CHAPITRE XXXVII. — RAPPORTS (*continuité et contiguïté*) DES CELLULES ET DES FIBRES NERVEUSES ; LES NEURONES. 816

Nerfs moteurs et cellules motrices (817). — Nerfs sensitifs et cellules sensitives (818). — Connexions (contiguïté) du neurone sensitif et du neurone moteur (819) ; ancienne théorie du réseau de Gerlach (819) ; nouvelle conception (820) ; articulation des neurones par contiguïté et non-continuité (822). — Théorie des neurones en général (824) ; prolongement cellulipète et prolongement cellulifuge (824). — Chaînes de neurones (828) ; chaîne de l'arc réflexe (828) ; chaîne de l'arc cérébral (830) ; neurones des ganglions sympathiques (833).

CHAPITRE XXXVIII. — DÉGÉNÉRESCENCE ET RÉGÉNÉRATION DES NERFS SECTIONNÉS 834

Dégénérescence des nerfs sectionnés (836). — Régénération (838). — Centres trophiques. Direction de la dégénérescence (839). — Centres fonctionnels (844) ; nouvelles conceptions de la physiologie des centres (844) ; théorie histologique du sommeil (846).

Pages.

CHAPITRE XXXIX. — ÉLÉMENTS DE SOUTIEN DES FIBRES ET CELLULES NERVEUSES ; NÉVROGLIE 848

Tissu conjonctif des nerfs (848) ; vaisseaux des nerfs (850). — Enveloppes des centres nerveux (851) ; vaisseaux des centres nerveux (852). — Névroglie (853) ; anciennes idées sur la névroglie (854) ; notions nouvelles (856). — Éléments de soutien des ganglions nerveux (860) ; capsule des cellules ganglionnaires (860).

CHAPITRE XL. — RAPPORTS GÉNÉRAUX DES NEURONES DANS LES CENTRES NERVEUX. 864

Neurones d'association médullaires (865) ; neurones dits tautomères, hétéromères, hécatéromères (867) ; cellules de Golgi (869). — Neurones d'association cérébraux (869) ; types tautomères, etc. (870). — Arc cérébelleux (874). — Neurones d'association cérébelleux (878).

CHAPITRE XLI. — TERMINAISONS PÉRIPHÉRIQUES DES NERFS 881

Terminaisons des nerfs centrifuges (881) ; nerfs trophiques (882) ; nerfs des glandes (883). — Terminaisons des nerfs centripètes ou sensitifs (884). — 1° *Terminaisons nerveuses intra-épithéliales :* Épithélium de la cornée (886). — Épiderme (887) ; ménisques tactiles (889). — 2° *Corpuscules du type Meissner.* — Corpuscules de Grandry (891). — Corpuscules de Meissner (894) ; corpuscules de Krause (895) ; corpuscules génitaux (896). — 3° *Corpuscules du type Vater-Pacini* (896) : Massues terminales (899).

CHAPITRE XLII. — TERMINAISONS PÉRIPHÉRIQUES DES NERFS CENTRIPÈTES ; CELLULES SENSORIELLES. 901

4° *Terminaisons gustatives.* — Bourgeons du goût (902) ; cellules gustatives (903). — Terminaisons nerveuses (904). — 5° *Terminaisons auditives.* — Taches et crêtes acoustiques (907). — Organe de Corti (909). — Particularités du corps cellulaire des neurones auditifs (914). — 6° *Terminaisons olfactives.* — Épithélium olfactif (917). — Particularités du neurone olfactif (921).

CHAPITRE XLIII. — TERMINAISONS DES NERFS SENSITIFS (suite) ; LA RÉTINE . 925

Origine ectodermique de la rétine (925). — Cellule de soutien (926). — Couches successives de la rétine (928). — Interprétation des couches de la rétine (931) ; épithélium sensoriel et partie cérébrale (932) ; conceptions récentes (933). — Neurones d'association rétiniens (939) ; cellules horizontales (939) ; spongioblastes (941). — Résumé général sur les organes des sens (942).

TABLE ALPHABÉTIQUE. 947

PRÉCIS D'HISTOLOGIE

INTRODUCTION

CHAPITRE PREMIER

DÉFINITIONS. — HISTORIQUE

Définitions. — L'*Histologie* (ἱστος, tissu) est la partie de l'anatomie qui étudie les tissus dont se composent les êtres vivants (histologie animale, histologie végétale) ; elle a été aussi désignée sous le nom d'*anatomie générale* et d'*anatomie microscopique*. Nous allons d'abord définir exactement la valeur de ces expressions et déterminer l'objet général de cette science, notamment au point de vue des études médicales.

Parties similaires ou semblables. — Lorsque l'*anatomie descriptive* nous a appris à connaître et à désigner par son nom chaque os, chaque muscle, chaque artère, avec ses rapports et ses connexions, une notion plus générale commence à s'imposer à notre esprit, à savoir que, si nous trouvons sur la table de dissection un fragment de muscle, d'os, de tendon, nous reconnaissons ce fragment comme ayant appartenu à un tendon, à un os, à un muscle, quoique nous ne puissions plus dire s'il s'agit de tel ou tel muscle par exemple, puisque nous n'avons plus sous les yeux ses insertions, ses rapports, sa forme d'ensemble ; mais, pour continuer cet exemple, nous reconnaissons

une masse dont l'aspect général, la couleur, la consistance sont celles de la substance que nous avons vue constituer tous les muscles, lorsque nous les avons étudiés dans leur situation et leurs rapports naturels. En reconnaissant qu'une *substance semblable* forme les *organes semblables* et que cette substance est toujours reconnaissable, indépendamment de la forme et du volume qu'elle peut présenter selon les organes particuliers, individuels pour ainsi dire, constitués par elle, nous sommes arrivés, d'une manière très élémentaire, à la notion fondamentale de l'*anatomie générale*, laquelle peut être définie l'*étude des parties similaires ou semblables*.

Substances semblables.

Analyse microscopique. — Or, les parties similaires sont caractérisées non seulement par une couleur, une consistance, un aspect général semblables, mais encore par une composition élémentaire semblable, c'est-à-dire par la juxtaposition de parties composantes identiques, mais toujours infiniment petites, bien visibles seulement au microscope et dites *éléments anatomiques*. Cette constitution élémentaire devient donc le caractère prédominant auquel nous reconnaissons les parties semblables, et, puisque dès lors les notions d'anatomie générale sont acquises à l'aide du microscope, on comprend que l'anatomie générale puisse avoir reçu le nom d'*anatomie microscopique*. Et en effet, alors même que nous nous trouvons en présence d'un fragment de substance trop petit ou trop mince (membraneux) pour qu'il soit facile de bien connaître sa couleur, sa consistance, son aspect général, il est possible, grâce au microscope, de rechercher si ce fragment est formé des particules caractéristiques (*éléments anatomiques*) que nous aurons appris à connaître comme constituant toujours soit les muscles, soit les os, soit les tendons, etc.

Composition élémentaire semblable.

Éléments anatomiques microscopiques.

Systèmes organiques. — D'autre part, lorsque, en anatomie descriptive, nous examinons des organes tels que l'estomac, l'intestin, la vessie, l'utérus, etc., nous nous apercevons que les parois de ces organes sont formées de membranes superposées et plus ou moins intimement accolées, lesquelles diffèrent quant à leur couleur, leur consistance, leur aspect général, au point que la simple dissection nous permet de distinguer, dans

les organes sus-indiqués, une membrane interne dite muqueuse, une externe dite séreuse, et des membranes intermédiaires dites musculaires. Or, par comparaison, nous reconnaissons des caractères essentiels communs à toute muqueuse, qu'elle appartienne à l'estomac, à l'intestin ou à la vessie ; de même pour toute séreuse, etc., et l'examen microscopique montre que ces caractères communs correspondent à une composition élémentaire semblable ou très analogue. Nous sommes donc naturellement amenés à rapprocher, dans une étude et une conception générale, les diverses muqueuses, les diverses séreuses, les diverses tuniques musculaires, pour les comparer entre elles et déterminer les caractères qui leur appartiennent en commun. On donne le nom de *système* à chacun des groupes ainsi conçus, et on distingue un système muqueux, un système séreux, un système des muscles viscéraux (ou de la vie organique, par opposition aux muscles du squelette ou de la vie de relation), de même que précédemment, cela va sans dire, l'étude de l'ensemble des muscles et des os, etc., nous amenait à concevoir le système osseux, le système musculaire (de la vie de relation), etc. C'est pourquoi l'anatomie générale, dite aussi anatomie microscopique, prend encore le nom d'*anatomie des systèmes organiques*, en désignant sous la dénomination de *système* l'ensemble des parties semblables de même nature.

Système ou ensemble de parties semblables.

Tissus organiques, histologie. — Mais le second exemple que nous venons de choisir, celui des membranes qui constituent une vessie, un estomac, un intestin, va nous mener plus loin. En présence de ces membranes superposées et se doublant, on ne peut s'empêcher de penser aux étoffes, aux tissus par la superposition desquels sont formés nos vêtements (vêtement de drap avec doublure en étoffe de soie, par exemple), et ce rapprochement, dont la légitimité ressort déjà des considérations précédentes, est encore plus justifié quand on pénètre dans la nature des choses. En effet, le microscope nous montre que la plupart des parties que nous avons appelées jusqu'ici substances semblables ou membranes semblables sont de véritables *tissus*, composés de fibres ou d'éléments comparables à des fibres, et que, comme pour les étoffes de l'industrie humaine, il y a,

Tissus organiques.

dans ces tissus organiques, à examiner, d'une part, la nature de l'élément ou des éléments multiples entrant dans leur composition, et, d'autre part, le mode d'agencement, de feutrage, d'enlacement, de tissage, en un mot, selon lequel sont disposés ces éléments. Nous voyons donc, en arrivant au terme de ces définitions, et après avoir bien déterminé l'objet de nos études, nous voyons que l'anatomie générale, ou anatomie microscopique, ou anatomie des systèmes, peut encore prendre le nom d'*histologie*, car elle étudie les tissus organiques; elle recherche leur *structure*, c'est-à-dire la nature des fibres ou éléments composants quelconques, et leur *texture*, c'est-à-dire le mode d'agencement et la proportion relative selon laquelle ces éléments prennent part à la formation de ces tissus.

Structure et texture des tissus.

Nous verrons cependant, plus loin, que les expressions *histologie* et *anatomie microscopique* sont aujourd'hui loin d'être synonymes, et nous préciserons en même temps la valeur exacte des mots *tissus* et *systèmes*.

Bichat fondateur de l'anatomie générale. — L'ordre de considérations que nous venons de passer en revue pour définir l'histologie correspond assez exactement à l'ordre historique de l'évolution des conceptions des anatomistes à cet égard. Sans doute, les anciens avaient dû remarquer que, par exemple, le corps charnu des muscles est formé toujours d'une même matière, différente de celle des tendons; et que, d'autre part, la substance des tendons est semblable d'un tendon à un autre; c'est ainsi qu'Aristote et Galien ont parlé de *parties semblables et dissemblables*, mais sans aucune idée systématique sur les principes en vertu desquels telles et telles parties doivent être regardées comme étant de même nature. Au XVI^e^ siècle, le célèbre anatomiste Fallope, dans son *Tractatus quinque de partibus similaribus*, passe en revue un certain nombre de tissus et cherche à en définir les usages, les propriétés et la constitution, autant qu'on le pouvait à cette époque; pour donner une idée des bizarreries enfantines de cette première tentative, il suffira de dire qu'il distingue, d'après leur origine, des parties qui procèdent du sang et des parties qui procèdent de la semence; qu'il classe les tissus en tissus chauds ou froids,

Essais de Fallope.

humides ou secs. Deux siècles plus tard, en 1767, Bordeu, dans ses *Recherches sur le tissu muqueux ou organe cellulaire*, consacre quelques pages à décrire le tissu conjonctif lâche (tissu cellulaire), en le comparant à une gelée de viande, à une substance gluante qui serait la base de la composition de tous les organes; puis tout le reste de l'ouvrage est consacré à l'anatomie descriptive du tissu cellulaire du péritoine, des plèvres et des organes thoraciques. En vérité, ce n'est pas là un traité d'anatomie générale, même réduit à l'étude d'un seul tissu. L'histoire de l'anatomie générale ne commence réellement qu'avec Bichat, qui en fut l'illustre créateur.

de Bordeu.

C'est Bichat qui, le premier, introduit dans les sciences anatomiques, d'une manière complète et définitive, la notion de tissus (*Traité des membres en général*, Paris, 1800; — *Anatomie générale*, Paris, 1801). « Tous les animaux, dit-il, sont un assemblage de divers organes qui, exécutant chacun une fonction, concourent, chacun à sa manière, à la conservation du tout. Ce sont autant de machines particulières dans la machine générale qui constitue l'individu. Or ces machines particulières sont elles-mêmes formées par plusieurs tissus de nature très différente, et qui forment véritablement les éléments de ces organes. La chimie a ses corps simples, qui forment, par les combinaisons diverses dont ils sont susceptibles, les corps composés. De même l'anatomie a ses tissus simples, qui, par leurs combinaisons, quatre à quatre, six à six, huit à huit, etc., forment les organes. Ces tissus sont les véritables éléments organisés de nos parties. Quelles que soient celles où ils se rencontrent, leur nature est constamment la même, comme en chimie les corps simples ne varient point, quels que soient les composés qu'ils concourent à former. Ce sont ces éléments organisés qui font l'objet spécial de l'anatomie générale. » Bichat distingue vingt et un tissus ou systèmes : le cellulaire, le nerveux, l'osseux, le médullaire, le cartilagineux, le fibreux, le musculaire, etc. Pour établir ces distinctions et classifications, il examine la manière dont chaque tissu se comporte en présence de divers réactifs; il étudie les propriétés physiques et les propriétés vitales de chacun; enfin il

Bichat définit les tissus.

Bichat classe les tissus.

recherche les caractères particuliers de ses altérations morbides. « Les tissus, dit-il, se distinguent les uns des autres par des différences tranchantes. Couleur, dureté, densité, résistance, etc., rien n'est semblable. La simple inspection suffit pour montrer une foule d'attributs caractéristiques de chacun et exclusifs des autres... Malgré ces différences, j'ai eu recours, pour ne laisser aucun doute sur ce point, à l'action de différents réactifs. J'ai examiné chaque tissu soumis à l'action du calorique, de l'air, de l'eau, des acides, des sels neutres, etc. La dessiccation, la putréfaction, la macération, la coction ont altéré de diverses manières chaque sorte de tissus. Ces essais ont rempli un but très utile, celui de fixer avec précision les limites de chaque tissu organisé, car la nature même de ces tissus étant ignorée, il faut bien les différencier par les résultats divers qu'ils fournissent. » Cette nature même des tissus, ignorée par Bichat, devait nous être révélée par le microscope. Mais avant de passer à l'histoire de l'emploi du microscope en anatomie générale, nous devons donner encore quelques détails sur l'œuvre de Bichat.

Procédés d'étude de Bichat.

On comprendra le retentissement qu'eurent les idées de Bichat en examinant comment, après avoir étudié les propriétés physiques des tissus, il aborde l'examen de leurs propriétés dites vitales. Ici il avait à entrer en lutte avec les vieilles théories du principe vital. Les phénomènes de la vie étaient alors considérés comme impénétrables, comme s'accomplissant en dehors des lois physico-chimiques, comme régis par une cause impossible à saisir et à localiser, le *principe vital*, l'âme physiologique ou archée, qui aurait une existence immatérielle, indépendante du *substratum* organique qu'elle régit. Bichat bat en brèche cette conception métaphysique. « La vie, dit-il, n'est pas une émanation d'un principe abstrait, indivisible, animant les êtres; elle est la résultante d'une multitude de forces distinctes. Chacune de ces forces a son origine dans les propriétés spéciales des parties élémentaires composant les organismes. Il est évident que la plupart des organes étant composés de tissus simples et très différents, l'idée de la vie propre ne peut s'appliquer qu'à ces tissus simples et non aux organes eux-

Bichat combat le principe vital.

mêmes. » Et, parmi les exemples qu'il donne à l'appui, il nous suffira de citer le suivant : « L'estomac, dit-il, est composé des tissus séreux, musculaire organique, muqueux, et de plus de tous les tissus communs, comme de l'artériel, du veineux, etc. Or si vous allez envisager d'une manière générale la vie propre de l'estomac, il vous sera véritablement impossible de vous en former une idée précise et rigoureuse. En effet, la surface muqueuse est si différente de la séreuse, toutes deux le sont tellement de la musculaire, que les associer dans une considération commune c'est tout confondre. De même dans les intestins, dans la vessie, dans la matrice, etc., si vous ne distinguez pas ce qui appartient à chacun des tissus dont résultent ces organes composés, le mot de vie propre ne vous offrira que vague et incertitude. »

Bichat et les doctrines médicales.

Ces idées, sur les tissus considérés comme sièges des propriétés vitales, Bichat les applique à la médecine, à la pathologie, et à cet égard on peut dire que c'est de lui que date l'anatomie pathologique générale, l'étude des altérations des tissus. « Puisque, dit-il, les maladies ne sont que des altérations des propriétés vitales, et que chaque tissu est différent des autres sous le rapport de ces propriétés, il est évident qu'il doit en différer aussi par ses maladies. Dans tout organe composé de différents tissus, l'un peut être malade, les autres restant intacts. » Et pour lui emprunter un exemple de même ordre que les précédents, citons encore le passage suivant : « On dit : un mauvais estomac, un estomac délabré, etc. ; cela ne doit s'entendre le plus communément que de la surface muqueuse. Tandis que celle-ci ne sépare que difficilement les sucs digestifs, que pour cela les digestions languissent, la surface séreuse exhale comme à l'ordinaire son fluide, la tunique musculaire se contracte comme de coutume, etc. Réciproquement, dans l'hydropisie ascite, où la surface séreuse exhale plus de lymphe que dans l'état naturel, la surface muqueuse remplit souvent très bien ses fonctions... Je crois que plus on observera les maladies et plus on ouvrira de cadavres, plus on se convaincra de la nécessité de considérer les maladies locales non point sous le rapport des organes composés qu'elles ne

frappent presque jamais en totalité, mais sous celui de leurs tissus divers qu'elles attaquent presque toujours isolément. »

Notions de tissus et de systèmes. — C'est donc bien à Bichat que nous devons la première conception nette et complète des *tissus* et des *systèmes*. A propos de ces deux termes, il est temps de faire remarquer qu'il y a cependant entre la notion de système et celle de tissu une différence que Bichat a parfaitement précisée ; les systèmes comprennent les parties similaires qui entrent dans la constitution des divers organes ; et ces systèmes se laissent parfois eux-mêmes décomposer en parties moins complexes qu'on nomme tissus ; c'est-à-dire que si quelques systèmes sont constitués chacun par un seul tissu, comme c'est, jusqu'à un certain point, le cas pour les systèmes épithélial et cartilagineux, et qu'alors les expressions de tissus et de système soient équivalentes, par contre, d'autres systèmes sont formés d'un ou de plusieurs tissus avec des parties accessoires. Tels sont le système nerveux, le système musculaire, le système osseux, dans lesquels, aux éléments propres et caractéristiques, souvent nombreux et divers, se mêlent des artérioles, des veinules et divers éléments du tissu conjonctif. Tout cela Bichat l'a parfaitement connu et précisé. Mais il n'en est pas moins vrai que le plus souvent il se sert de l'expression tissu comme synonyme de système, et que, de fait, il a plus connu et plus décrit les systèmes que les tissus. Son *anatomie générale* est essentiellement une étude des systèmes : chez lui la notion de tissu est accessoire et réellement incomplète ; c'est que les tissus, tels que nous les connaissons aujourd'hui, ne sont nettement caractérisés que par la notion de leurs éléments anatomiques (structure) et de la disposition de ces éléments (texture). Or ces *éléments anatomiques*, vu leurs petites dimensions, échappent à l'œil nu et ne peuvent être connus qu'à l'aide du *microscope*. Or Bichat n'a pas fait l'étude microscopique des parties similaires de l'organisme.

Distinction des systèmes et des tissus.

Bichat étudie surtout les systèmes.

Le microscope. — Pourquoi Bichat n'a-t-il pas fait usage du microscope, qui était depuis longtemps inventé lorsqu'il poursuivait ses admirables recherches ? Comment, d'autre part, se fait-il que ceux qui, avant lui et de son temps, faisaient

usage du microscope, n'aient pas créé l'anatomie générale, laquelle a pu prendre depuis le nom d'anatomie microscopique? C'est ce qu'il nous faut expliquer, et on verra ainsi que Bichat a bien réellement créé l'anatomie générale sans faire usage de l'instrument qui devait devenir ensuite l'appareil essentiel, caractéristique de cette branche des sciences anatomiques.

Le microscope inventé au XVI[e] siècle.

L'*invention du microscope* remonte aux dernières années du XVI[e] siècle, et quoiqu'on discute encore pour désigner l'auteur de cette découverte, c'est généralement à un Hollandais, Zacharias Jansen, qu'on en attribue l'honneur. Très imparfait d'abord, cet instrument fut perfectionné en 1646 par Fontana, de Naples, et dès lors un monde nouveau s'ouvrit à l'observation, celui des infiniment petits, de même que le télescope venait d'ouvrir le monde des infiniment grands. Mais, pendant deux siècles, les observations microscopiques ne furent qu'affaires de curiosités scientifiques [1]. Cependant Malpighi pénètre assez avant dans la structure des plantes; il découvre dans la constitution des viscères de l'homme nombre de parties auxquelles son nom est resté attaché; Leeuwenhoek, à l'aide de microscopes qu'il construisait lui-même, découvre les globules du sang, les fibres nerveuses et musculaires; avec son élève Louis Hamm, il trouve les spermatozoïdes, qu'il considère comme des vers microscopiques et qu'il nomme *animalcules spermatiques*. Mais quelque nombreux éléments anatomiques qu'il ait découverts, il n'eut jamais l'idée de les comparer entre eux et de rechercher la part que des éléments analogues pourraient prendre dans la composition des tissus. Les micrographes en étaient et devaient rester longtemps encore dans cette période de curiosité, presque enfantine, que Leeuwenhoek lui-même caractérise si bien quand il nous raconte, dans ses lettres, comment l'idée lui est venue, un beau matin, d'examiner telle ou telle matière, aujourd'hui le tartre de ses dents, demain le dépôt de son vin. Bien plus, les micrographes de cette époque ont souvent jeté le discrédit sur leurs études par la

Malpighi et Leeuwenhoek.

1. Pour cet historique, voir : Mathias Duval, *Précis de technique microscopique*. Paris, 1878.

fantaisie de leurs descriptions, par la facilité avec laquelle ils se laissaient aller à des hypothèses invraisemblables, basées sur de simples illusions d'optique, malheureusement trop fréquentes avec les instruments encore imparfaits dont ils disposaient. Est-il besoin de rappeler les descriptions que quelques-uns donnèrent des spermatozoïdes, proclamant voir sur ces prétendus animalcules une bouche, un cœur, des circonvolutions intestinales et des organes génitaux? L'un d'eux, Joblot, en 1754, n'a-t-il pas donné des dessins de spermatozoïdes dont le corps est fait exactement comme une tête d'homme, avec moustache et barbiche? C'est pourquoi les anatomistes, vraiment hommes de science, éprouvaient une grande méfiance vis-à-vis du microscope ; c'est pourquoi Bichat, qui connaissait les tissus, qui avait deviné l'importance de leurs éléments, n'a cependant jamais eu recours au microscope pour en faire la recherche.

Illusions et erreurs des premiers micrographes.

Mais après Bichat, la science se trouve en présence des deux conditions suivantes, nées indépendamment l'une de l'autre : l'anatomie générale est créée, conçue dans ses traits principaux; le microscope, grâce aux lentilles achromatiques inventées par Fraunhofer (1807), est en état de devenir sérieusement son instrument d'investigation. Aussitôt l'étude élémentaire des tissus est entreprise de divers côtés dans le but d'en rechercher les éléments anatomiques, à l'aide du microscope. Le botaniste français Mirbel, en 1820, reprend l'analyse des tissus végétaux; Treviranus distingue, dans les tissus animaux, trois ordres de parties élémentaires : la matière amorphe, les fibres et les globules. Cependant ces expressions vagues de fibres, de globules ne répondaient pas encore à une notion précise; on entrevoyait à peine, avec Raspail et Dutrochet, la valeur de ces particules ou globules comme unités vivantes, comme individualités composantes de la vie totale de l'organisme; en un mot, il n'était point encore question de la notion générale de la *cellule*, de la vie cellulaire, de la production des cellules et de la production des fibres qui en dérivent.

Avènement du microscope.

Cellule et théorie cellulaire. — C'est avec Schleiden et Schwann que ces notions furent nettement et définitivement

introduites en anatomie générale. Schleiden (1838), dans ses études de botanique, détermina pour les végétaux la véritable signification morphologique et physiologique de ce que Malpighi, près de deux siècles auparavant, avait désigné sous le nom d'*utricules*, et que Mirbel avait appelé cellules (1806)[1]. Schleiden et la cellule végétale.

Schwann fondateur de l'histologie animale.—Schwann (1839)[2] adopta les vues de Schleiden et les appliqua aux tissus animaux. Non seulement avec lui fut définitivement établie l'importance de la cellule, comme partie constituante de divers tissus, mais encore il s'appliqua à démontrer que de la cellule dérivent les autres parties constituantes des tissus, telles que les fibres (fibres musculaires, fibres élastiques, conjonctives, etc.) et les tubes (tubes nerveux, capillaires, sanguins, etc.). La nature et le développement des éléments anatomiques devint alors l'objet principal de l'étude des tissus, et l'analyse microscopique des tissus étant ainsi la base des notions d'anatomie générale, cette science put prendre définitivement le nom d'*histologie*, dénomination employée pour la première fois, en 1819, par Ch. Mayer, de Bonn, et par Heusinger. On peut dire que Schwann fut, pour l'histologie proprement dite, ce que Bichat avait été pour l'anatomie générale. Schwann formula en effet tout un système histologique, lequel, bien qu'on ait singulièrement modifié depuis ses conceptions premières sur la cellule et sur sa formation, représente encore assez exactement la doctrine suivie par les histologistes modernes. Schwann et la cellule animale.

La classification que Schwann donna des tissus suffit pour fournir une idée de ce système et montrer qu'il mérite bien le nom de *théorie cellulaire* qui lui a été donné. Schwann distingue cinq classes de tissus : 1° ceux où les cellules sont indépendantes, libres dans un liquide (sang, lymphe); 2° ceux où les cellules sont directement agglomérées et soudées (épiderme, cristallin, ongles); 3° ceux où les cellules sont soudées à l'aide de substance solide répandue entre elles et produite par elles Théorie cellulaire.

1. Mathias Schleiden, *Beiträge zur Phylogenesis* (Archives de Muller, 1838).

2. Th. Schwann, *Mikroskopische Untersuchungen uber die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachstum der Thiere und Pflanzen*, 1839. (Ce mémoire a été traduit en français, dès 1842, par Lereboullet, dans les *Annales des sciences naturelles*, 2e série, t. XVII, p. 5.)

(cartilages, os); 4° ceux où la plupart des cellules sont transformées en fibres ou en faisceaux de fibrilles (tissu conjonctif, tendineux, élastique); 5° enfin ceux où les cellules sont soudées bout à bout, leurs cavités communiquant longitudinalement, de manière à former des tubes avec des contenus divers (muscles, nerfs, vaisseaux).

En résumé, nous pouvons caractériser les deux grandes époques représentées, l'une par Bichat, et l'autre par Schwann, en disant que l'anatomie générale de Bichat est la science qui a pour objet l'étude des parties semblables ou systèmes au point de vue de leur distribution générale et de leurs propriétés physiques, chimiques et organiques (physiologiques); que l'histologie de Schwann et des micrographes (anatomie microscopique) est la science qui a pour but l'étude des parties élémentaires ou éléments anatomiques composant les tissus des êtres vivants, et la recherche des lois de leur production et de leur organisation. Les considérations historiques dans lesquelles nous sommes entrés montrent assez que ces deux définitions se complètent l'une l'autre, et qu'en définitive elles se rapportent à une seule et même science, l'anatomie des tissus.

L'histologie depuis Schwann. — Depuis l'impulsion donnée par Schwann à ces études, innombrables sont les travaux dont cette science a été l'objet. Nous devons citer ici les noms de quelques-uns des hommes qui ont le plus contribué à amener l'histologie au point où elle est aujourd'hui. Il faut bien le dire, c'est en Allemagne que ces études ont été d'abord poursuivies avec le plus d'ardeur. Avec l'école de Schwann, l'Allemagne voyait rapidement paraître, en 1841, l'*Anatomie générale de Henle* (ou Traité des principes immédiats et éléments du corps humain); en 1848, le *Traité d'histologie générale et spéciale de l'homme* de Gerlach; puis vinrent les travaux d'histogénie de Reichert et de Remak, le *Traité d'histologie comparée* de Leydig (1857), etc., sans parler des nombreux ouvrages sur l'histologie pathologique, autrement que pour rappeler le nom de Virchow qui, en 1859, dans sa *Pathologie cellulaire*, établit que tous les processus morbides mettent en jeu les mêmes activités cellulaires que les phénomènes physiologiques. Enfin

Les continuateurs de Schwann en Allemagne.

citons d'une manière toute spéciale Kölliker, dont nous retrouverons à chaque instant le nom à propos des découvertes les plus fondamentales en histologie.

Au contraire, la France semblait oublier qu'elle avait été la première patrie de l'anatomie générale; c'est que le microscope, qui faisait le succès de cette anatomie renouvelée avec de nouvelles méthodes de recherches, le microscope n'inspirait que défiance aux médecins et aux savants français. Donné, en 1844, avait vainement tenté de réhabiliter chez nous les études micrographiques, en publiant son *Cours de micrographie complémentaire des études médicales;* de sorte que l'histologie n'a eu guère à compter en France, en regard des nombreux savants allemands de premier ordre précédemment indiqués, que deux grands noms, d'abord Ch. Robin et plus récemment Ranvier.

Hésitations des anatomistes en France.

Robin fit faire de grands progrès à l'histologie comparée, découvrit de nombreux éléments anatomiques (myéloplaxes de la moelle des os, périnèvre des nerfs, gaines lymphatiques des vaisseaux cérébraux, etc.), s'attacha à déterminer exactement, pour chaque tissu, quels sont les éléments fondamentaux, quels sont les accessoires; enfin il soutint une lutte victorieuse contre les derniers partisans du principe vital. C'est pour lui que fut créée, en 1862, la chaire d'histologie de la Faculté de médecine de Paris. Malheureusement il dédaigna ultérieurement les progrès que faisait la technique histologique par l'introduction de réactifs nouveaux et plus délicats; et de même qu'il arriva à s'en tenir à la technique élémentaire, à peu près telle qu'il la pratiquait au début de ses études, de même il crut devoir rester attaché à certaines vues théoriques qui pouvaient satisfaire l'esprit à l'époque de Schwann, mais qui n'étaient plus soutenables en présence des faits mieux observés. Nous voulons parler de sa théorie de la *genèse* des cellules dans un *blastème*, dont il sera question plus loin lorsque nous étudierons la production des cellules. Robin soutint jusqu'à sa mort (1885) cette *théorie des blastèmes*, dont cependant il avait été forcé de restreindre de plus en plus le rôle, en présence des observations irréfutables qui lui étaient contraires; il en avait

Ch. Robin.

été réduit à n'admettre plus guère la *genèse* que pour le noyau de l'œuf fécondé; nous verrons que là aussi cette théorie devait être renversée par les admirables découvertes des actes intimes de la fécondation[1].

Ranvier.

On peut presque dire que c'est pour réagir contre l'état stationnaire des doctrines de Robin, que se forma, au Collège de France, sous la direction de Ranvier, une jeune école dont les nombreux et remarquables travaux s'inspirèrent plus justement des nouvelles idées mises en avant par les récents travaux des histologistes allemands. Aussi, en 1875, une chaire d'*anatomie générale* fut-elle créée, pour Ranvier, au Collège de France. Il est toujours délicat de formuler un jugement sur un contemporain; mais nous pouvons dire, sans craindre aucune contradiction, que Ranvier a fait faire à la technique histologique des progrès immenses, et que grâce à ses méthodes précises de recherches il a fait en histologie des découvertes innombrables et toutes de premier ordre[2]. Il a fait plus encore; il a étudié la vie, le fonctionnement des éléments anatomiques, et, par ses découvertes en physiologie générale, il a contribué aussi bien aux progrès de la physiologie qu'à ceux de l'histologie proprement dite.

CHAPITRE II

TENDANCES ACTUELLES DE L'HISTOLOGIE

Physiologie générale et histologie. — Claude Bernard, qui a créé la *physiologie générale*, nous a montré qu'elle consiste dans l'étude de l'acte intime d'une fonction, indépendamment des divers mécanismes qui interviennent dans cette fonction; ainsi la fonction respiratoire, l'acte d'hématose, peut s'accomplir par des mécanismes bien divers, puisque certains

1. Georges Pouchet, *Charles Robin, sa vie et son œuvre.* (Journal de l'Anat. et de la Physiol., 1886.)

2. L. Ranvier, *Traité technique d'histologie*, 2e édition. Paris, 1889.

animaux inspirent par le jeu du thorax, d'autres par déglutition de l'air, puisque d'autre part les uns respirent dans l'air (poumons), les autres (branchies) dans l'eau contenant de l'air en dissolution. Mais quels que soient les mécanismes divers qui amènent le sang au contact de l'oxygène, l'acte essentiel de l'hématose est le même chez tous les animaux à sang rouge; il consiste en ce que le globule rouge du sang se charge d'oxygène, qu'il transporte ensuite dans l'organisme. Cet exemple nous fait comprendre que les phénomènes qu'étudie la physiologie générale se passent dans les éléments anatomiques, dans les cellules, et que pour pénétrer jusqu'à l'acte intime qui est la fonction d'un organe, il faut étudier la vie de l'élément anatomique, de la cellule caractéristique de cet organe.

Vie des éléments anatomiques ; actes intimes des fonctions.

Or, il y a relativement peu d'années encore, rares étaient les histologistes ayant bien saisi ces rapports nécessaires entre l'anatomie générale et la physiologie générale, ou, pour mieux dire, l'étude de certains faits histologiques était si incomplète que ces faits demeuraient sans signification pour la physiologie. Le cas suivant en est un exemple typique. Dans les culs-de-sac de la glande mammaire on décrivait, sur la glande à l'état de repos, une courbe de cellules épithéliales; puis on croyait avoir constaté que, dès l'entrée de la glande en travail de sécrétion, cet épithélium disparaîtrait et que le lait serait produit par une sorte d'exsudation à travers la membrane hyaline sur laquelle repose cet épithélium. Or il est reconnu aujourd'hui que la *sécrétion* est fonction de l'épithélium des culs-de-sac glandulaires, que ce sont ces cellules épithéliales qui élaborent les principes du lait, et que, étudier l'acte intime de cette sécrétion, c'est suivre les transformations successives de ces cellules. De même pour l'*absorption* par la surface intestinale : on a longtemps admis que l'épithélium intestinal n'y prendrait aucune part, qu'il se desquamerait et tomberait au moment où elle se produit, et on croyait faire des expériences imitant l'acte intime de l'absorption lorsqu'on étudiait le passage de liquides divers à travers des membranes inertes, parfois à travers des cloisons de terre poreuse. Aujourd'hui c'est à l'intervention active de cet épithélium qu'on attribue l'acte de passage, et toutes les

Exemple d'une sécrétion.

recherches, non encore complètement menées à bonne fin, sur l'acte intime de l'absorption, ont pour objet les transformations, la vie de ces cellules épithéliales.

Ranvier et la physiologie générale.

Nous l'avons dit, ce sont ces études de physiologie générale, de modifications fonctionnelles des éléments anatomiques que Ranvier a poussées très loin, donnant ainsi une importance toute nouvelle à l'histologie. On le verra plus loin par l'indication de ses découvertes sur le fonctionnement des glandes salivaires, sur la contraction des muscles striés et lisses, sur les fibres nerveuses (dégénérescence et régénération); de même dans diverses études que nous ne saurions aborder ici, comme celle de l'organe électrique de la torpille, des éléments du cœur de la grenouille, etc.

Embryologie et anatomie générale : Histologie. — L'anatomie générale a reçu une puissante et féconde impulsion grâce à une science nouvelle, l'*embryologie*, dont les premiers essais remontent à peine au commencement de ce siècle. L'embryologie a d'abord dû se borner à rechercher le mode de formation des organes, et alors elle n'avait de rapports qu'avec l'anatomie descriptive; celle-ci décrivait comment sont disposés et configurés les organes; celle-là expliquait l'origine de ces formes et de ces dispositions. Puis l'embryologie a abordé l'étude de l'origine des éléments anatomiques, de la formation des tissus (*histogenèse*). C'est alors que la théorie cellulaire, dégagée de toute hypothèse, a reçu sa plus éclatante confirmation et sa plus large extension. L'embryologie a montré que l'organisme a pour origine une seule cellule, l'œuf ou ovule, et que, de la division successive de cette cellule et de ses descendantes, proviennent tous les éléments anatomiques; elle a suivi pas à pas cette filiation. Elle a montré que les premières cellules dérivées de la cellule œuf se disposent primitivement côte à côte, en couches ou membranes, entièrement comparables aux épithéliums de l'adulte. Ces couches épithéliales cellulaires sont ce qu'on nomme les trois *feuillets du blastoderme*, et chacun de ces trois feuillets (ectoderme, mésoderme, endoderme) donne naissance à des ordres particuliers d'éléments anatomiques.

Embryologie et histogénèse.

L'ovule, cellule souche de tout l'organisme.

Or, ces études d'embryologie et d'histogénèse montrent que les conceptions de Bichat, ses idées sur les systèmes organiques sont, dans leurs grandes lignes, en parfait accord avec la nature même des choses, révélée par l'analyse de leur développement. Voir venir les événements est la meilleure manière de les comprendre, disent les historiens et les philosophes; voir naître et se former les parties d'un même système est le seul procédé infaillible pour en saisir les liens de parenté. C'est ce que nous obtenons par l'embryologie. L'exemple suivant le fera bien comprendre, en montrant combien sont aujourd'hui complètes, relativement à ce qu'elles étaient naguère, nos connaissances sur l'origine des parties constituantes du système nerveux.

Nous réunissons, sous le nom de *système nerveux*, toutes les parties formées de tubes nerveux et de cellules nerveuses; ces parties se trouvent distribuées et éparses en bien des régions diverses du corps : pour nous en tenir seulement aux cellules nerveuses (dont les fibres nerveuses sont une émanation), nous en trouvons des amas dans l'axe cérébro-spinal, puis dans les ganglions spinaux, puis, plus loin, dans les ganglions de la chaîne du sympathique, et enfin, infiniment plus loin encore, dans l'intimité de tous les organes (ganglions viscéraux, etc.). Leur composition histologique nous force à rattacher toutes ces parties à un même système, à une même famille histologique, de même qu'un anthropologiste qui rencontre des nègres en Angleterre, en France, en Italie, en Amérique, en Afrique, ne peut s'empêcher de les considérer tous comme appartenant à la race noire dont le centre d'origine est l'Afrique. Cependant quelles hésitations n'éprouverait-il pas s'il ne pouvait démontrer que ces individus de race noire, épars sur divers continents, proviennent primitivement de l'Afrique, et s'il lui était affirmé que tel groupe d'individus parfaitement caractérisés comme nègres, proviennent par exemple de parents anglais, ont de purs Anglais comme ancêtres les plus reculés. C'est cependant à des interprétations aussi révoltantes pour l'esprit que les histologistes en étaient réduits, il n'y a pas de bien nombreuses années, quant aux différentes parties du système nerveux;

Types semblables et origines semblables.

d'après les observations incomplètes d'alors, on admettait que l'axe cérébro-spinal se développait en provenant de l'ectoderme ou feuillet externe du blastoderme; que les ganglions spinaux avaient leurs origines dans les protovertèbres, c'est-à-dire dans la masse centrale du feuillet moyen ou mésoderme; et, quant aux divers ganglions du sympathique, qu'ils provenaient des éléments des couches périphériques de ce même feuillet moyen, ou peut-être du feuillet interne ou endoderme. Or, les progrès de l'embryologie, grâce à la technique perfectionnée qui nous permet aujourd'hui de suivre, sans lacune, l'évolution d'un organe ou celle d'un système, sont venus révéler des faits singulièrement différents de ces premières interprétations, et nous permettent de poser aujourd'hui comme règle que tous les éléments caractéristiques d'un même système partagent une même origine blastodermique, comme tous les individus d'une même race ont une même origine ethnique.

Origines blastodermiques communes.

En effet, pour le cas du système nerveux pris comme exemple, on a reconnu que les ganglions spinaux proviennent de l'ectoderme aussi bien que l'axe cérébro-spinal lui-même, et que la chaîne du sympathique est une émanation des ganglions spinaux. La moelle et le cerveau, les ganglions spinaux, les ganglions sympathiques, représentent des colonies qui se sont détachées de l'ectoderme, puis successivement les unes des autres, et dont quelques-unes (ganglions viscéraux) sont allées plonger dans les profondeurs de l'organisme, tellement loin de leur origine première, de leur *mère patrie*, pour nous servir d'une expression qui rappelle la comparaison précédemment employée, tellement loin qu'il serait impossible de soupçonner cette filiation, si l'embryologie ne nous permettait d'en suivre toutes les phases de dérivation.

Ce que nous disons du système nerveux se produit de même pour le système musculaire, le système vasculaire, les épithéliums, les glandes, etc.

Valeur du mot « système » en histogénèse. — Vu l'importance de ces faits relatifs à l'origine blastodermique des éléments anatomiques, il y a aujourd'hui tendance à ne plus donner le nom de système qu'à des groupes provenant d'un même

feuillet blastodermique, ou au moins d'une même partie d'un feuillet blastodermique. Le grand effort des histologistes actuels a pour objet d'établir la filiation des éléments anatomiques, pour en dresser, en quelque sorte, l'arbre généalogique ; ici, comme dans toutes les sciences biologiques, le problème de l'origine occupe la première place.

Généalogie des éléments anatomiques.

C'est cet ordre d'idées qui présidera à l'exposé qui va suivre. Nous commencerons l'étude de l'histologie par celle de la cellule ; puis nous étudierons l'ovule, cellule mère de tous les autres éléments anatomiques ; et pour établir la filiation de ceux-ci, nous ferons rapidement l'histoire de la division de l'œuf, de la formation du blastoderme, et des principales dérivations blastodermiques. Ces dérivés blastodermiques sont précisément les *éléments anatomiques* que nous passerons en revue, comme formant l'objet essentiel des études d'histologie.

Histologie et anatomie microscopique. — Nous avons vu comment, avec les progrès de la science, les expressions de *systèmes* et de *tissus* ont pris des significations distinctes et plus précises (page 8). Il en a été de même des expressions *histologie* (ou anatomie générale) et *anatomie microscopique*, qui désignent deux ordres d'études très voisines, complémentaires l'une de l'autre, mais cependant si bien distinctes que le présent *Précis* sera consacré uniquement à l'histologie, et que nous réservons l'anatomie générale pour un nouveau volume.

Étude à part de l'histologie et de l'anatomie microscopique.

En effet l'histologie étudie les éléments anatomiques et leur association en tissus, abstraction faite des dispositions topographiques que peuvent présenter ces tissus et éléments anatomiques dans un organe particulier ; examiner ces dernières dispositions est précisément l'objet de l'anatomie microscopique. Quelques exemples le feront comprendre.

Étudier les fibres nerveuses, leur groupement en faisceaux, les enveloppes de ces faisceaux ; étudier les cellules nerveuses, leur connexions avec les fibres, leur association avec des cellules de névroglie, etc., c'est faire l'*histologie du système nerveux*. On apprend ainsi de quoi sont composés les nerfs, la substance blanche et la substance grise des centres. Mais,

dans la moelle épinière par exemple, cette substance blanche forme des cordons distincts, et cette substance grise des colonnes ou des amas diversement configurés selon les régions, et modifiant leurs formes et leurs rapports en allant de la moelle au bulbe, du bulbe à la protubérance, de la protubérance aux pédoncules cérébraux, etc. Poursuivre les faisceaux blancs et les colonnes grises dans ces divers étages de l'axe cérébro-spinal, étudier les noyaux des nerfs craniens, débrouiller le trajet des péconcules cérébelleux ou cérébraux, c'est faire l'*anatomie microscopique du système nerveux*.

D'autre part, étudier la constitution de l'épiderme, du derme, des glandes sudoripares et sébacées, des poils, des corpuscules du tact, c'est traiter toute une série de questions *histologiques* relatives aux épithéliums et à leurs dérivés, au tissu conjonctif, aux terminaisons nerveuses. Mais examiner l'épaisseur comparée ou absolue du derme et de l'épiderme selon les régions, la distribution et les variétés de poils, l'époque de leur apparition, leur mode de chute et de rénovation, etc., c'est faire l'*anatomie microscopique de la peau*.

L'histologie est une science très générale.

Ces deux exemples, auxquels il est inutile d'en ajouter d'autres, montrent que l'histologie est quelque chose de beaucoup plus général (anatomie générale) que l'anatomie microscopique. En effet, la nature, les connexions élémentaires des fibres et des cellules nerveuses sont les mêmes dans toute la série animale; on peut faire l'histologie du système nerveux en empruntant les éléments d'étude à n'importe quel vertébré par exemple, et les résultats obtenus seront d'une signification générale, c'est-à-dire valable pour tous; s'il y a quelques différences d'un batracien à un mammifère, ce ne sont que des nuances de plus ou moins, c'est-à-dire que tel détail, très visible chez l'un, nous permet par suite de reconnaître chez l'autre la même disposition, alors qu'elle y est plus rudimentaire, mais toujours de même signification. Il n'en est pas de même de l'anatomie microscopique du système nerveux. Quand on a déterminé chez l'homme le trajet des faisceaux pyramidaux, qui, joignant l'écorce cérébrale à l'axe gris médullaire, sont placés dans des régions topographiquement bien définies des

cordons antérieurs et des cordons latéraux de la moelle, on s'exposerait à de singulières erreurs en croyant ces notions applicables aux autres vertébrés, car, en se bornant même aux mammifères, on constate que ces faisceaux pyramidaux sont à l'état de fascicules diffus et éparpillés dans les cordons antéro-latéraux chez le chien, et qu'ils occupent les cordons postérieurs chez les rongeurs. De même les éléments épidermiques, les éléments des glandes sudoripares et sébacées sont semblables ou très analogues chez les divers mammifères; mais il s'en faut que l'anatomie microscopique de la peau de l'un nous fasse connaître la peau de l'autre.

L'anatomie microscopique étudie des faits spéciaux.

Il ne faudrait pas croire enfin, parce qu'il y a l'histologie du système nerveux, et l'anatomie microscopique du système nerveux, qu'à chaque système, à chaque organe ou à chaque tissu correspondent nécessairement deux ordres d'études distinctes, histologie et anatomie microscopique. Il est des parties de constitution peu compliquée, dont l'anatomie microscopique n'est pas à faire, ou se trouve faite du moment qu'on connaît, d'une manière générale, leur histologie. Tel est le cas des muscles du squelette. Quand on a étudié l'histologie d'un muscle strié quelconque, la constitution de ses fibres, la manière dont elles se groupent, sont entourées de tissu conjonctif, reçoivent des vaisseaux, etc., on connaît du même coup l'anatomie microscopique de ce muscle et de tous les autres, car tous ces muscles sont constitués semblablement, et chacun d'eux est constitué de même, qu'on l'examine dans sa partie moyenne, vers ses extrémités, ou dans n'importe quelle région de son corps charnu. Du moins il en est ainsi dans l'état actuel de nos connaissances; mais il peut se faire que des notions nouvelles arrivent à donner de l'intérêt à une véritable anatomie microscopique de chaque muscle; ainsi, Ranvier ayant reconnu qu'il y a, chez divers mammifères, des muscles blancs et des muscles rouges, il pourra y avoir lieu de rechercher si tel muscle de l'homme n'est pas formé par un mélange, et de constater comment est topographiquement disposé cet assemblage de fibres blanches et de fibres rouges.

Mais c'est surtout dans l'étude des viscères que l'anatomie

microscopique devient importante, indispensable; ici elle devient une véritable anatomie descriptive faite à l'aide des instruments grossissants; ici différents tissus s'associent en couches distinctes (tuniques du tube intestinal) et ces couches ont des dispositions et une texture différentes selon les viscères et selon les diverses régions d'un même viscère. Mais ici encore il est des exceptions, et il est tel viscère qui n'a réellement pas d'anatomie microscopique propre. Tel est le cas de la rate : on étudie le tissu de la rate (pulpe splénique), l'histologie de la rate, mais non son anatomie microscopique, car un fragment de pulpe splénique est semblable à lui-même à quelque région de ce viscère qu'il soit emprunté, ou même à quelque animal qu'appartienne la rate étudiée, ou si, dans ce dernier cas, il y a des différences, elles sont de l'ordre de celles que nous avons signalées en cherchant à caractériser l'histologie à propos du système nerveux, ce sont des différences dans le plus ou moins d'évidence de certains détails de constitution et de connexion des éléments, différences dont l'analyse éclaire la connaissance générale de ces éléments.

Ces quelques indications étaient nécessaires afin d'écarter tout soupçon de caprice dans la manière dont nous avons distribué ce que nous considérons comme du ressort de l'histologie, et ce que nous attribuons à l'anatomie microscopique. On ne s'étonnera donc pas de nous voir par exemple traiter ici de la rate ou des ganglions lymphatiques, alors que nous réservons pour l'anatomie microscopique l'étude de la peau, du tube digestif, de la moelle épinière, du bulbe, etc.

PREMIÈRE PARTIE

LA CELLULE EN GÉNÉRAL

CHAPITRE III

MORPHOLOGIE ET CONSTITUTION DE LA CELLULE

Définition, schéma de la cellule. — Les *éléments anatomiques* des êtres vivants, animaux ou végétaux, sont représentés par des *cellules* ou par des *formes dérivées de cellules*. Pour faire comprendre ce que c'est qu'une cellule, il ne saurait s'agir de la définir d'abord, puis de tout déduire de cette définition ; cette manière de faire n'est pas celle des sciences biologiques. Il sera plus logique et plus simple de rechercher comment peu à peu les anatomistes sont arrivés à la notion de ce que nous appelons la *cellule*. Trois phases successives, trois schémas de la conception de la cellule résumeront cet historique.

1° C'est par l'étude des tissus des végétaux qu'on a été amené à la première conception, fort incomplète, de la cellule. Quand on fait une coupe de moelle de sureau, on se trouve en présence de cavités juxtaposées les uns aux autres, comme les alvéoles d'une ruche d'abeilles, ou comme les bulles pressées les unes contre les autres qu'on obtient en faisant mousser, par insufflation, de l'eau savonneuse. C'est ce qu'observa sur divers végétaux Malpighi (1628-1694). Il donna à ces cavités le nom d'*utricules* (petite outre, c'est-à-dire petite vessie, vésicule). En 1809, le botaniste Mirbel substitua à cette dénomina-

Cellule ou *utricule* de Malpighi.

tion celle de *cellule* (petite chambre vide), mais ce changement de nom ne modifiait en rien l'idée fort simple qu'il se faisait de la cellule, car pour lui le *tissu cellulaire* des végétaux était morphologiquement comparable à ce que sont des bulles de savon accumulées et séparées par des cloisons homogènes [1]. Pour Mirbel en effet, les cellules végétales étaient produites par un liquide, une sève dite *cambium*, laquelle s'épaississait graduellement puis se creusait de vacuoles, comme de l'eau savonneuse qu'on insuffle. Nous pouvons donc dire que, de Malpighi à Mirbel, la cellule est considérée comme une cavité, circonscrite par une paroi dite *membrane cellulaire* (fig. 1, A : la cellule selon le schéma de Malpighi).

2° Mais bientôt les botanistes eux-mêmes s'aperçurent que la membrane cellulaire de la cellule de Malpighi et Mirbel n'est qu'une partie squelettique, une enveloppe qui est à la véritable cellule ce que la coquille est à l'escargot qui l'habite. En effet on reconnut que la cellule est réduite à cette enveloppe cellulaire alors seulement qu'elle est morte, décomposée, représentée seulement par son squelette extérieur ; mais que, sur une cellule vivante et complète, cette membrane cellulaire est doublée à sa face interne d'une couche de substance azotée, granuleuse, circonscrivant un espace central plein de liquide.

Utricule primordial ; protoplasma.

On donna à cette couche de substance azotée le nom d'*utricule primordial*, pour marquer que c'était là la partie essentielle, réellement vivante, et au liquide qu'elle renferme le nom de *liquide cellulaire*. Ces faits furent établis, pour les tissus végétaux, principalement par le botaniste Schleiden (1838). Hugo-Mohl (en 1848) donna à la substance de l'utricule primordial le nom de *protoplasma* (*formatio prima*, *protoplasis*), dénomination qui, nous le verrons, a acquis aujourd'hui une importance si grande. Ajoutons qu'on reconnut que c'est dans cette couche de protoplasma qu'est placé un petit corps plus ou moins sphérique, que Fontana avait entrevu dès 1781, et auquel il avait donné le nom de *noyau*. Ce que Schleiden avait vu sur les végétaux, Schwann le retrouva sur un grand nombre

1. Malpighi, *Anatome plantarum*, 1679. — Mirbel (Brisseau de), *Exposition de la théorie de l'organisation végétale*, Paris, 1809.

de cellules des tissus animaux (1839), notamment dans les cartilages ; il créa la théorie de la composition cellulaire des tissus des animaux. Cette seconde phase est donc due essentiellement aux travaux de Schleiden et de Schwann, et nous pouvons dire que la cellule de Schleiden-Schwann est un petit corps composé d'un *utricule de protoplasma*, circonscrivant une cavité pleine d'un *liquide cellulaire*, et doublé à l'extérieur par une membrane protectrice, la *membrane cellulaire*. (Voir la fig. 1, B : la cellule selon le schéma de Schleiden-Schwann.)

La cellule d'après Schwann.

3° Mais en étudiant les cellules jeunes des végétaux (les cellules des régions en voie de formation) et les cellules des

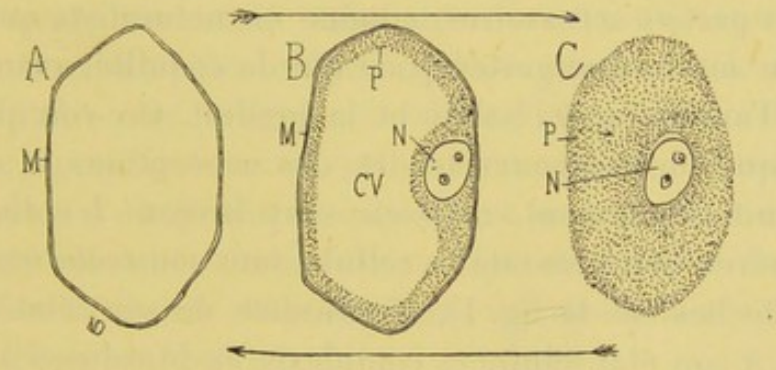


Fig. 1. — Schémas de la cellule.

En allant de gauche à droite (flèche supérieure) on a successivement les trois stades historiques de la cellule : A. Cellule selon Malpighi. — B. Cellule selon Schwann. — C. Cellule selon M. Schultze. — En allant de droite à gauche (flèche inférieure), on a les trois stades évolutifs de la cellule : C. Cellule jeune formée d'une masse de protoplasma sans enveloppe. — B. Cellule avec une enveloppe (membrane cellulaire) et un contenu liquide. — A. Squelette de cellule végétale morte, réduite à sa membrane cellulaire.

M. Membrane cellulaire. — N. Noyau. — P. Protoplasma (utricule primordial). — CV. Cavité cellulaire.

animaux, on constata que toutes les parties sus-indiquées n'étaient pas constantes. Que la membrane cellulaire peut n'apparaître que tardivement ou même pas du tout ; qu'il en est de même du liquide, c'est-à-dire de la cavité contenant le liquide cellulaire. En un mot on vit que la cellule végétale jeune et presque toutes les cellules animales, quel que soit leur âge, se réduisent à une masse sphérique de la substance de l'utricule primordial, à une masse granuleuse de protoplasma ; cette masse, généralement sphérique, de protoplasma peut élaborer un liquide qu'elle emmagasine dans une ou plusieurs cavités creusées en son centre ; elle peut se sécréter une

enveloppe, la membrane cellulaire ; mais liquide cellulaire et membrane cellulaire sont des parties accessoires, non constantes. La seule partie essentielle, indispensable, qui produit les autres, c'est la masse de protoplasma avec son noyau. Parmi les auteurs (Leydig, Remak, Schultze, Kœlliker, etc.), qui ont établi ces faits, c'est surtout le nom de Max Schultze, qui personnifie ces conceptions nouvelles, représentant l'état actuel de nos idées sur la cellule [1]. Nous pouvons donc dire que la cellule de Schultze est simplement une petite masse de protoplasma avec un noyau. (Voir la fig. 1 en C : la cellule selon le schéma de Schultze.)

La cellule d'après les conceptions actuelles.

Ainsi, les premiers observateurs n'avaient vu de la cellule que des parties accessoires, comme un naturaliste qui n'aurait vu d'un mollusque gastéropode que la coquille, avant de connaître l'animal qui l'habite et la produit. On voit que l'ordre historique des découvertes et des conceptions à cet égard reproduit exactement, mais en sens inverse, les dispositions successives que présente la cellule dans son *évolution* (voir les deux flèches de la fig. 1), c'est-à-dire de son état jeune et simple à son état adulte et complexe, et de celui-ci à sa mort. En effet, une cellule jeune, animale ou végétale, est formée d'une simple masse de protoplasma avec noyau (fig. 1, en C, schéma de Schultze) ; elle évolue souvent et se complique par la sécrétion d'une membrane extérieure et d'un liquide intérieur (fig. 1, en B, schéma de Schleiden-Schwann) ; enfin lorsqu'elle meurt et se dessèche, tout disparaît excepté le squelette extérieur, la membrane cellulaire (fig. 1, en A, schéma de Malpighi).

Évolution de la cellule.

Nous pouvons donc, mais seulement pour formuler un résumé des explications précédentes, donner de la cellule cette définition : *La cellule est essentiellement une petite masse de protoplasma avec un noyau.* Son étude consistera donc en celle du protoplasma et du noyau.

Définition.

Il est évident que l'expression cellule, qui implique l'idée d'une cavité et de sa paroi, ne correspond plus à cette défini-

1. Max Schultze, *Ueber Muskelkörperchen und das was man eine Zelle zu nennen habe.* (Arch. f. Anat. u. Physiol., 1861.)

tion, à cette conception actuelle. Aussi a-t-on fait diverses tentatives pour y substituer un autre nom. Cette masse de protoplasma Kuss l'appelait *globule* (le nom est resté pour les cellules sanguines qu'on nomme *globules rouges* du sang) ; Kœlliker l'a appelée *protoblaste* ; Hœckel et nombre de zoologistes, *plastide*, etc. Mais l'usage du mot *cellule* a prévalu ; s'il ne répond pas à la réalité des choses, il rappelle l'évolution des idées, et nous le conserverons comme l'ont fait la plupart des histologistes.

Le mot cellule est impropre.

1° LE PROTOPLASMA

Le *protoplasma* est la substance vivante qui entoure le noyau de la cellule. On le désigne donc aussi sous le nom de corps cellulaire ; on l'a également dénommé *plasma* cellulaire, *bioplasma*, *cytoplasme* (κυτος, cellule), ou *sarcode* (de σαρκωδης, chair vivante) ; Dujardin a employé ce mot de sarcode pour désigner la substance des infusoires, qui est en effet du protoplasma, les infusoires étant des êtres monocellulaires, formés chacune d'une seule cellule [1].

Synonymie du protoplasma.

Les propriétés physiques, chimiques, et même les phénomènes vitaux du protoplasma peuvent être étudiés sur de grosses masses protoplasmiques, si bien visibles à l'œil nu qu'on les peut recueillir à pleines mains. Telles sont les *plasmodies* des champignons myxomycètes qu'on rencontre sur les vieilles souches, sur les amas de tannée au voisinage des tanneries (fleur de tan, tannée fleurie) et qui se présentent sous la forme de gâteaux, plus ou moins volumineux, figurant une sorte de bave ou un enduit comparable comme aspect à un jaune d'œuf. Ces plasmodies sont formées par un nombre immense de spores, c'est-à-dire de cellules reproductrices, qui, d'abord indépendantes, se sont agglomérées et soudées en une masse commune ; ces plasmodies ou symplastes sont donc de larges et épais gâteaux de protoplasma semé de noyau. On trouve une

Masses plasmodiales.

1. Dujardin, *Mémoire sur l'organisation des infusoires* (Annales des sciences naturelles ; zool., 1838). — Van Bambeke, *De l'emploi du terme protoplasma*. (Bullet. de la Soc. belge de microscopie, 1896, t. XXII.)

formation analogue au début de la production du placenta de divers mammifères ; là aussi certaines cellules ectodermiques de l'embryon se fusionnent en une masse plasmodiale, dite plasmode ou symplaste placentaire [1].

Caractères physiques et chimiques du protoplasma. — Nous ne nous arrêterons pas sur la *composition et les caractères chimiques du protoplasma*, attendu que cette composition varie d'un instant à l'autre, puisque cette substance vivante est le siège incessant d'assimilation, de désassimilation, d'élaborations diverses. Disons seulement que le protoplasma est formé de matières albuminoïdes diverses, unies à une grande masse d'eau (75 p. 100 environ) et à des matières salines variables. On y trouve de la lécithine, de la myosine, de la vitelline, de la plastine, de la cholestérine, etc.

Composition chimique variable.

Il est important de noter que le protoplasma a une *réaction alcaline*, car on peut dire que la vie n'a lieu que dans un milieu alcalin (le sang est alcalin, et les liquides organiques qui sont acides, comme l'urine, la sueur, sont des produits excrémentitiels, ou, comme le suc gastrique, des liquides destinés à des actes chimiques spéciaux).

Réaction alcaline.

Le protoplasma est *coagulé par la chaleur* et par un très grand nombre de *réactifs chimiques* (tous les réactifs notamment dont on fait usage pour durcir les tissus, les pièces anatomiques, afin de pouvoir y pratiquer des coupes microscopiques : alcool, acides, chromates, etc.).

Coagulable.

Enfin la substance du protoplasma, après sa mort et après sa coagulation par les réactifs sus-indiqués, a une grande affinité pour les *matières colorantes;* la substance du noyau prend également, et avec plus d'énergie encore, la couleur des solutions tinctoriales qu'on fait agir sur une coupe ou une préparation quelconque de tissus. Depuis le jour où Gerlach (1858) [2] fit connaître l'emploi de la solution de carmin, la technique microscopique n'a cessé de s'enrichir de nouveaux réactifs co-

Affinité pour les matières colorantes.

1. Mathias Duval, *Le Placenta des Rongeurs*, 1892. — *Le Placenta des Carnassiers*, 1895.

2. Gerlach, *Mikroskopische Studien aus dem Gebiete der menschlichen Morphologie*. Erlangen, 1858.

lorants (picro-carmin de Ranvier, hématoxyline, éosine, et plus récemment les innombrables dérivés de l'aniline). Comme, dans une préparation, les divers éléments des tissus et les diverses parties d'un même élément, d'une même cellule, se colorent avec une intensité et des teintes différentes, l'emploi des réactifs colorants est devenu une des parties les plus essentielles de la technique histologique.

Pour les *propriétés physiques* du protoplasma, il suffit de dire que c'est une substance molle, plastique, extensible. — La dessiccation la rend cassante, et la plupart du temps y éteint toute manifestation de la vie. Mais ici se présente un phénomène remarquable : tandis que la plupart des cellules ou des organismes pluricellulaires sont définitivement tués par la dessiccation, il en est dont le protoplasma est, dans ces conditions, mis seulement en état de *vie latente*, selon l'expression consacrée; telles sont les spores d'un grand nombre de plantes, tels aussi les animaux inférieurs auxquels on a donné depuis longtemps le nom de *réviviscents* (rotifères, tardigrades, anguillules) pour marquer ce fait que ces êtres, réduits en apparence à l'état de cadavres inertes par la dessiccation, peuvent, lorsqu'on leur rend l'eau qu'ils avaient perdue, montrer de nouveau toutes les manifestations de la vie. A cet état de vie latente, de dessiccation, le protoplasma supporte sans périr des températures relativement élevées, qui amènent au contraire sa mort immédiate si elles agissent sur lui alors qu'il est à l'état humide, à l'état de vie active. C'est ainsi que les spores sèches de certains bacilles résistent jusqu'à 105° et plus. Ces faits sont bien précieux à noter pour le médecin, car ils nous font comprendre qu'il faut de hautes températures et de préférence la chaleur humide pour détruire les germes infectieux.

Vie latente.

Réviviscence.

Organisation du protoplasma. — Après les caractères chimiques et physiques du protoplasma, doivent venir ses *caractères morphologiques*, c'est-à-dire l'étude de son organisation, de son anatomie, révélée par le microscope. Jusque vers 1873 le protoplasma était décrit comme formé d'une substance granuleuse (fig. 1, en B et C), c'est-à-dire composé de deux ordres de parties : une partie liquide, transparente, hyaline; et,

Liquide et granulations.

semées dans ce liquide, des granulations de diverses natures (albuminoïdes et parfois graisseuses), plus ou moins réfringentes, brillantes ou obscures.

Cependant le fait que deux cellules, deux petites masses de protoplasma avec chacune leur noyau, sans membrane d'enveloppe, peuvent se trouver juxtaposées sans se confondre, devait nécessairement faire concevoir l'idée que ces petites masses ont sans doute une contexture, une organisation plus complexe que celle d'une goutte de liquide tenant des granulations en suspension. Depuis 1873, les travaux de très nombreux histologistes, parmi lesquels il faut citer les noms de Flemming, de Strasburger, Butschli, Kunstler, etc.[1], ont montré qu'il en est en effet ainsi, et que la substance du protoplasma est comparable à une éponge, dans les mailles de

Réseau des granulations.

laquelle est retenu le liquide hyalin; c'est-à-dire que les granulations, dès longtemps observées, ne sont pas absolument libres et indépendantes, mais se trouvent associées entre elles de manière à dessiner un réseau, le *réseau cellulaire*, dont les mailles sont occupées par le *liquide cellulaire*. Quant à ce réseau cellulaire, son étude plus approfondie (Flemming) a amené à le considérer comme formé par un ou plusieurs filaments de granulations disposées bout à bout comme les grains d'un chapelet. C'est ce qu'on désigne aujourd'hui sous le nom de théorie de la

Filament ou chapelet des granulations.

constitution filamenteuse du protoplasma. Ce ou ces filaments s'infléchissent sur eux-mêmes et mêlent et juxtaposent leurs circonvolutions de manière à circonscrire les mailles ou vacuoles dans lesquelles est logé le liquide cellulaire (fig. 2).

A ces notions sur la constitution du protoplasma correspond toute une nouvelle nomenclature, malheureusement très complexe parce que parfois le même terme a été employé par

1. E. Strasburger, *Zellbildung und Zelltheilung*. Iéna, 1875. Une traduction française a été publiée par Kickx (de Gand) : *Sur la formation et la division des cellules*, Iéna. Paris, 1876. — W. Flemming, *Zellsubstanz, Kern, etc.*, Leipzig, 1882. — Kunstler (J.), *De la constitution du protoplasma* (Bull. scient. du départ. du Nord, 1882). — O. Butschli, *Studien über Eizelle, etc.*, Franckfurt, 1876. — On trouvera la Bibliographie complète des travaux sur la cellule, le protoplasma, le noyau, sa division, etc., dans les deux récents ouvrages suivants : — Yves Delage, *La structure du protoplasma et les théories de l'hérédité*, Paris, 1895. — F. Hennegouy, *Leçons sur la cellule*, Paris, 1896.

divers auteurs pour désigner des parties différentes, nomenclature que nous pouvons résumer de la manière suivante : D'abord, d'une manière générale, le liquide cellulaire prend le nom d'*hyaloplasma* (ou suc cellulaire) et le réseau filamenteux le nom de *spongioplasma;* puis, pour préciser les particularités que l'analyse microscopique révèle dans ce dernier, on désigne le ou les filaments qui le constituent, sous le nom de *mitome* (μιτος, filament) ou de *cytomitome;* et aux granulations en chapelet qui forment le filament on donne le nom de *microsomes*, Hyaloplasma. Mitome. Microsomes.

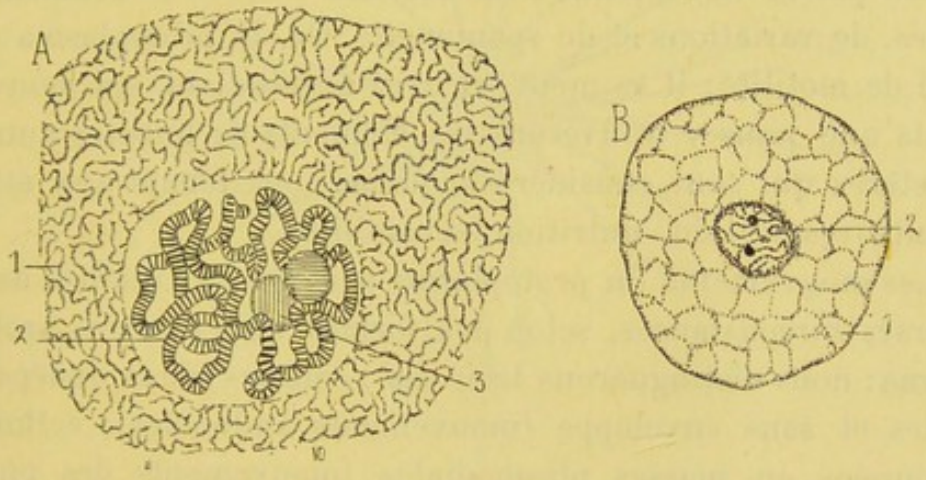


Fig. 2. — Constitution réticulée (filamenteuse) du protoplasma et du noyau.

En A. Cellule de la glande salivaire du chironomus. — 1, protoplasma avec son mitome. — 2, noyau avec son filament pelotonné. — 3, nucléoles.

En B. Cellule de l'épiderme d'une larve de salamandre. — 1, protoplasma réticulé. — 2. noyau avec son filament et deux masses nucléiniennes.

ou de *cytomicrosomes* (et parfois aussi celui de *plastidules*, diminutif de *plastide* qui désigne tout le corps cellulaire). Nous verrons, en étudiant le noyau en particulier, que nous trouverons dans celui-ci des dispositions analogues et une nomenclature semblable, dans laquelle seulement le radical κυτος sera remplacé par καριον (noyau), c'est-à-dire que nous aurons à y parler de *caryomitome* et de *caryomicrosomes*. Hâtons-nous d'ajouter que le plus souvent, à part les cas où il s'agit de phénomènes spéciaux comme ceux de la division des cellules ou de leur conjugaison (fécondation), on se contente, et nous nous contenterons, en décrivant les diverses cellules, de parler du réseau et du liquide cellulaire ou protoplasmique, du réseau et du liquide nucléaire.

Manifestations vitales du protoplasma. — Nous avons hâte d'arriver à ce qu'on appelle les *propriétés vitales* du protoplasma. Par cette expression, nous entendons les phénomènes par lesquels le protoplasma, le corps cellulaire, manifeste les caractères de substance vivante, sans nous hasarder à donner une définition de ce qu'il faut entendre par la *vie*, définition devant laquelle a presque reculé Cl. Bernard lui-même. De toutes les manifestations qui nous font en général dire qu'un corps est vivant, la plus significative est celle qui se traduit par le *mouvement*, avec certains caractères d'intermittences, de variations et de spontanéité. Or, le protoplasma est doué de motilité; il se meut, et c'est en étudiant ses mouvements que nous y trouverons les éléments de tous les autres caractères qui sont considérés comme appartenant aux êtres vivants (respiration, nutrition, sensibilité).

Le protoplasma se meut.

Les mouvements du protoplasma peuvent être étudiés dans diverses circonstances, selon les formes que revêt ce protoplasma; nous distinguerons trois cas : cellules libres, indépendantes et sans enveloppe (mouvements amiboïdes); cellules fusionnées en masses plasmodiales (mouvements des plasmodes); cellules enveloppées d'une membrane (mouvements intra-cellulaires).

Mouvements amiboïdes. — On trouve, dans les eaux douces ou salées, libres ou adhérents aux feuilles des plantes aquatiques, de petits êtres microscopiques qui ne sont formés chacun que d'une seule cellule, c'est-à-dire d'une sphérule de protoplasma avec un noyau. Parmi ces êtres inférieurs, dits protozoaires et appartenant à la classe des rhizopodes, on a particulièrement observé ceux qui portent le nom d'*amibes*. Quand on les examine au microscope dans une goutte d'eau, on voit bientôt que la petite masse protoplasmique en question se déforme : de ses couches périphériques partent des prolongements, dits *pseudopodes*, qui s'étendent en rayonnant, et peuvent se subdiviser en prolongements secondaires, c'est-à-dire se ramifier. Souvent ces pseudopodes ne se forment que sur un côté de la cellule; ils se ramifient, puis ces ramifications s'anastomosent, se soudent, et, peu à peu, attirent en elles-

Mouvements des amibes.

Pseudopodes.

mêmes tout le reste du corps cellulaire dont elles n'étaient primitivement qu'une émanation.

Chez certains protozoaires amiboïdes, ces prolongements

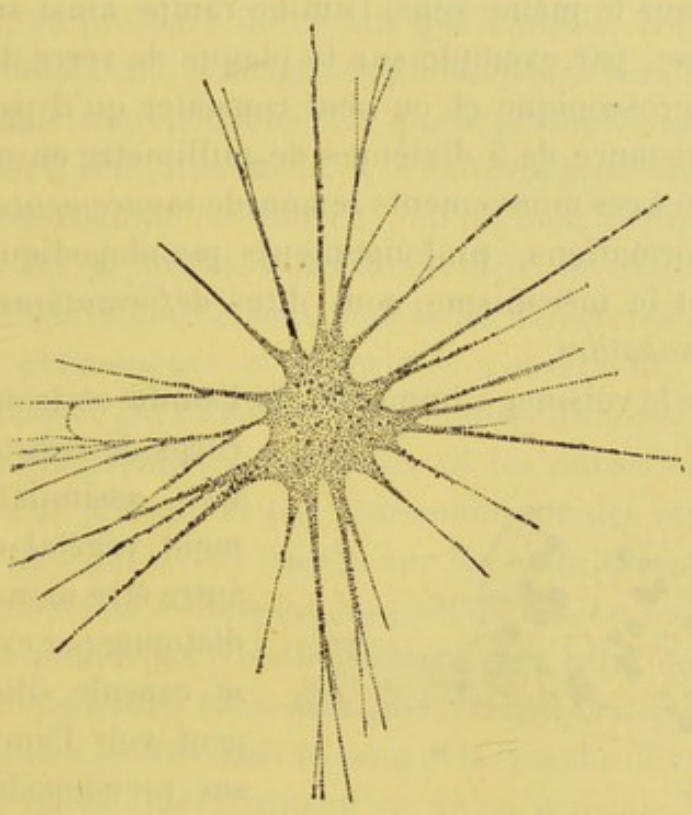


Fig. 3. — *Protogenes porrecta*, émettant de longs filaments pseudopodiques (figure empruntée à Ed. Perrier ; *Traité de Zoologie*.)

sont fins, grêles et pointus (fig. 3; *Protogenes porrecta*); chez les amibes proprement dites, ces pseudopodes affectent une

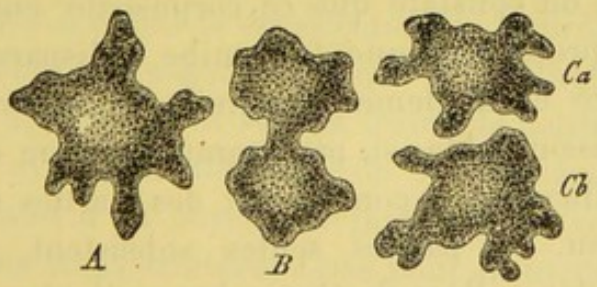


Fig. 4. — Amibe (*Protamœba*).

En A. Ses pseudopodes. — En B. Sa division au début. — En C. Division achevée.

forme plus arrondie, plus courte, lobée en un mot (fig. 4; *Protamœba*). Quoi qu'il en soit, par le fait de ces pseudopodes, l'amibe se déplace, puisque l'ensemble de son protoplasma,

entraînant le noyau, quitte la place qu'il occupait primitivement pour venir prendre celle où se sont ramifiés et anastomosés ses pseudopodes. Ces actes se continuant selon le même mode et dans le même sens, l'amibe rampe ainsi sur les corps où il repose, par exemple sur la plaque de verre dans l'observation microscopique et on peut constater qu'il parcourt parfois une distance de 5 dixièmes de millimètre en une minute. On a donné à ces mouvements le nom de *mouvements amiboïdes*, et les déformations, prolongements pseudopodiques, qui en constituent le mécanisme, sont dites *déformations* et *prolongements amiboïdes*.

Si dans le voisinage immédiat de l'amibe se trouve un petit corps de substance nutritive assimilable (fragment végétal ou animal, autre être monocellulaire, diatomée par exemple avec sa capsule siliceuse), on peut voir l'amibe diriger ses pseudopodes vers ce corpuscule, l'entourer de leurs ramifications, puis, rétractant ces pseudopodes, attirer et englober ce corpuscule dans sa propre masse (fig. 5). Bien plus, en continuant l'observation, on constate que ce corpuscule, enclavé dans la petite masse protoplasmique de l'amibe, y disparaît peu à peu, dissous, digéré et finalement assimilé, si le corpuscule était entièrement assimilable; si, par exemple comme une diatomée à carapace siliceuse, il comprenait des parties réfractaires à toute digestion, ces parties seules subsistent, puis, quand elles ont été dépouillées de toutes les particules assimilables, on les voit peu à peu reportées vers la périphérie du corps de l'amibe et finalement rejetées au dehors; c'est ainsi qu'une amibe s'incorpore le contenu d'une diatomée, mais rejette sa carapace siliceuse. Des observations approfondies, dans le détail desquelles nous ne saurions entrer ici, ont montré que

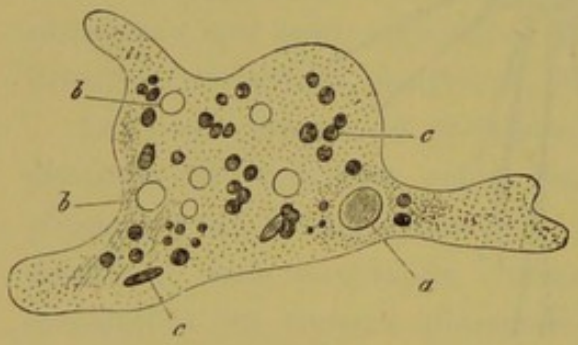


Fig. 5. — Amibe.

a. Noyau. — *b*. Vacuoles. — *c*. Corpuscules étrangers englobés par le protoplasma et servant à sa nutrition.

Le protoplasma digère.

pendant ce travail de digestion le corpuscule assimilable est inclus dans une vacuole, c'est-à-dire dans une large maille du réseau protoplasmique, et qu'autour de lui est sécrété un liquide acide. Ainsi, en présence de ce fait que l'amibe, cette simple masse de protoplasma, a dirigé ses pseudopodes vers le corpuscule assimilable, nous pouvons dire que le protoplasma est doué de sensibilité ; il sent, il se meut, et la suite du processus montre qu'il digère et assimile (se nourrit) ; en un mot, ce protoplasma de l'amibe a les propriétés dites de *motilité*, de *sensibilité*, de *nutrition*, de *sécrétion*. Ce sont bien là les caractères de la vie. Les mêmes phénomènes et propriétés s'observent, avec des variantes infinies, chez tous les êtres monocellulaires.

Il sécrète.

Mais les mouvements amiboïdes et les autres actes susindiqués, ne se présentent pas seulement sur des êtres monocellulaires. Ils s'observent encore sur les cellules appartenant aux organismes pluricellulaires les plus élevés. Le seul exemple que nous en prendrons pour le moment sera celui des cellules qu'on nomme *globules blancs* ou *globules lymphatiques* ou *leucocytes*, et qu'on trouve dans le sang et la lymphe des vertèbres, et nous décrirons spécialement ce qu'on constate dans une goutte de lymphe de la grenouille, observation faite dès 1846 par Wharton Jones[1]. Une goutte de lymphe étant extraite d'un des larges sacs lymphatiques sous-cutanés de la grenouille et placée entre lame et lamelle, en réalisant les conditions décrites dans tous les traités de technique sous le nom de *chambre humide* (destinée à éviter la dessiccation de la préparation), on constate, au début de l'observation, que ces cellules ou globules lymphatiques se présentent sous la forme de petites sphères de protoplasma, ayant un diamètre de 14 millièmes de millimètre, et munies d'un noyau sur la forme et les dispositions duquel nous ne nous arrêterons pas pour le moment. Ils sont sphériques, parce que sans doute l'espèce de commotion qu'ils ont éprouvée au cours de l'extraction de la lymphe et de sa préparation, les a amenés à rétracter tous leurs pseudopodes. Mais, au bout de quelques instants de repos, ils présentent des

Amiboïsme des leucocytes.

1. Warton Jones, *The blood corpuscle considered in its different phases of development.* (Philosoph. Transact., 1846, p. 64.)

déformations amiboïdes (fig. 6), des prolongements et des mouvement amiboïdes, que nous ne décrirons pas, car ce serait répéter les descriptions données plus haut; mais nous signalerons le fait suivant, à savoir que si l'observation est interrompue, puis reprise au bout de vingt-quatre heures, on constate que le plus grand nombre des globules blancs ont quitté le centre de la préparation pour se porter vers les bords de la plaque couvre-objet, c'est-à-dire vers les régions où le liquide de la préparation est en contact avec l'air extérieur; et en effet, en variant l'observation de diverses manières, on arrive à se convaincre que les globules blancs, après avoir épuisé l'oxygène des régions centrales de la préparation, sont allés dans les régions périphériques parce que là ils trouvent encore de l'oxygène. Quand on empêche, par une occlusion parfaite, l'oxygène d'arriver dans le liquide ambiant, les globules blancs, après en avoir épuisé tout le gaz respirable, deviennent immobiles, ils sont asphyxiés. Nous voyons donc que le protoplasma respire, ce que nous aurions pu prévoir *a priori*, puisque nous savons qu'il se meut, se nourrit et sécrète.

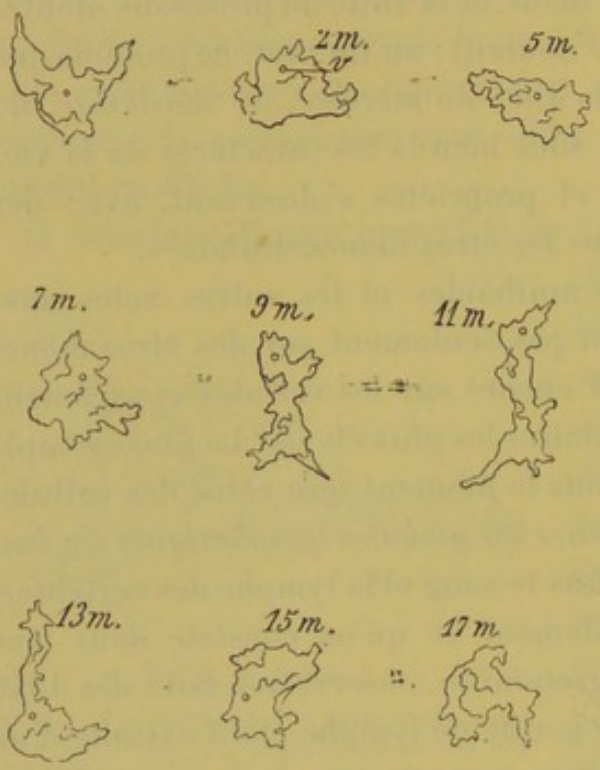


Fig. 6. — Une cellule lymphatique de la grenouille, observée à la température ambiante et dessinée à la chambre claire, au bout de 2 minutes, au bout de 5 minutes, puis de 2 en 2 minutes jusqu'à la 17e. — Une vacuole (v) change de situation par rapport au centre de figure de l'élément et sert à apprécier les déplacements de sa masse (d'après Ranvier).

Le protoplasma respire.

Mouvements des plasmodies. — Tous les phénomènes susindiqués s'observent également sur les larges gâteaux que forment les masses plasmodiales des myxomycètes (fig. 7);

mais ici ils ont cela de frappant qu'ils sont visibles à l'œil nu. Ces masses se déplacent de 3 à 4 dixièmes de millimètre par minute, et on peut les trouver, à un moment donné, à plusieurs décimètres, même à un mètre de distance de l'endroit qu'elles occupaient quelques jours auparavant. Elles se dirigent vers les endroits humides, fuyant la lumière directe du soleil, mais évitant également l'obscurité complète; elles sont attirées par les matières (vieux bois pourri) contenant des substances assimilables pour elles, et elles englobent et digèrent ces substances comme le font, dans de moindres proportions, les amibes[1]. Dans leur marche, elles peuvent aller contre la pesanteur, car si elles rencontrent un obstacle vertical, elles montent verticalement à sa surface; placées sur un disque tournant, elles peuvent se diriger vers le centre de rotation, c'est-à-dire lutter contre la force centrifuge, etc.; enfin elles sont sensibles aux blessures et les fuient, c'est-à-dire que si, comme l'a montré une ingénieuse expérience de Metchnikoff[2], on applique sur le bord d'un plasmode un petit fragment de nitrate d'argent, on voit que le bord touché par le caustique meurt (fig. 8) et se trouve bientôt détaché du reste du plasmode qui a réagi par

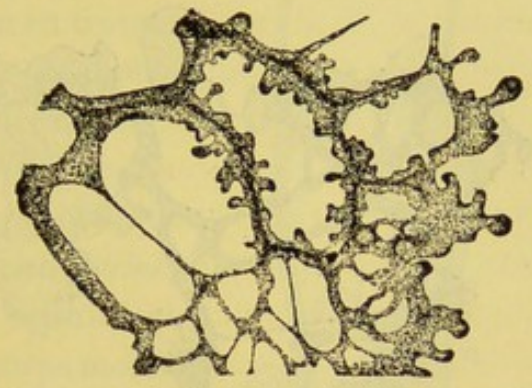


Fig. 7. — Un fragment de plasmode réticulé du *Didymium leucopus*, en voie de progression vers la droite (figure empruntée à Van Tieghem, *Tr. de Botanique*).

Fig. 8. — Plasmode cautérisé au nitrate d'argent (d'après Metchnikoff, *Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation*.)

1. Van Tieghem. *Traité de Botanique*. Paris, 1884.
2. Metchnikoff (G). *Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation*, 1892.

un changement brusque de la direction de ses mouvements, car si on a cautérisé précisément le côté vers lequel se faisait le déplacement, aussitôt celui-ci se fait dans la direction diamétralement opposée, et bientôt le plasmode s'est éloigné de sa position première en laissant derrière lui ses débris mortifiés (fig. 9). Nous pouvons donc bien dire que le protoplasma est sensible.

Le protoplasma est sensible.

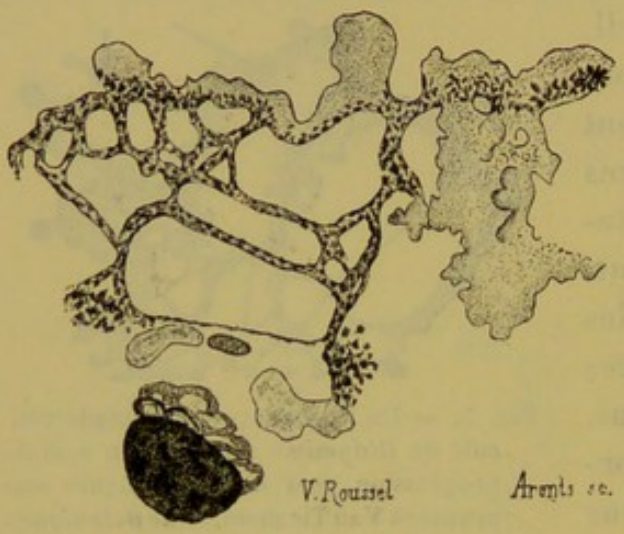


Fig. 9. — Le même plasmode, 50 minutes après le stade de la figure 8 (Metchnikoff).

Mouvements intracellulaires. — Lorsque la cellule s'est enveloppée d'une membrane cellulaire continue, de façon que le protoplasma est enfermé dans une cavité close, il présente encore tous les phénomènes qui se manifestent essentiellement par le mouvement, seulement le mouvement se fait alors sur place, comme celui, qu'on nous permette l'expression, du fauve dans sa cage. C'est ce qu'on observe sur les cellules végétales (fig. 10). Le protoplasma y est disposé en une couche corticale qui circonscrit la cavité pleine du liquide cellulaire et en travées qui traversent cette cavité; or, on voit ces travées se modifier; il en naît de nouvelles, qui partent de la couche corticale; il en est qui disparaissent en rentrant dans cette couche corticale; enfin, il en est qui donnent naissance à des prolongements, véritables prolongements amiboïdes, qui s'étendent, se bifurquent, vont rejoindre des travées voisines et se soudent à elles; il en résulte que les dispositions du protoplasma intracellulaire changent complètement d'un moment à l'autre. De plus, dans la couche corticale et dans ses travées, les botanistes ont décrit depuis longtemps, sous le nom de *circulation protoplasmique*, des courants qui se manifestent par le déplacement des granulations ou des corpuscules divers

Circulation protoplasmique.

(grains d'amidon) que peut renfermer le protoplasma; on voit deux courants marcher côte à côte, en sens inverse l'un de l'autre, puis la direction du mouvement se renverser, comme si la masse du protoplasma était soumise à une sorte de brassage intime. Ces phénomènes sont faciles à observer dans les poils de la chélidoine, dans les cellules des tradescantias, des charas; on en trouve la description dans les traités de botanique même les plus élémentaires.

C'est de ces mouvements internes du protoplasma que doit être rapproché le phénomène des *vacuoles contractiles*, qu'on observe dans diverses cellules et plus particulièrement dans le corps monocellulaire des infusoires. Dans le réseau cellulaire on voit se dessiner une maille plus grosse, qui grossit graduellement, pleine de liquide cellulaire; puis, tout à coup elle s'efface, disparaît, son contenu liquide se répandant dans les parties voisines; il y a eu contraction de la vacuole, qui est dite *pulsatile*, car elle se reforme presque aussitôt après, pour disparaître de nouveau, et ainsi de suite, d'une façon plus ou moins régulièrement rythmée, de 10 en 10 ou de 20 en 20 secondes; les changements de température modifient ce rythme; on voit parfois deux vacuoles, dans le voisinage l'une de l'autre, présenter des pulsations régulièrement alternantes.

Vacuoles contractiles pulsatiles.

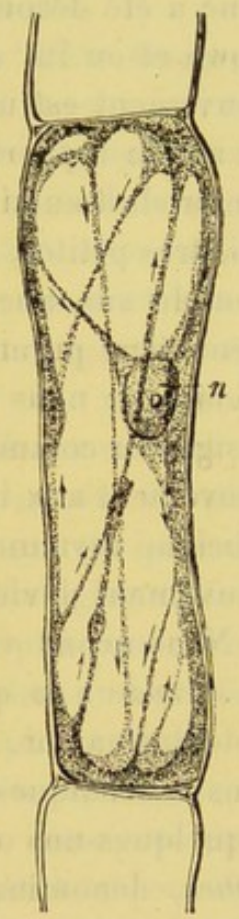


Fig. 10. — Une cellule d'un poil de chélidoine; les flèches indiquent le sens dans lequel sont déplacées les granules protoplasmiques.
n. Noyau avec son nucléole.

Mouvement brownien; gouttes sarcodiques. — Avant de terminer cette étude générale des mouvements et des manifestations de la vie du protoplasma, nous devons, pour empêcher toute confusion, dire quelques mots du *mouvement brownien* et des *déformations sarcodiques*.

Lorsqu'une cellule est morte, et que par exemple l'eau est venue diluer sa masse, on constate que les granulations qu'elle

renferme (microsomes ou granules de pigment, de graisse, petits cristaux, en un mot tous les corpuscules dont le diamètre est inférieur à 2 millièmes de millimètre) présentent un mouvement de trépidation sur place, une sorte de sautillement sans déplacement réel dans une direction continue. Ce phénomène a été découvert en 1832 par le botaniste anglais Robert Brown et on lui a donné le nom de *mouvement brownien*. Ce mouvement est un phénomène cadavérique dans la cellule; il n'a aucun rapport avec le mouvement du protoplasma vivant; il se produit aussi bien avec n'importe quelles particules inertes, mais très petites, en suspension dans l'eau, et on l'observe par exemple sur une goutte d'encre de Chine diluée. C'est là un phénomène purement physique, qui a reçu diverses interprétations que nous n'avons pas à examiner ici, nous contentant de signaler comme la plus vraisemblable celle qui attribue ce mouvement aux impulsions que chaque particule reçoit par le calorique rayonnant émis par les corps voisins, et en effet le mouvement devient plus vif quand on chauffe la préparation.

Le mouvement brownien n'est pas une manifestation de la vie.

Nous avons vu (p. 27), que Dujardin avait donné le nom de *sarcode* à ce qu'on appelle aujourd'hui plus généralement protoplasma; or, comme Dujardin a parlé aussi de déformations sarcodiques, de gouttes sarcodiques, on pourrait croire et quelques-uns ont cru qu'il s'agirait là de *mouvements sarcodiques*, dénomination qui serait synonyme de *mouvements protoplasmiques*. Il n'en est rien. Les déformations, les proéminences sarcodiques de Dujardin sont un phénomène cadavérique qui s'observe sur les infusoires, comme du reste sur toute cellule morte : du protoplasma en voie de décomposition sortent des expansions pâles, qui dessinent sur ses bords des festons saillants, lesquels se pédiculisent, puis tombent dans le liquide ambiant sous forme de boules (*boules sarcodiques*), qui bientôt pâlissent et disparaissent. On voit qu'il n'y a là rien de comparable aux déformations amiboïdes, aux mouvements protoplasmiques. C'est pour éviter ces confusions que nous n'avons pas adopté l'expression de sarcode pour désigner le protoplasma; quelques auteurs avaient, à un moment donné, employé le mot sarcode pour la matière vivante des cellules

Boules sarcodiques à distinguer des déformations amiboïdes.

animales, et celui de protoplasma pour celle des cellules végétales; mais la matière vivante est identique dans les cellules végétales et animales; elle doit recevoir un seul et même nom dans les deux cas; il faut choisir entre celui de sarcode et celui de protoplasma; l'usage, que justifient les considérations précédentes, s'est prononcé pour celui de protoplasma.

Amiboïsme et phagocytose. — Après cette étude générale des mouvements du protoplasma, nous devons insister, au point de vue particulièrement de l'histologie des animaux et au point de vue des études médicales, sur certains des mouvements amiboïdes précédemment décrits, et spécialement sur les mouvements des globules lymphatiques ou leucocytes, tout en empruntant encore quelques éléments de démonstration aux êtres inférieurs monocellulaires.

Les mouvements amiboïdes des globules blancs ne sont pas une simple chose de curiosité expérimentale; ce sont des phénomènes essentiels en histologie, en physiologie, en pathologie. Nous le verrons à chaque chapitre d'histologie; mais il sera bon de donner ici déjà plusieurs exemples, qui feront comprendre pourquoi, dans ces dernières années, on s'est tant attaché à l'étude et à la nomenclature de ces phénomènes.

Diapédèse. — En histologie proprement dite, nous retrouverons les globules blancs comme éléments immigrés dans presque tous les tissus. En effet, ces cellules, dont on peut dire que le siège normal est le sang et la lymphe, sortent, grâce à leurs mouvements amiboïdes, des vaisseaux sanguins et lymphatiques; à cet effet elles perforent les parois des capillaires ou des petits vaisseaux, se glissent par des orifices presque imperceptibles ainsi produits, et se répandent dans les tissus ambiants; on donne à ce phénomène de sortie, depuis les travaux de Cohnheim qui les a découverts, le nom de *diapédèse*[1]. Dans les interstices des tissus, ces globules blancs rampent et se déplacent, et on les y a désignés sous le nom de *cellules migratrices*, de sorte que dans divers tissus nous aurons à distinguer les cellules fixes, propres au tissu, et les *cellules migratrices*

Diapédèse des leucocytes.

Cellules migratrices.

1. Cohnheim, *Ueber Entzündung und Eiterung* (Virchow's Arch., 1867, vol. XL, p. 26).

qui ne sont pas fixes, mais se déplacent, puisque ce sont des éléments sortis du sang ou de la lymphe et capables d'y rentrer. Nous verrons de plus que parfois ces cellules migratrices, traversant de part en part certaines parties des tissus, en modifient singulièrement l'aspect et les dispositions primitives, y produisent des *remaniements*.

L'amiboïsme en physiologie.

En physiologie, l'intervention des globules blancs ou cellules migratrices et, d'une manière plus générale, les mouvements amiboïdes de diverses cellules, sont actuellement invoqués pour expliquer un certain nombre d'actes intimes, par exemple celui de l'absorption intestinale. L'accord n'est pas encore fait sur ce point entre les diverses théories; mais en tout cas on s'efforce de voir dans l'acte intime de l'absorption, non plus de simples phénomènes physiques d'endosmose, mais bien des phénomènes où entre en jeu l'activité protoplasmique. Pour les uns, ce seraient les cellules épithéliales de l'intestin qui auraient la propriété d'émettre, par leur surface libre, de fins et nombreux pseudopodes, qui, comme les pseudopodes de l'amibe, iraient plonger dans les produits de la digestion et y puiser les particules assimilables, pour les incorporer ensuite, et les faire pénétrer, par leur rétraction, dans le corps de la cellule épithéliale. Pour les autres, ce seraient des globules blancs, des cellules migratrices, qui, s'insinuant entre les cellules épithéliales, émettraient leurs pseudopodes jusque dans les produits de digestion en contact avec les cellules, et seraient ainsi les agents actifs de l'absorption. Quelle que soit celle de ces théories et de leurs variantes qui doive triompher un jour, on voit combien la physiologie, aidée des études microscopiques, aura à tenir compte des mouvements amiboïdes du protoplasma.

Phagocytose. — En physiologie et en pathologie l'amiboïsme des globules blancs, se traduisant par l'ingestion dans leur corps cellulaire protoplasmique des particules ambiantes, joue aujourd'hui un rôle immense. En effet les leucocytes, comme les amibes, saisissent par leurs pseudopodes et s'incorporent, par rétraction de ceux-ci, les corpuscules et débris divers qu'ils rencontrent dans leurs migrations. Si, dans une préparation

de lymphe, on met en suspension de très fins fragments de charbon, ou des grains de carmin, on constate bientôt que nombre de ces particules ont été prises par des leucocytes, dans l'intérieur desquels on les reconnaît facilement grâce à leur couleur tranchante. Cette avidité des leucocytes pour tout tout ce qui les entoure fait que, outre le nom de cellules migratrices, ils ont encore reçu celui de *phagocytes* (φαγειν, manger), et l'acte qu'ils accomplissent ainsi, dit *phagocytose*, joue un rôle considérable dans les phénomènes normaux et pathologiques[1].

La phagocytose en physiologie.

En physiologie, on connaît des organes où les vieux globules rouges du sang sont détruits et enlevés de la circulation par les globules blancs qui les ingèrent et les décomposent; dans les régions où du sang s'est répandu dans les interstices d'un tissu, les globules blancs ou cellules migratrices président, par phagocytose, à la résorption des dérivés du sang extravasé. Dans l'inflammation, ce sont ces leucocytes, sortis par diapédèse des vaisseaux, qui affluent dans le point enflammé. Pendant la métamorphose des insectes ou des batraciens, les tissus larvaires qui doivent disparaître sont dévorés par les phagocytes.

La phagocytose en pathologie.

Enfin Metchnikoff, dont le nom domine toutes les études sur la phagocytose, a montré, par de nombreuses recherches, que les leucocytes sont le principal moyen de lutte de l'organisme contre les microbes parvenus dans les tissus d'un animal; ces phagocytes entourent en effet de leurs prolongements pseudopodiques le microbe envahisseur, se l'incorporent et le digèrent d'après le mode de la digestion intracellulaire, précédemment décrit pour les amibes (p. 35); c'est ainsi que les bactéries deviendraient inoffensives quand les phagocytes arrivent à les détruire en moins de temps qu'il n'en faut pour permettre leur multiplication. Enfin on est allé jusqu'à expliquer les effets d'immunité produits par les vaccins, en supposant que la vaccination aurait pour action de permettre aux globules blancs d'acquérir au plus haut degré la propriété phagocytaire

La phagocytose et la lutte contre les microbes.

1. E. Metchnikoff, *Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation*, Paris, 1892.

de détruire les bacilles virulents; l'introduction de bacilles de virulence moindre aurait pour effet de préparer les leucocytes à s'assimiler les bacilles de virulence plus grande, ce qu'ils n'eussent pas fait sans cette inoculation préalable. Nous ne saurions entrer ici dans plus de détails sur ces curieuses questions que des recherches ultérieures doivent encore résoudre.

Tropismes et taxies. — Mais ces exemples, en faisant ressortir l'immense importance des mouvements amiboïdes, montrent aussi que le protoplasma dirige ses prolongements et que les cellules migratrices se dirigent et affluent vers certains corps, vers certaines conditions physiques qui les attirent, et s'éloignent d'autres corps ou conditions qui les repoussent. Pour étudier et cataloguer avec soins ces phénomènes, on a donné le nom de *taxie* ou de *tropisme* à ces influences, et selon qu'elles exercent une attraction ou une répulsion sur le protoplasme, on parle de taxie ou de tropisme positif ou négatif. De là est née une nomenclature qui peut au premier abord paraître prétentieuse, mais dont nous devons cependant présenter ici quelques termes, car ce sera la meilleure manière de résumer tout ce que nous avons dit sur les mouvements du protoplasma. Quand, par exemple, une masse plasmodiale marche en s'élevant sur un plan vertical, en luttant contre la pesanteur, on dit qu'il y a *géotropisme négatif; géotropisme positif* si elle obéit aux lois de la pesanteur; lorsqu'une masse plasmodiale ou certains êtres monocellulaires recherchent les endroits abrités des rayons directs du soleil, il y a *héliotropisme négatif; héliotropisme positif* au contraire pour nombre d'algues, de cellules végétales et animales qui sont attirées par la lumière; par *galvanotropisme* ou *galvanotaxie* on entend l'action qu'exerce un courant électrique traversant par exemple un liquide où sont de nombreux êtres unicellulaires; les uns s'accumulent sur le trajet du courant (galvanotropisme positif) ou vers l'un des pôles; les autres s'en éloignent (galvanotropisme négatif).

Chimiotropisme ou Chimiotaxie.

Enfin on appelle *chimiotropisme* ou *chimiotaxie* l'action exercée par diverses substances chimiques sur l'orientation des

mouvements du protoplasma. Nous avons déjà vu que l'oxygène exerçait une action *chimiotactique* ou *chimiotropique positive* sur les globules blancs; les produits de sécrétion des microbes paraissent agir de même sur les phagocytes pour les attirer ou les repousser. Aussi a-t-on institué de nombreuses expériences pour déterminer les propriétés chimiotactiques de divers composés. A cet effet, on introduit une solution ou dilution de ce composé dans un tube capillaire qu'on ferme à une extrémité et laisse ouvert à l'autre. Ce tube est alors soit immergé dans le liquide où nagent les êtres monocellulaires sur lesquels on veut expérimenter, soit introduit dans un sac lymphatique sous-cutané de grenouille; le lendemain on trouve, soit les êtres monocellulaires, soit les cellules lymphatiques accumulées au voisinage de l'orifice du tube, ou même ayant pénétré plus ou moins profondément dans son intérieur, s'il y a chimiotaxie positive; cet orifice et la cavité du tube sont au contraire déserts, s'il y a chimiotaxie négative.

Pour achever d'étudier la vie des cellules, les caractères vitaux du protoplasma, il nous faut encore voir que la cellule *se reproduit*. Mais dans ce phénomène le noyau joue un grand rôle. Nous devons donc faire d'abord l'étude du noyau de la cellule.

2° LE NOYAU

Dans un point quelconque de son corps protoplasmique, le plus souvent au centre, la cellule renferme un petit corps, d'ordinaire sphérique, le noyau. Entrevu par Leeuwenhoek, puis par Fontana (1781), puis bien constaté par Robert Brown [1] en 1831, le noyau est une partie constante, essentielle de la cellule.

Morphologie générale du noyau. — *Place.* — Sa place est toujours, nous l'avons dit, dans le corps protoplasmique, c'est-à-dire que si la cellule possède, comme chez les végétaux, une ou plusieurs cavités pleines de liquide cellulaire et circonscrites par le protoplasma, ce n'est jamais dans le liquide cellulaire,

Le noyau est dans le protoplasma.

1. Robert Brown, *Observations on the organs and mode of fecondation in Orchideæ* (Transact. of Linn. Soc. morphologie, Londres, 1831).

formation accessoire, mais bien dans le protoplasma qu'est le noyau, d'ordinaire dans la couche qui double la membrane cellulaire, c'est-à-dire dans ce qu'on a appelé l'utricule azoté, ou utricule primordial.

Nombre, *forme*, *dimension*, etc. — Il n'y a généralement qu'un seul noyau pour chaque cellule, sauf certaines exceptions, qui ont, pour ainsi dire, leur raison d'être, et que nous examinerons plus loin. — Sa *forme* est le plus souvent ronde ou ovale ; mais il présente aussi, d'une manière caractéristique pour certains éléments (cellules contractiles dites fibres musculaires lisses), une forme allongée, en bâtonnet. Il peut enfin être en forme de boudin irrégulier, c'est-à-dire de long bâtonnet replié sur lui-même et présentant un calibre irrégulier ; enfin, forme plus rare, qu'on trouve dans certaines cellules des insectes et des crustacés, il peut présenter des prolongements ramifiés.

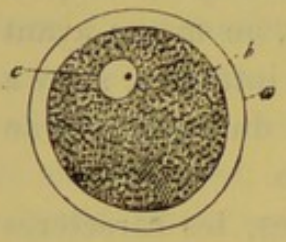


Fig. 11. — Un ovule.

a. Membrane vitelline. — *b*. Vitellus. — *c*. Noyau (dit *vésicule germinative*), avec son nucléole (dit *tache germinative*).

Les *dimensions* sont en général en rapport avec celle de la cellule à laquelle il appartient ; aussi est-ce dans l'ovule, dans la cellule œuf, qui peut présenter des dimensions énormes, qu'on trouve les types les plus volumineux de noyaux. Nous reviendrons, en passant en revue les diverses variétés de cellules, sur ces questions de dimension des cellules et de leurs noyaux.

Son aspect est celui d'une vésicule à limites très nettes, parce que sa substance réfracte la lumière beaucoup plus que le protoplasma dans lequel il est plongé. L'acide acétique, en rendant le protoplasma plus transparent, fait apparaître plus nettement encore le noyau, et parfois le rend visible dans des cellules où on ne pouvait l'apercevoir avant l'action des réactifs. Aussi l'acide acétique a-t-il été un des premiers réactifs de la technique histologique, et c'est lui seul que pendant longtemps on a employé pour éclaircir les préparations, pour, par exemple, reconnaître dans un tissu la présence de fibres musculaires lisses, caractérisées par leur noyau en bâtonnet, ou pour faire apparaître le noyau dans les leucocytes où il est

Action de l'acide acétique.

voilé par les granulations du protoplasma. Mais aujourd'hui on rend le noyau évident surtout par l'emploi des *matières colorantes;* on a reconnu en effet qu'il prend les matières colorantes avec beaucoup plus d'intensité que le protoplasma ; des cellules plongées dans une solution de carmin montrent bientôt un protoplasma coloré en rose pâle, alors que le noyau est coloré en rouge vif. Cette réaction colorée du noyau a été de nos jours l'objet d'études délicates et a donné des résultats précieux que nous allons indiquer en examinant la constitution du noyau.

Constitution du noyau. — Cette *constitution* n'a été pendant longtemps que très imparfaitement connue : d'après ce qu'on voyait sans réactif ou par la simple action de l'acide acétique, on se contentait de décrire le noyau comme formé : 1° d'une membrane (*membrane nucléaire*) ; 2° d'un contenu formé d'un liquide homogène avec des granulations ; 3° d'un corpuscule qui reproduit en petit l'aspect du noyau lui-même, qui prend les réactifs colorants mieux encore que le noyau, qui est comme un second noyau inclus dans le noyau, et qu'on appelle le *nucléole;* souvent il y a plusieurs nucléoles dans un noyau. A partir de 1873, date à laquelle remonte le début de nos notions actuelles sur la constitution du protoplasma (hyaloplasma, et spongioplasma avec son mitome et ses microsomes), des travaux très importants ont été faits sur le noyau, surtout à propos des modifications qu'il subit pendant la division de la cellule (caryocinèse ; voir plus loin) ; à ces travaux se rattachent les noms, pour ne citer que les principaux, de Flemming, Butschli, Strasburger, en Allemagne ; de Van Beneden et Van Bambeke, en Belgique ; de Balbiani et Guignard, en France ; de Fol, à Genève, etc. [1].

Nombreux travaux sur cette constitution.

Filament ou caryomitome. — On a reconnu, comme pour le protoplasma, mais d'une façon plus nette encore et surtout plus détaillée, que la substance du noyau est spongieuse, réti-

1. Voir les indications données dans la note de la page 30, et, de plus : Balbiani, *Sur le rôle du noyau dans les cellules animales* (C. R. Acad. des Sciences, 1865, t. LIX). — Du même, *Sur la structure du noyau des cellules salivaires du chironomus* (Zoolog. Anzg., 1832). — Guignard, *Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire* (Annales des Sc. Nat., Botanique ; 1884, XVII).

culée, c'est-à-dire formée comme une éponge dont les mailles renferment un liquide. Ce réseau, spongioplasma, ou réticule, ou trame nucléaire, charpente nucléaire, porte aussi le nom de

Chromatine.

substance chromatique ou *chromatine*, car c'est sa substance qui prend seule certaines matières tinctoriales, quand le noyau se colore. Le liquide, au contraire, suc nucléaire, hyaloplasma, ne prend que peu ou pas ces matières colorantes et a été par

Achromatine.

suite nommé *substance achromatique* ou *achromatine*. L'étude du réseau de chromatine a révélé une série de dispositions intéressantes. Ce réseau est dû à la présence d'un ou de plusieurs filaments ou *mitomes* (caryomitomes), ou filaments chromatiques, qui, par leurs contours et anses nombreuses, par le croisement et la superposition de leurs circonvolutions, déterminent l'aspect en réseau (fig. 12). On le voit, le noyau (caryomitome) reproduit les dispositions du protoplasma (cytomitome). Mais ici ces dispositions sont bien plus évidentes; il est des noyaux dont on peut dérouler le filament chromatique.

Caryomitomes.

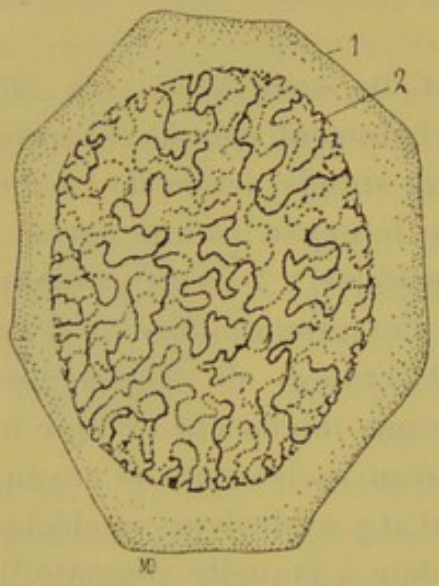


Fig. 12. — Cellule épithéliale de la région buccale d'une larve de salamandre (d'après M. Flemming).

1. Limite du corps cellulaire. — 2. Gros noyau formé d'un peloton filamenteux.

De plus, on a pu reconnaître une structure nette à ce filament nucléaire; il se montre formé de grains ou corpuscules (*caryomicrosomes*) placés à la file comme les grains d'un chapelet; ce sont précisément ces microsomes qui jouissent de la propriété d'attirer et fixer les matières colorantes; ce sont eux qui représentent essentiellement la substance chromatique du noyau. Ils sont formés d'une matière phosphorée albuminoïde, la *nucléine*, substance qui fixe particulièrement certaines couleurs, notamment les colorants basiques (comme la safranine par exemple) et qui se colore peu ou pas, en présence de certains autres (notamment le carmin). Ces grains ou microsomes chromophiles sont rattachés en série et unis les uns aux

autres, pour constituer le filament, par une substance dite *linine*, laquelle ne se colore pas.

Membrane nucléaire et nucléoles. — Avec ces nouvelles données, que nous abrégeons, sur la constitution du réseau nucléaire et de son mitome, il faut se demander quelle est la signification des parties qu'on décrivait autrefois dans le noyau, à savoir la *membrane nucléaire*, les *granulations* et le ou les *nucléoles*.

On admet généralement que la *membrane* n'a pas d'existence réelle ; qu'elle est seulement une couche périphérique plus condensée du réseau ; cette opinion, sans doute exacte pour un grand nombre de cas, ne saurait être admise d'une façon absolue, car il est nombre de cellules dont le noyau possède une membrane évidente, bien distincte. Quant aux *granulations*, elles doivent être considérées comme des nœuds du réseau, comme des points correspondant au croisement et à la superposition du filament ou mitome.

Reste donc à interpréter le ou les *nucléoles*. Leur nature est complexe, c'est-à-dire que tous les nucléoles n'ont pas la même signification. Les uns sont de gros nœuds de réseau, de gros microsomes du mitome, c'est-à-dire sont composés de nucléine colorable par la safranine et pas par le carmin ; les autres sont de gros grains d'une substance spéciale, ayant précisément les réactions opposées à celle de la nucléine, dite par suite *paranucléine*, et se colorant par le carmin, mais non par la safranine. A côté de ces *nucléoles nucléiniens* et *paranucléiniens*, on en a encore décrit de *mixtes*, c'est-à-dire formés par moitié de nucléine et par moitié de paranucléine. Nucléoles de diverses natures.

En tout cas, faisons remarquer que, dans les préparations qu'on obtenait autrefois en colorant simplement par le carmin, ce qu'on rendait visible c'était surtout la paranucléine : aujourd'hui l'emploi de la safranine et de teintures analogues nous révèle les dispositions morphologiques de la nucléine. Or c'est cette substance qui est la partie la plus essentielle du noyau, comme nous le verrons en étudiant la division des cellules, d'une part, et, d'autre part, leur fusion dans l'acte de la fécondation. Disons dès maintenant que, pour se préparer à ces actes,

le réseau nucléaire devient moins fin, le ou les mitomes se raccourcissant et s'épaississant, de sorte qu'alors ce filament chromatique devient très facilement visible ; on dit alors que le noyau est à l'*état d'activité ;* par suite, l'état opposé, caractérisé par un fin réticule, tel que nous venons de le décrire, est dit état de *repos du noyau*, ou *noyau quiescent*.

Rapports du noyau avec le corps cellulaire. — Nous terminerons cette étude du noyau par quelques indications sur les questions suivantes, dont quelques-unes n'ont plus qu'une signification historique.

Existe-t-il des cellules, des corps protoplasmiques *dépourvus de noyau?* On l'a cru longtemps, parce qu'on n'avait pas la technique nécessaire pour révéler le noyau (sa chromatine), lorsqu'il est voilé par les nombreuses granulations du protoplasma, comme dans les leucocytes à l'état de vie. Ainsi les monères, êtres monocellulaires voisins des amibes, ont été considérées comme ne renfermant pas de noyau ; en réalité, ces cellules ont un noyau, mais à l'état diffus et non nettement délimité, c'est-à-dire qu'elles renferment des microsomes de nucléine épars dans le protoplasma. De même les bactéries, qui, loin de ne pas posséder de noyau, c'est-à-dire de chromatine ou nucléine, sont constituées au contraire par une matière où domine cette substance ; aussi les bactéries sont-elles colorables par les colorants de la nucléine. Il est vrai que les cellules rouges du sang (globules rouges, hématies) ne renferment pas de noyaux ; mais, sans compter que le fait n'est pas admis par tous les auteurs, il faut dire que les hématies sans noyau n'ont pas réellement la signification de cellules, mais seulement de fragments de cellules ; que ce sont en tout cas des corps cellulaires modifiés, adaptés à un rôle spécial, ayant perdu la faculté de se reproduire. Or, les globules rouges de l'embryon, lesquels sont encore à l'état de cellules complètes, capables de se reproduire, sont en même temps parfaitement nucléés ; il en est de même des globules rouges des vertèbres inférieurs (batraciens). Nous pouvons donc dire que la présence d'un noyau est chose constante pour toute véritable cellule complète,

Il n'y a pas de cellule sans noyau.

capable de manifester les divers phénomènes qui caractérisent la vie cellulaire.

Par contre, existe-t-il des *noyaux sans cellule*, c'est-à-dire des noyaux libres, indépendants de tout protoplasma? On l'a cru longtemps, alors que régnait la doctrine de la formation des cellules par genèse (voyez plus loin), et Robin notamment décrivait des épitheliums nucléaires, c'est-à-dire formés de noyaux libres juxtaposés, séparés seulement par interposition d'un peu de blastème. Mais cette théorie est abandonnée de tous aujourd'hui, et, dans les autres cas, où on avait cru voir des noyaux libres et nus, par exemple pour les éléments dits *myélocytes* du système nerveux, il est reconnu qu'il s'agit en réalité de noyaux dont chacun est entouré d'une couche de protoplasma, couche si mince parfois qu'elle a pu échapper à l'observation faite avec une technique trop rudimentaire. Ainsi noyau et protoplasma (corps cellulaire) sont deux choses nécessairement associées, et nous en comprendrons bientôt la raison en étudiant la reproduction et le fonctionnement (élaborations) des cellules.

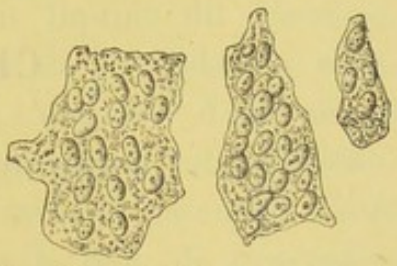


Fig. 13. — *Myéloplaxes* (grandes cellules ou plaques protoplasmiques de la moelle des os), caractérisés par le grand nombre de noyaux contenus dans chaque corps cellulaire.

Il n'y a pas de noyau sans cellule.

A une dernière question : Y a-t-il des cellules renfermant deux ou *un plus grand nombre de noyaux?* Nous répondrons affirmativement. En effet, les cellules se reproduisent par subdivision : c'est le noyau qui se divise le premier, puis le corps cellulaire se sépare à son tour en deux masses dont chacune s'individualise autour de chacun des nouveaux noyaux Or il arrive que la division du noyau ne soit pas suivie de celle du corps cellulaire; il en résulte une cellule renfermant deux noyaux; et si chacun de ceux-ci se divise à son tour, toujours sans division de la cellule qui les renferme, il se produira une cellule à quatre noyaux, et ainsi de suite pour les cellules à noyaux plus multiples. Telle est l'origine des *myéloplaxes*, éléments plurinucléés caractéristiques de la moelle des os (fig. 13). Nous avons vu, d'autre part, que des cellules distinctes peuvent

se fusionner en une masse protoplasmique qui sera pourvue d'autant de noyaux qu'elle compte de cellules composantes ; telle est l'origine des *plasmodies* de myxomycètes, dont nous avons plus haut étudié les mouvements (p. 37). Dans ce cas, il ne s'agit pas de *noyaux libres*, mais bien de noyaux entourés de protoplasma ; seulement on ne distingue pas de lignes de séparation indiquant où cesse le protoplasma correspondant à un noyau donné, et où commence le protoplasma appartenant au noyau voisin. Il en est de même dans les formations plasmodiales du placenta de divers mammifères.

Cellules à noyaux multiples.

CHAPITRE IV

PRODUCTION DES CELLULES

Historique. — La production des cellules (nous allons voir qu'il serait plus exact de dire *reproduction*) comporte historiquement deux phases. Dans la première, les hypothèses remplaçant les bonnes observations directes, on a admis que les cellules se produiraient par *formation libre*, par *genèse ;* dans la seconde on a démontré que les cellules se reproduisent par *division*, c'est-à-dire que toute nouvelle cellule provient de la division d'une cellule préexistante.

Formation libre ; genèse. — Schleiden et Schwann ayant constaté la présence constante d'un noyau dans la cellule, et ayant vu que ce noyau est plus apparent dans les cellules jeunes, pensèrent qu'il est le premier à se former, c'est-à-dire que, dans les liquides des tissus animaux ou végétaux, des noyaux pourraient apparaître comme apparaît un cristal dans une solution saline, et qu'ensuite les autres parties constituantes de la cellule se déposeraient successivement autour du noyau. Schwann appelait *cytoblastèmes* ces liquides capables d'être le lieu de cette *formation libre* (*generatio equivoca seu spontanea*) des cellules. Voici comment il concevait ce phénomène. Par une sorte de précipitation apparaissait le nucléole ;

Anciennes théories (genèse).

autour de celui-ci se déposait une membrane; alors, par endosmose, du liquide pénétrait entre le nucléole et la membrane, distendait celle-ci, et ainsi prenait naissance le noyau (cytoblaste); autour du noyau se déposait une nouvelle membrane, du liquide pénétrait par endosmose entre le noyau et cette membrane, la distendait, et ainsi prenait à son tour naissance le corps cellulaire entouré de sa membrane cellulaire. La conception était simple; il ne lui manquait que d'être basée sur des observations exactes.

Robin, qui avait déjà mieux observé les faits, modifia légèrement cette conception; pour lui c'est le noyau entier qui apparaît d'emblée, par *genèse*, dans un liquide dit *blastème*. Autour du noyau se dépose une couche de protoplasma, c'est-à-dire le corps cellulaire, lequel peut s'entourer d'une membrane cellulaire; mais la production de celle-ci est un phénomène secondaire, ultérieur et non primitif et essentiel. Cette théorie ne doit pas être désignée sous le nom de *génération spontanée;* dans l'hypothèse dite de la génération spontanée, des parties vivantes prendraient naissance dans des liquides entièrement inorganiques; tandis que les *blastèmes* de Robin seraient des liquides produits par des cellules préexistantes, c'est-à-dire qu'ils seraient d'origine organique.

Robin et les blastèmes.

Nous n'insistons pas, et n'avons cité ces théories que pour montrer historiquement les phases par lesquelles ont passé les idées des histologistes sur ces questions; il est reconnu aujourd'hui qu'une nouvelle cellule n'a d'autre origine que la division d'une cellule préexistante.

Division des cellules. — En 1841, Remak étudiant les globules rouges (nucléés) du sang de l'embryon, constata qu'ils se multiplient par division. Le noyau s'allonge, s'étrangle vers le milieu de sa longueur et finalement se segmente en deux portions; le corps cellulaire subit les mêmes changements de forme, la même segmentation, et finalement à la place de la cellule primitive il y en a deux, avec chacune son noyau (fig. 14). Ce fait fut vérifié par tous les observateurs, retrouvé sur un grand nombre de cellules diverses, et la reproduction par division fut bientôt considérée comme le mode général de multi-

Remak découvre la *division* des cellules.

plication des cellules, de sorte que Virchow put proclamer le fameux aphorisme « *Omnis cellula e cellula* » imité de l'aphorisme non moins célèbre de Harvey « *Omne vivum ex ovo* ».

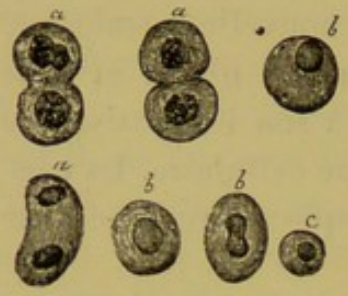


Fig. 14. — Globules sanguins d'un embryon de mouton de 6mm,6 de longueur.

a, *a*, *a*. État déjà avancé de la division directe. — *b*, *b*, *b*. Globules simples ou tout au début de la division du noyau. — *c*. Cellule sanguine de petite dimension (jeune).

Selon certaines conditions où se produit cette division, on lui a donné des noms qui pourraient faire oublier qu'il s'agit en effet de division. Ainsi quand un corps cellulaire est entouré d'une membrane, et que, après qu'il a donné naissance à deux cellules (*cellules-filles*), celles-ci restent incluses dans la membrane ou capsule de la *cellule-mère* (fig. 15), on dit qu'il y a *production endogène* de cellule; cela veut dire simplement que la division s'accomplit à l'intérieur d'une membrane cellulaire, détail accessoire. D'autre part, une cellule peut se diviser en deux parties inégales ou, d'un seul coup, en plusieurs parties inégales, de sorte que la ou les parties plus petites apparaissent comme des bourgeons de la plus grosse. On dit alors que la cellule se multiplie par *bourgeonnement*. Ce n'est encore là qu'une forme particulière de la division. Enfin le noyau de la cellule peut se diviser successivement plusieurs fois, sans que le corps cellulaire suive cette division; il en résulte ce que nous avons étudié sous le nom de cellules à *noyaux multiples*, lesquelles ont la signification de formations plasmodiales, de cellules fusionnées en une masse commune.

Division endogène; bourgeonnement.

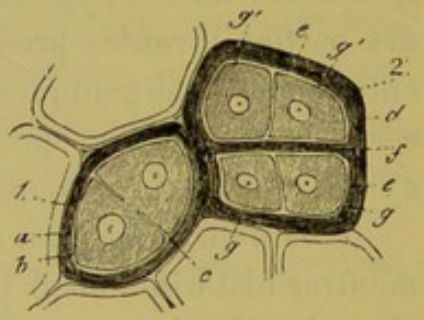


Fig. 15. — Cellules de cartilage d'une larve de grenouille.

1. Cellule mère dont le corps protoplasmique est en voie de division. — *a*. Capsule ou membrane de la cellule. — *b*. Corps protoplasmique. — *c*. Sillons qui marquent sa division.
2. Cellule mère avec deux générations de cellules filles. — *d*. Membrane ou capsule de la cellule mère. — *e*. Capsule des cellules mères secondaires, formant en *f* une cloison. — *g*, *g*. Cellules filles de la seconde génération, lesquelles ne se sont pas encore sécrété une capsule propre (Kölliker).

On voit donc que la division du noyau est la chose essen-

tielle dans la division cellulaire; aussi, dans ces dernières années, a-t-on étudié avec grand soin ce qui se passe dans le noyau lors de sa segmentation, et les résultats de ces études ont amené à distinguer deux modes de division : 1° le mode dans lequel la structure du noyau est peu ou pas modifiée (*division directe*); 2° le cas où la structure du noyau subit des modifications profondes (*division indirecte*); il semble disparaître, se dissoudre, pour réapparaître ensuite, de sorte que ce phénomène a été, un certain temps, désigné sous le nom de *caryo-*

Division *directe* ou *indirecte* du noyau.

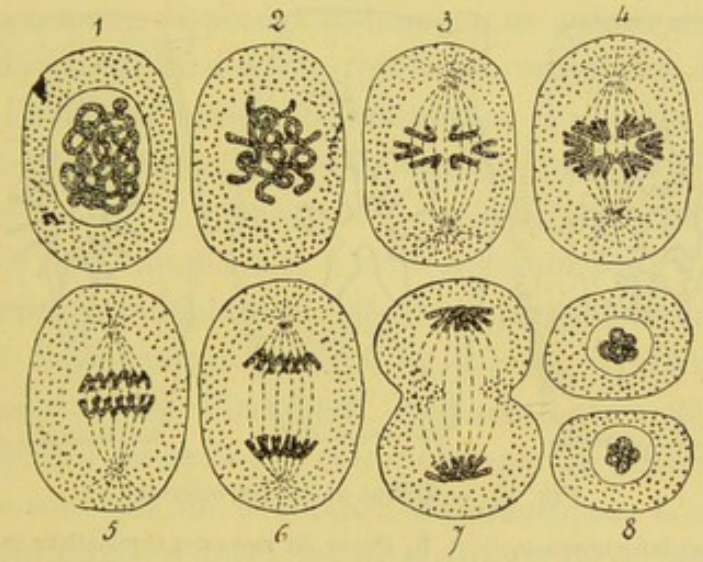


Fig. 16. — La série des phases de la caryocinèse (vue d'ensemble).

1. Phase du spirème. — 2. Production des anses chromatiques. — 3. Plaque équatoriale. — 4. Dédoublement longitudinal des anses chromatiques. — 5. Dédoublement de la plaque ou couronne équatoriale. — 6. Orientation dicentrique des anses chromatiques. — 7 et 8. Formation des noyaux des cellules filles.

lyse (λυειν, dissoudre); mais, par l'emploi des réactifs colorants qui révèlent la nucléine ou chromatine, on a reconnu que le noyau ne disparaît à aucun moment, qu'il y a seulement un remaniement tout particulier de sa chromatine, de son mitome chromatique; en raison des mouvements que présentent alors ces parties essentielles du noyau, on a donné à la division indirecte le nom de *caryocinèse* ou de division *cinétique*, *cinèse*, (κινεσις, mouvement) ou de *division mitosique* (la division directe étant dite alors *amitosique*), ou de *mitose*, dont la fig. 16 donne une vue d'ensemble.

Division directe (division de Remak, division amitosique,

acinétique). — C'est le mode de division observé par Remak dès 1841 : Ranvier en a donné une belle description, en 1875, d'après les observations sur les cellules lymphatiques du sang de l'axolotl. Le noyau, qui peut subir diverses déformations avant de s'étrangler pour finalement se diviser, présente, pendant toutes ces transformations, le même aspect, la même constitution; il est tout le temps également visible. Aussi Ranvier allait-il jusqu'à le considérer comme passif; « ces noyau, disait-il (1875), éprouve, sous l'influence des mouvement

Noyau passif, acinétique.

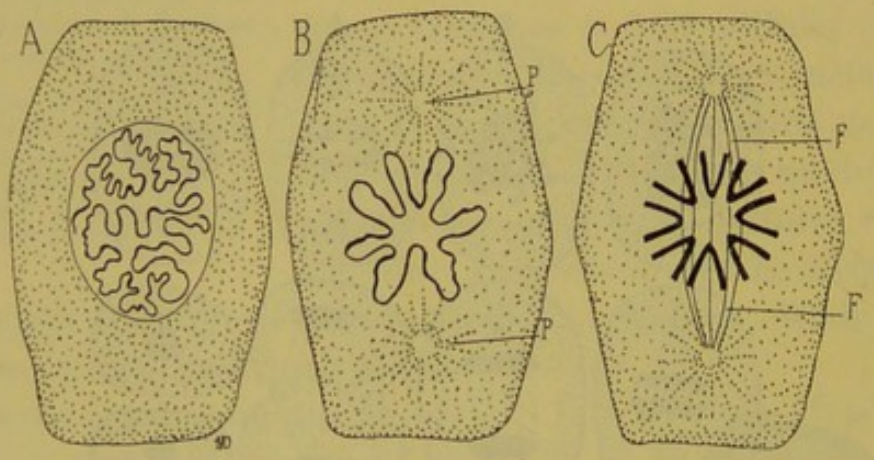


FIG. 17. — Début de la caryocinèse.

A. Phase du peloton chromatique. — B. Phase du monaster chromatique (P, P, centres ou asters achromatiques). — C. Phase de la formation des anses chromatiques (F, F, fuseau achromatique).

protoplasmiques, des changements de forme véritablement passifs; les bourgeonnements, les étranglements et même la division qu'il présente sont sous l'influence directe de l'activité motrice de la substance cellulaire. » Quoi qu'il en soit, on voit qu'on a pu donner à cette division l'épithète d'*acinétique*.

Caryocinèse ou division indirecte (division mitosique, cinétique; mitose, caryomitose, caryocinèse). — C'est par l'étude des cellules soumises à l'action des colorants de la chromatine, et spécialement à l'action de la safranine, que les très nombreux détails de la caryocinèse ont été révélés. On a pu suivre ainsi la succession de diverses phases, qu'on a caractérisées en leur donnant des noms qui expriment, les uns

l'état du filament chromatique, les autres l'état de diverses parties achromatiques[1].

A. — Quand la cellule se prépare à la cinèse, le filament du noyau se condense, c'est-à-dire s'épaissit en se raccourcissant; au lieu d'un fin réticule, on aperçoit alors dans le noyau un filament bien distinct, dont on peut suivre les circonvolutions, le pelotonnement; c'est la *phase du peloton chromatique*, ou *phase du spirème* (σπειρημα, peloton)[2] (fig. 16, en 1; fig. 17 en A). Peloton chromatique.

B. — Le filament chromatique, continuant à s'épaissir et à se raccourcir, se dispose en circonvolutions plus régulières, figurant, par ses anses disposées radiairement autour d'un centre, une sorte de *rosette* ou d'*étoile* (rosette chromatique, aster chromatique). En même temps, la membrane du noyau a disparu; le protoplasma de la cellule et le liquide du noyau paraissent se mélanger; mais il apparaît une orientation dicentrique des microsomes du protoplasma, c'est-à-dire que, sur deux points opposés, dans le protoplasma, près de la périphérie des noyaux, se forment deux centres (en P, P, fig. 17, B), desquels les rangées de microsomes s'irradient, dessinant ainsi deux étoiles (*amphiaster*) qui ne sont pas colorables par la safranine, puisqu'elles ne sont pas de substance chromatique. C'est, si l'on nomme cette phase d'après les dispositions de la chromatine, la *phase du filament en rosette*, ou phase de l'*aster chromatique*, du *monaster chromatique;* si le nom est tiré de l'état des parties achromatiques, c'est la *phase de l'amphiaster achromatique* (fig. 17 en B). Aster chromatique.

C. — Survient alors un phénomène d'un autre ordre et très important : le filament en rosette se divise, se fragmente au niveau des parties externes ou périphériques de ses anses radiées, et se décompose ainsi en fragments ou anses chromatiques distinctes, ayant chacune la forme de la lettre V, avec le sommet dirigé vers le centre, et l'ouverture vers la périphérie. On appelle ces fragments les *anses chromatiques*

1. Pour l'indication des nombreux travaux parus sur ce sujet, voir : P. Gilis, *Prolifération de la cellule par karyokinèse*, Paris, 1886; F. Henneguy, *Leçons sur la cellule, morphologie et reproduction*. Paris, 1896.

2. Ce mot a été introduit par Flemming, qui l'a écrit *spirem*.

mères et la suite du processus justifiera ce nom. En général, le nombre de ces anses est le même pour une même espèce de cellule; on en compte 24 dans la caryocinèse des cellules épidermiques de la salamandre, 12 dans les cellules de certaines liliacées (Guignard). En même temps, les deux étoiles (amphiaster achromatique) dessinées par les microsomes protoplasmiques forment des rayons plus longs du côté du noyau; ces rayons traversent tout le champ nucléaire de façon à se rejoindre et à s'unir d'un aster achromatique à l'autre; ils dessinent donc des filaments allant d'une étoile, d'un pôle à l'autre, d'où le nom de *filaments bipolaires* ou *connectifs achromatiques;* et l'ensemble de la figure qu'ils forment ayant l'aspect d'un fuseau (large dans sa partie moyenne, pointu à chaque pôle) on donne à cet ensemble le nom de *fuseau achromatique* (ou *fuseau de segmentation*). Cette phase est donc dite, si l'on a égard aux parties chromatiques, *phase de la division du filament chromatique*, *phase des anses chromatiques*, et, si l'on a égard aux parties achromatiques, *phase du fuseau* (fig. 17, en C).

Anses chromatiques.

D. — La modification suivante porte seulement sur l'orientation des parties précédemment formées : toutes les anses chromatiques se disposent de manière à figurer une roue dont le plan est perpendiculaire au plan du fuseau; c'est-à-dire que dès lors chaque anse chromatique, en forme de V, est disposée de sorte que son sommet regarde le centre du fuseau, et que de ses deux branches, l'une est vers l'un des asters ou pôle, l'autre vers l'autre aster (fig. 18, D). Cette disposition est chose essentielle comme préparation à la répartition de la substance chromatique lors du dédoublement des anses. Pour le moment, l'ensemble des anses forme donc une véritable plaque placée à l'équateur du fuseau, et perpendiculairement à l'axe de celui-ci, cette phase est donc dite *phase de la plaque ou de la couronne équatoriale chromatique* (fig. 16, en 3; fig. 18, en D).

Couronne chromatique.

E. — C'est alors qu'intervient le phénomène essentiel, celui qui donne sa signification à la caryocinèse, qui la caractérise. Disons-le de suite, c'est le *dédoublement des anses chromatiques*. Chaque anse chromatique se fend et se dédouble *longitudina-*

lement dans chacune de ses branches; en d'autres termes, et ceci nous épargnera toute description, chaque V chromatique se transforme en un double V (W). Il en résulte que la couronne équatoriale, formée par ces anses, est dédoublée en même temps; il existe alors deux plaques ou couronnes sur l'équateur du fuseau; mais les éléments de ces deux plaques sont encore mêlés les uns aux autres. L'essentiel, c'est que chaque anse chromatique mère vient de donner deux anses chromatiques filles; si donc il y avait primitivement, soit 24,

Dédoublement des anses chromatiques.

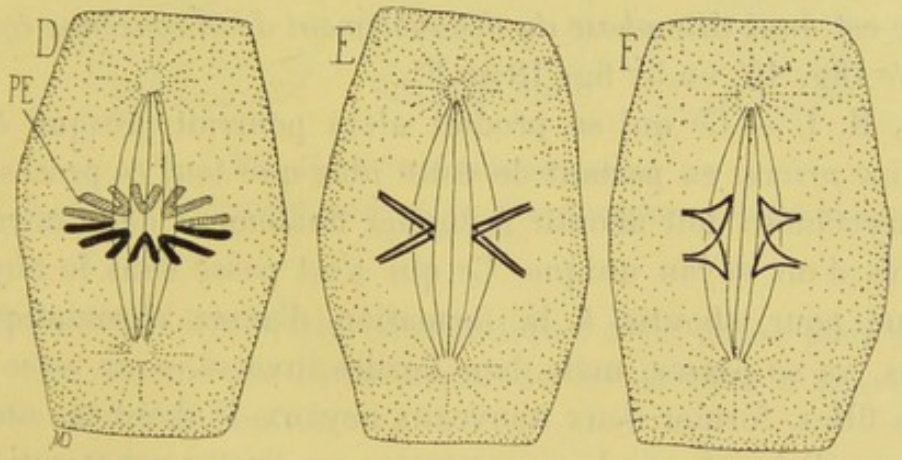


Fig. 18. — Suite de la caryocinèse.

D. Phase de la plaque ou couronne équatoriale chromatique (P E). — E. Phase du dédoublement longitudinal des anses chromatiques (on n'a représenté que deux anses, pour plus de clarté). — F. Phase du dédoublement de la couronne équatoriale (on a représenté seulement deux anses mères, c'est-à-dire quatre anses filles).

soit 12 anses mères, il y a maintenant soit 48, soit 24 anses filles. C'est donc là la *phase du dédoublement longitudinal des anses chromatiques* (fig. 16, en 4; fig. 18, en E).

F. — Ce dédoublement est suivi d'un changement dans l'orientation, la direction des anses filles ; dans chaque paire formée de deux anses filles provenant d'une anse mère, l'une des anses tend à se diriger vers un pôle, l'autre vers l'autre pôle (ou aster achromatique), et cette séparation des anses jumelles se fait d'abord par le sommet du V que figure chacune d'elles ; le sommet de l'un des V se dirige vers un pôle, l'autre vers l'autre, et ils s'écartent ainsi, guidés, semble-t-il par les connectifs achromatiques ou filaments bipolaires qui paraissent en effet se contracter et tirer le sommet des anses vers le pôle

correspondant (fig. 18, F). Bientôt ce déplacement sera tel que les deux groupes d'anses filles, couchées parallèlement aux filaments bipolaires, se sont éloignés l'un de l'autre suffisamment pour se regarder par les ouvertures des V, tandis que les sommets de tous les V convergent les uns vers un pôle, les autres vers l'autre; les schémas (fig. 18 et 19) font, mieux que toute description, comprendre ces dernières dispositions, d'où il résulte que la couronne équatoriale chromatique, primitivement unique, puis divisée en deux, mais avec mélange de ses éléments, s'est cette fois bien nettement dédoublée. Cette phase est donc dite *phase du dédoublement de la couronne équatoriale* (fig. 16, en 5; fig. 18 en F).

Dédoublement de la couronne chromatique.

G, H, I. — Ce qui se produit alors pourrait presque être conçu *a priori*, en partant de cette idée que tout ce processus de caryocinèse doit aboutir à donner finalement deux noyaux dérivés d'un noyau unique. Ce qui s'est passé dans le noyau unique pour aboutir à la formation d'anses chromatiques mères, va se passer, mais dans l'ordre inverse, pour, avec les anses filles, former deux nouveaux noyaux. D'abord les anses filles se dirigent, par leur sommet, vers l'aster achromatique correspondant (fig. 19, en G et H), puis elles s'accumulent autour de cet aster achromatique, ou pôle, avec leur sommet vers ce centre, leur ouverture vers la région équatoriale. C'est la phase de l'*orientation dicentrique des anses filles*, ou de l'émigration de ces anses vers les deux pôles (fig. 19, en G, H, I).

Orientation des anses filles.

J, K. — Bientôt ces anses filles se disposent en rayons de roue, autour de chaque pôle, avec leur sommet vers ce centre et leur ouverture vers la périphérie (fig. 20 en J) ; puis, ces anses figurant un V, il y a soudures entre les deux branches voisines appartenant à deux V ou anses placées côte à côte, c'est-à-dire qu'il y a formation, à chaque pôle, de deux *rosettes* ou *asters chromatiques;* les anses chromatiques se sont ainsi transformées, dans chaque pôle, nous pouvons dire déjà dans chaque nouveau noyau, en un filament chromatique continu, mais dessinant par ses replis réguliers une étoile ou aster chromatique. En même temps les filaments bipolaires, dont le rôle conducteur et même vecteur est terminé, s'effacent et dis-

paraissent peu à peu. Cette phase, dans laquelle les nouveaux noyaux sont à un état semblable à celui du noyau primitif à

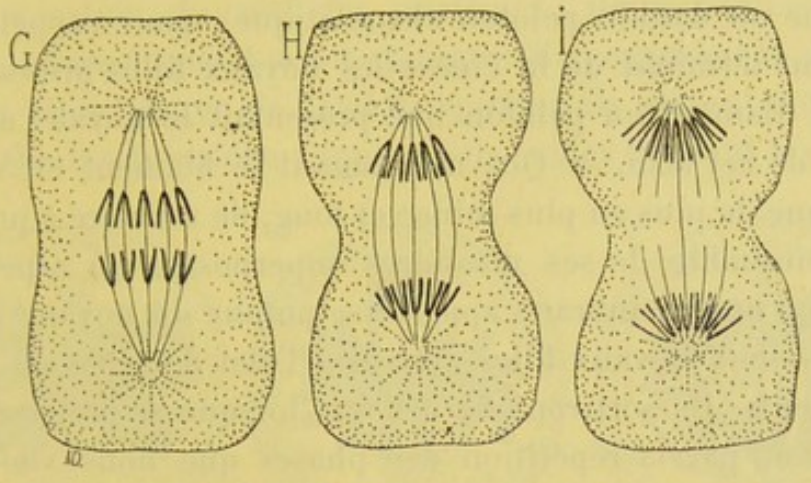


Fig. 19. — Suite de la carycinèse.

G, H, I. Les stades successifs de la phase d'orientation dicentrique ou d'émigration polaire des anses filles.

la phase dite du monaster chromatique, cette phase peut donc être dite *du diaster chromatique* ou *de la double couronne polaire* (figure 20, en K). Diaster chromatique.

L. — Enfin, dans une dernière phase, dite *phase d'achèvement des nouveaux noyaux*, le filament chromatique de chaque rosette s'allonge et s'amincit ; il décrit par suite des circon-

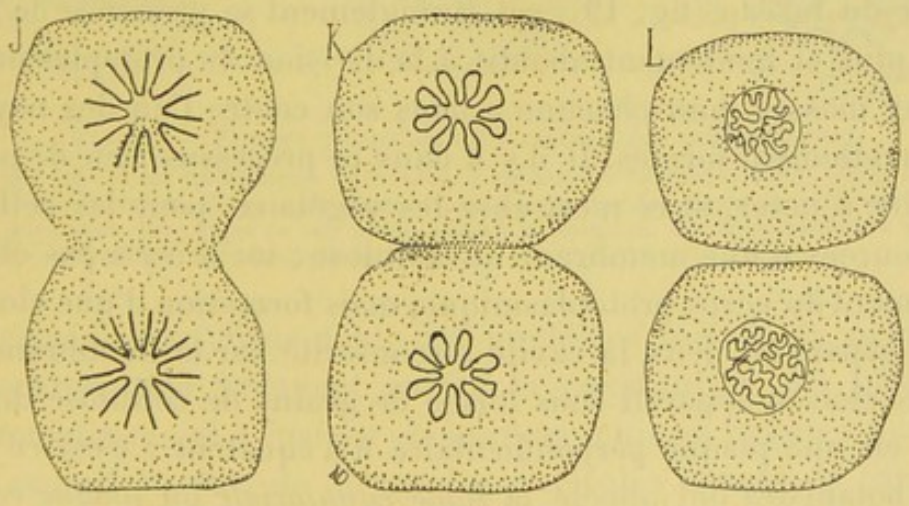


Fig. 20. — Suite et fin de la caryocinèse.

J, K. Stades de la formation du diaster chromatique. = L. Début de la reconstitution du noyau de chaque cellule fille (stade du dispirème).

volutions et méandres plus nombreux, mais il reste cependant quelque temps distinct, sous forme de peloton ou spirème. On peut donc aussi dire que c'est la *phase de dyspirème* (double spirème ou double peloton chromatique), pour rappeler qu'à ce point terminal de la cinèse les noyaux filles présentent le même filament en peloton que présentait le noyau[1] mère au début de cet acte. — Que maintenant le filament en spirème devienne de plus en plus mince et long, de manière à produire, par l'ensemble de ses méandres superposés, un aspect réticulé, qu'une membrane apparaisse autour du noyau, et nous aurons deux noyaux filles arrivés à l'état de repos ou noyaux quiescents. Ils sortiront de cet état lorsque se préparera et se produira, par la répétition des phases que nous venons de passer en revue, la division de la cellule à laquelle appartient chacun d'eux.

C'est que, en effet, tandis que que le noyau se divisait, le corps cellulaire, le protoplasma lui-même de la cellule mère s'est partagé en deux moitiés. Ce phénomène se passe très simplement : environ au moment où se produit la phase du dédoublement de la couronne équatoriale, le corps cellulaire présente un étranglement en son milieu, c'est-à-dire au niveau de l'équateur du fuseau (fig. 19) ; cet étranglement se prononce de plus en plus et finalement aboutit à la division du protoplasma en deux masses dont chacune a dans son centre l'un des noyaux nouvellement formés. Il n'y a dans ce processus rien de particulier à noter, si ce n'est chez les végétaux, pour les cellules entourées d'une membrane de cellulose ; ici il n'y a pas étranglement du corps protoplasmique, mais formation d'une cloison qui sépare en deux la cavité circonscrite par la membrane, et cette cloison apparaît sous forme de grains de cellulose disposés en une plaque perpendiculaire à l'équateur : c'est ce que les botanistes ont appelé la *lame équatoriale* ou *plaque cellulaire ;* il ne faudrait pas la confondre avec la plaque ou couronne équatoriale chromatique précédemment décrite.

Division du corps cellulaire.

Nous avons négligé, dans cette description de la caryoci-

1. On dit *noyau mère, noyau fille*, par abréviation, pour *noyau de la cellule mère, noyau de la cellule fille*.

nèse, l'étude de quelques questions. Il en est qui sont encore trop peu élucidées, pour que nous entrions dans l'exposé complet des discussions auxquelles elles ont donné lieu : telle est la question du sort des nucléoles ; ils disparaissent dès que se forme le peloton ou spirème ; ils reparaissent dans les noyaux filles lorsque de l'état de spirème ils passent à celui de repos. Quelles transformations ont-ils subies pendant les phases

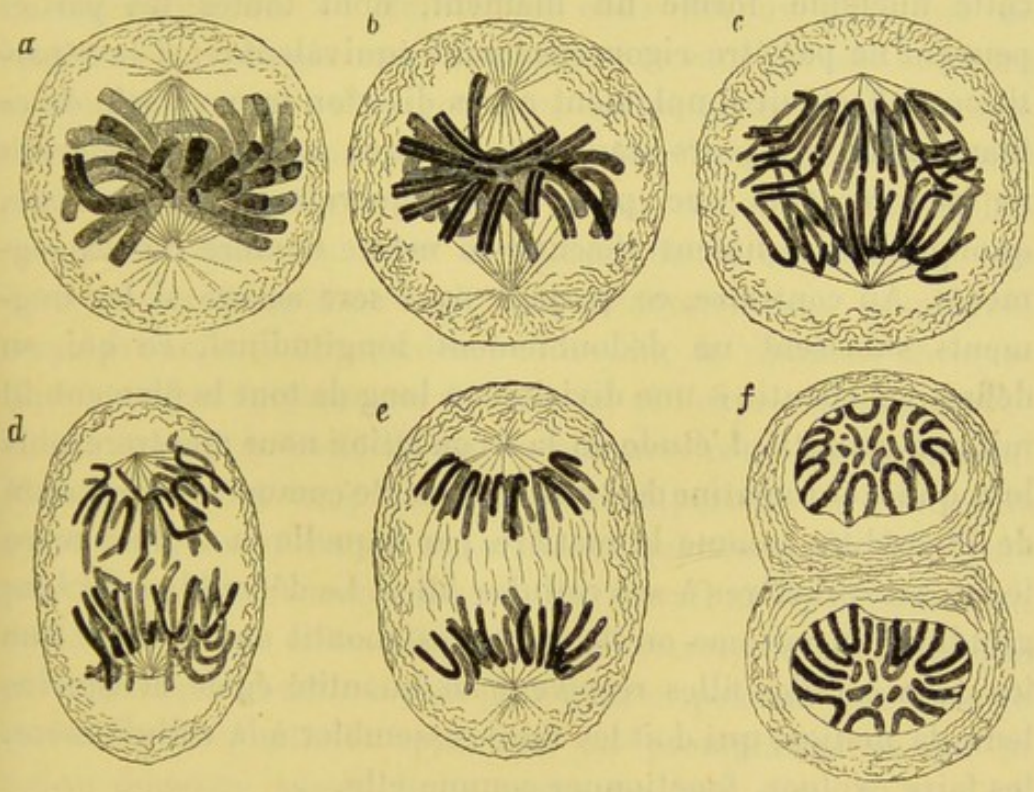


Fig. 21. — Figures caryocinétiques réelles (non schématiques).

Division des cellules épidermiques de la larve de salamandre (d'après C. Rabl), depuis le stade de la formation des anses chromatiques (*a*), en passant par les phases du dédoublement (*b*), d'orientation dicentrique de ces anses, jusqu'à la formation des deux nouveaux noyaux (*d*, *e*) et des deux nouvelles cellules (*f*).

intermédiaires? Sans doute les nucléoles formés de nucléine ou chromatine prennent part à la constitution du filament chromatique qui s'épaissit en spirème, puis en rosette ; mais il ne saurait en être de même des nucléoles formés de paranucléine ; leur sort est inconnu.

Une autre question très importante est celle des corpuscules et formations plus récemment décrites sous le nom de *centrosomes* et de *sphères directrices;* nous avons pensé que l'exposé de ces faits gagnerait en clarté si nous réservions pour un pa-

ragraphe particulier cette étude, qui sera faite dans un instant, et qui nous amènera aussi à parler encore des nucléoles.

Signification de la caryocinèse. — Telle qu'elle vient d'être exposée, la caryocinèse nous apparaît comme un processus ayant essentiellement pour résultat de répartir la nucléine ou chromatine de la cellule mère en deux moitiés exactement égales et équivalentes dans chacune des cellules filles. Or cette nucléine forme un filament, dont toutes les parties peuvent ne pas être rigoureusement équivalentes; si la répartition s'effectuait simplement après division transversale de ce filament en plusieurs fragments, chaque cellule fille pourrait ne pas recevoir une part égale, équivalente de nucléine, quoiqu'elles reçussent chacune le même nombre de ces segments. Au contraire, ce partage égal sera assuré si les fragments subissent un dédoublement longitudinal, ce qui, en définitive, aboutit à une division en long de tout le filament du mitome primitif. L'étude de la fécondation nous montrera plus loin que la chromatine doit être considérée comme le substratum de l'hérédité, comme la matière par laquelle la cellule mère lègue ses caractères à ses cellules filles. Le dédoublement longitudinal du mitome ou de ses anses aboutit donc à faire que les deux cellules filles reçoivent en quantité égale et équivalente la matière qui doit les faire ressembler à la cellule mère, les faire évoluer, fonctionner comme elle.

La caryocinèse est une bipartition exacte de la chromatine.

On voit donc que le point culminant de la caryocinèse, l'acte essentiel, que ceux qui le précèdent ne font que préparer, comme ceux qui le suivent ne font que le parachever, est l'acte de dédoublement longitudinal, c'est-à-dire ce que nous avons appelé la *phase de dédoublement des anses chromatiques*, aboutissant, comme effet d'ensemble, à la *phase de dédoublement de la couronne équatoriale*. Aussi, a-t-on donné, pour grouper les faits selon leur signification générale, à l'ensemble de ces deux phénomènes, le nom de *métaphase*, qui indique le point culminant du processus; on appelle par suite phase préparatoire ou *prophase* l'ensemble des phases dites du spirème, du monaster chromatique, des anses chromatiques et de la plaque équatoriale, et phase d'achèvement ou *anaphase* l'ensemble

Prophase, métaphase et anaphase.

des phases dites du dyaster chromatique et du dyspirème. Tous ces détails de nomenclature sont bien complexes; mais ils se rapportent à des phénomènes singulièrement compliqués, et toutes ces dénominations ont été assez heureusement choisies pour rappeler le caractère essentiel de chaque phénomène et de chaque groupe de phénomènes.

Rôles respectifs du noyau et du protoplasma dans la caryocinèse. — Maintenant nous devons dire que de longues et de nombreuses discussions se sont élevées entre les cytologistes, c'est-à-dire entre les histologistes plus spécialement adonnés à l'étude de la cellule, sur la question de déterminer à quelle partie, cellule ou noyau, revient le rôle réellement actif dans les actes complexes de la caryocinèse. Les descriptions précédentes et les dénominations employées semblent amener à considérer le noyau, le filament chromatique, comme agissant par lui-même, et l'expression de caryocinèse (travail, activité du noyau) consacre cette interprétation. Mais nous avons vu que les filaments bipolaires ou connectifs achromatiques, qui sont, au moins en grande partie, d'origine protoplasmique, effectuent aussi un travail actif, président au déplacement des anses filles et à leur convergence vers chaque pôle. Quelques auteurs vont plus loin, et pensent que dans ce travail toute l'activité appartient au protoplasma et que le noyau demeure passif. Nous avons vu que, pour la division directe ou acinétique, Ranvier avait déjà émis une opinion semblable. Ce sont là des discussions dans le détail desquelles nous ne saurions entrer ici. Disons seulement que, dans l'hypothèse de l'état passif du noyau, il a paru nécessaire d'abandonner le terme de caryocinèse, et qu'on a voulu le remplacer par celui de *cytodiérèse*, qui indique purement et simplement que la cellule et ses parties constituantes subissent une bipartition. Nous ne pensons pas qu'il y ait grand avantage à ajouter des noms nouveaux à une nomenclature déjà si compliquée.

État actif ou passif du noyau.

Sphère attractive et centrosome. — Mais l'indication de ces questions controversées nous amène à exposer quelques faits dont la découverte est relativement récente. On a reconnu que,

à la phase dite d'amphiaster achromatique, les traînées de microsomes protoplasmiques qui forment la figure radiée de chaque aster achromatique, convergent vers un petit espace ou corps sphérique, dépourvu de granulations, et qui forme le centre de l'aster. On a donné à cette partie le nom de *sphère attractive*, ou *corpuscule polaire*, ou *sphère directrice*, et celui de *centrosome* à un petit corpuscule placé dans son centre : ces formations ont été décrites par van Beneden, puis par Henneguy, Vialleton, Fol, etc. Or le premier phénomène, présidant à la préparation de la division cellulaire, paraît être l'apparition de ces centrosomes et l'orientation du protoplasma en rayons autour d'eux. Bien plus, des recherches plus récentes montrent que toute cellule à l'état de repos possède déjà deux sphères attractives avec leurs centrosomes, ces deux sphères étant placées l'une contre l'autre, dans le protoplasma, contre un point quelconque de la périphérie du noyau, et le premier phénomène précurseur de la division du noyau est l'éloignement des deux sphères attractives l'une de l'autre, chacune allant se placer vers un point opposé du noyau, et y déterminer l'orientation dicentrique du protoplasma. Dans ces conditions il semblerait bien exact de considérer le protoplasma comme l'élément essentiel, premier moteur de la division cellulaire. Mais quelle est l'origine de ces sphères directrices? Quelques cytologistes ont cru les voir sortir du noyau; elles représenteraient des nucléoles émigrés dans le protoplasma. Alors ce serait au noyau, par ses nucléoles, qu'appartiendrait le rôle de premier moteur de la division. Mais cette origine nucléolaire des sphères directrices ou de leurs centrosomes ne peut plus être soutenue aujourd'hui, Guignard ayant bien constaté que les centrosomes sont des éléments permanents du protoplasma[1].

Existence constante des centrosomes.

Origine des centrosomes.

Quant à ce fait que la cellule, avant que commence sa division, possède déjà deux sphères directrices, il n'est pas constant; elle n'en renferme parfois qu'une seule, et voici les conditions qui expliquent ces dispositions. Lorsqu'une cellule se divise, chacune de ses cellules filles possède, au niveau du

1. L. Guignard, *Sur l'origine des sphères directrices* (C. R. Acad. des sciences, 23 juillet 1894).

centre de son aster achromatique, une sphère directrice avec son centrosome. Si la multiplication cellulaire est très active, si la cellule fille se prépare aussitôt à subir elle-même la division, sa sphère directrice se divise en deux, de très bonne heure, avant même l'achèvement complet du noyau auquel elle correspond, de sorte que ce noyau, dès son achèvement, se montre flanqué de deux sphères directrices placées côte à côte. Mais si une période de repos assez longue sépare deux caryocinèses successives, la sphère attractive et son centrosome demeurent indivis dans la cellule fille à l'état de repos, pour ne se dédoubler que plus tard quand celle-ci sera pour entrer en cinèse.

C'est pourquoi la plupart des cytologistes décrivent, comme *parties constituantes permanentes* de la cellule, la *sphère attractive* avec son *centrosome*. Nous avons préféré ne parler de ces parties qu'après l'exposé de la caryocinèse, parce que l'étude de leur origine et de leur signification doit être, historiquement, liée à celle de la caryocinèse, et que, dans ces questions complexes et longtemps controversées, il y a parfois avantage, pour plus de clarté, à exposer les faits d'après l'ordre historique de leur découverte.

Nouvelle partie constituante de la cellule.

CHAPITRE V

LES DIVERS TYPES DE CELLULES

Nous n'avons examiné jusqu'à présent la cellule que d'une manière générale, en prenant pour type la cellule jeune, réduite aux parties essentielles, nécessaires et suffisantes pour la constituer, savoir : le protoplasma ou corps cellulaire, et le noyau ; avec sans doute, comme élément constant, la sphère attractive et son centrosome. Telle est la cellule jeune, animale ou végétale, non encore différenciée ; mais, par le fait même de l'activité nutritive, formatrice et sécrétoire de son protoplasma, cette cellule peut grandir, se transformer, acquérir des parties

nouvelles; par suite les cellules ainsi différenciées présentent de grandes diversités de *volume*, de *forme* et de *constitution*. C'est à ces trois points de vue que nous allons d'abord examiner les nombreux types que présente la cellule.

1° VARIÉTÉS DE VOLUME ET DE FORME

Volume. — Dans tout ce qui précède nous n'avons fait allusion aux dimensions de la cellule et de son noyau qu'en les désignant comme des corpuscules très petits. Il faut maintenant préciser et donner des chiffres. Les dimensions des cellules sont, à part quelques très rares exceptions, absolument microscopiques; aussi a-t-on adopté pour les mesurer une unité très petite, le *millième de millimètre*, qu'on désigne par le terme de *micron*, et qu'on exprime par la lettre grecque μ.

Dimensions microscopiques.

Sans entrer ici dans des détails techniques, disons que ces mensurations sont très simples à effectuer. Étant donné sous le microscope un élément à mesurer, on en fait le dessin en projetant son image sur un papier à l'aide de la chambre claire; puis, sur la platine du microscope, on substitue à la préparation un *micromètre objectif*, qui est une lame de verre sur laquelle est gravé un millimètre divisé en 100 parties égales, c'est-à-dire que chaque division représente un centième de millimètre, et on dessine sur le même papier, par projection avec la même chambre claire (et, cela va sans dire, avec le même oculaire et le même objectif que précédemment), quelques divisions du micromètre. Il est alors facile de voir à combien de divisions ou de fractions de division de ce dessin répond le dessin de l'élément à mesurer; s'il répond à une division, on dira que cet élément mesure 10 μ (1 centième = 10 millièmes de millimètre); s'il répond à la moitié d'une division, on dira qu'il égale 5 μ.

Procédé de mensuration microscopique.

Dans ces conditions, et pour ne donner que peu d'exemples, on constate que les globules rouges du sang de l'homme ont un diamètre de 7 μ; que ceux de la grenouille mesurent 22 μ, dans leur plus grand diamètre; que ceux du triton peuvent passer pour des éléments très gros, car ils mesurent 40 μ. Dans

Quelques dimensions types.

les divers types de cellules nerveuses, on trouve des dimensions très diverses, les unes ayant seulement 12 μ et les autres jusqu'à 120 μ. Chez les végétaux, on trouve des cellules relativement plus grandes, et dans quelques cas des cellules de dimensions colossales; telles les cellules des poils non cloisonnés, les cellules laticifères des mûriers et des figuiers[1], telles encores certaines algues uni-cellulaires, c'est-à-dire dont chacune est formée d'une seule cellule ramifiée et de dimensions relativement immenses. Dans les tissus animaux il n'est pas d'exemple de cellules réellement colossales, sauf une seule exception, l'*ovule* ou *cellule œuf*. L'ovule présente comme dimension moyenne 200 à 300 μ. Mais l'ovule de certains animaux doit se charger d'une grande quantité de provisions nutritives, si le jeune être auquel il donnera naissance doit se suffire à lui-même pendant presque toute la durée de son développement; tel est le cas des oiseaux. Leur ovule se gorge et se gonfle de substances nutritives, arrive ainsi à figurer une grosse sphère d'un diamètre de plusieurs centimètres, et se présente à l'état de ce qui est connu sous le nom de *jaune de l'œuf*; la sphère du jaune de l'œuf de la poule est une seule cellule à dimensions énormes. (L'albumine ou blanc de l'œuf et la coquille sont des parties surajoutées, des enve-

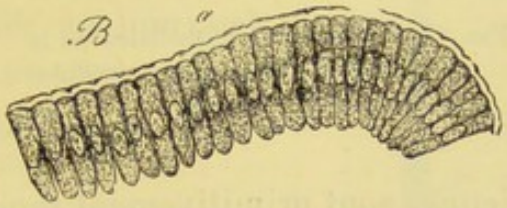


Fig. 22. — Cellules cylindriques de l'épithélium des villosités intestinales du lapin. Grossissement de 350 diamètres (Kölliker).

Cas de l'ovule.

1. « Les cellules qui renferment le latex chez les euphorbiacées, les urticées, etc., sont de longues cellules, en petit nombre dans la plante, mais indéfiniment rameuses, qui, déjà présentes dans l'embryon, croissent avec les organes qui les contiennent et s'étendent sans discontinuité dans tout le corps du végétal, depuis l'extrémité des racines les plus profondes jusqu'à celles des feuilles les plus hautes... A l'intérieur d'un grand mûrier, par exemple, c'est par kilomètres que se mesure le développement total des branches d'une pareille cellule... » (Van Tieghem, *Traité de botanique.*) — Nous avons tenu à préciser ces détails, qui, lorsque nous arriverons à l'étude des cellules nerveuses, nous auront préparés à ce fait que, par son prolongement cylindre axile, une cellule nerveuse peut avoir une longueur égale à la distance qui va de la plante du pied aux dernières vertèbres dorsales (partie inférieure de la moelle épinière); on voit que certaines cellules végétales sont bien plus longues.

loppes ; elles ne sont pas incorporées à la cellule œuf, laquelle est morphologiquement représentée par le jaune seul.)

Forme. — On peut dire que presque toutes les cellules

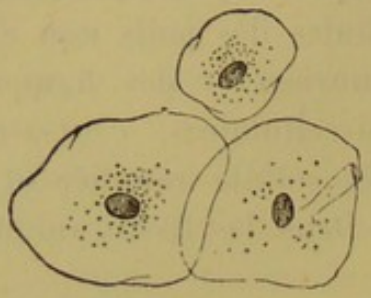


Fig. 23. — Cellules épithéliales de la cavité buccale de l'homme (cellules superficielles, aplaties).

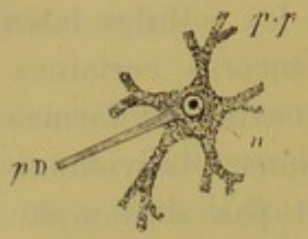
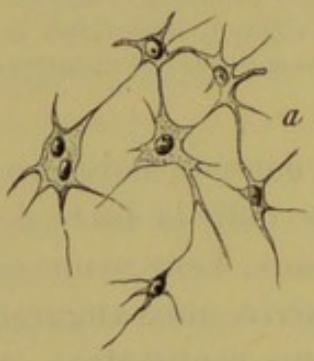


Fig. 24. — Cellule nerveuse (cellule étoilée dite multipolaire).
n. Noyau. — *p* D. Prolongement de Deiters. — *pp*. Prolongements protoplasmiques.

jeunes sont primitivement rondes ; elles représentent alors une petite sphère de protoplasma avec un noyau. Mais ultérieurement, selon les rapports qu'elles affectent entre elles, elles acquièrent les formes les plus diverses.



Forme cylindrique ;

Les unes deviennent *cylindriques* ou *cylindro-coniques*, comme par exemple les cellules des épithéliums dits cylindriques, où les éléments semblent se tasser les uns contre les autres en revêtant une surface, de sorte que cette compression réciproque les amènerait à se rétrécir dans un sens en s'allongeant dans l'autre (fig. 22). Au contraire, d'autres surfaces sont revêtues d'un épithélium dont les cellules sont disposées comme si, trop peu nombreuses pour couvrir facilement la surface, elles étaient obligées de s'étaler en s'amincissant; telles sont les *cellules plates* des séreuses et en général les cellules dites endothéliales; telles aussi les cellules qui forment les couches les plus super-

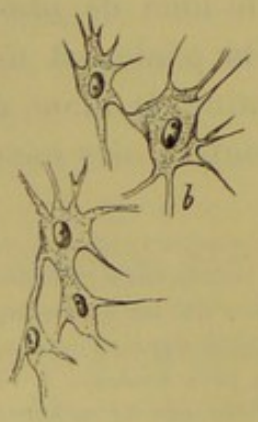


Fig. 25. — Cellules étoilées du bulbe dentaire d'un embryon humain de quatre mois (Frey).

plate.

ficielles de divers épithéliums stratifiés (cellules desquamantes de la peau ou de la muqueuse buccale, fig. 23). Entre les cellules cylindriques et les cellules plates, on trouve, dans les divers épithéliums, toutes les formes intermédiaires.

Les cellules nerveuses, ayant pour fonction de recueillir les impressions et de les transmettre, sont obligées de donner naissance à divers ordres de prolongements, de tentacules dirions-nous volontiers; aussi sont-elles *étoilées* (fig. 24) avec prolongements allant se ramifier au loin; cette forme étoilée se rencontre encore dans diverses autres cellules (fig. 25) et se trouve en rapport avec des fonctions diverses.

D'autres cellules, devant être utilisées dans l'économie comme éléments contractiles, s'allongent dans le sens où doit s'effectuer la contraction pour être efficace, et on a ainsi les *cellules fusiformes* dites fibres musculaires lisses (fig. 26), et, avec une modification plus prononcée et plus complexe, la cellule ou fibre musculaire striée. Ces exemples de variétés de forme suffiront ici, d'autant qu'ils seront complétés avec l'étude des variétés de constitution.

Forme étoilée;

fusiforme.

Fig. 26.—Fibre cellule (fibre musculaire lisse), à un grossiss. de 350diamètres. *a*. Le noyau (Köl-liker).

2° VARIÉTÉS DE CONSTITUTION
(Élaborations protoplasmiques)

Constitution. — Les variétés de constitution des cellules peuvent être toutes considérées comme résultant de l'activité élaboratrice de leur protoplasma. Ce protoplasma, matière essentiellement vivante, nous l'avons vu, se nourrit en empruntant des substances aux milieux ambiants; il s'assimile ces substances, puis les transforme et élabore ainsi des produits nouveaux, qu'il accumule dans son intérieur, ou dispose à sa périphérie, ou enfin rejette au dehors. C'est pourquoi on a dit que le pro-

toplasma, le corps cellulaire est un véritable atelier, un petit laboratoire microscopique où s'effectuent les transformations les plus diverses. Quels rapports existent entre son organisation et ces fonctions? « Il est difficile de le dire. Nous remarquerons seulement qu'il est formé de parties dissemblables, de parties liquides contenues dans une trame fibrillaire, et qu'en vertu du principe de l'électrotonus capillaire, chaque fois que de tels agencements viennent à changer de forme, apparaissent des phénomènes électriques. Ces masses protoplasmiques, non homogènes, dès qu'elles se déforment sont comparables à des piles voltaïques. Il est très probable que les tensions électriques ainsi produites au sein de la cellule, sont une des causes de ces réactions dites vitales, nées dans le protoplasma albuminoïde, réactions en rapports avec l'organisation physique de la cellule d'une part, avec l'instabilité très grande des albuminoïdes de l'autre. Elles transmettent aux granulations spécifiques, aux organites de la cellule, l'énergie grâce à laquelle celles-ci enrichissent le suc des vacuoles cellulaires des matériaux dus à ces réactions, ou forment leurs produits spécifiques : grains d'amidon, matières organiques diverses, substances fondamentales du cartilage, de l'os, etc., qui prennent naissance en chaque cas. » (A. Gautier, *La chimie de la cellule vivante.*)

Élaborations par le protoplasma.

Nous n'entrerons donc pas dans l'analyse, si peu connue, de ces actes intimes; nous en examinerons seulement les résultats figurés, c'est-à-dire les productions qui se traduisent par l'adjonction au corps cellulaire de parties distinctes et modifiant sa constitution, son anatomie. Ces productions se localisent les unes à la périphérie, à l'extérieur de la cellule (*productions exoplasmiques*), les autres à son intérieur, mêlées intimement au protoplasma ou logées dans les cavités qu'il circonscrit (*productions endoplasmiques.*)

Productions exoplasmiques. — Parmi les *productions exoplasmiques*, la plus importante est la *membrane* dont s'entourent diverses cellules (membrane cellulaire).

Chez les végétaux, cette membrane, formée de *cellulose*, est d'ordinaire complète (entoure le corps cellulaire de tous côtés),

épaisse, résistante, formée de couches concentriques, comme si elle se produisait par appositions successives de cellulose élaborée par le protoplasma, quoique, en réalité, elle s'épaississe aussi par intussusception, c'est-à-dire par nutrition interstitielle. Membrane cellulaire chez les végétaux.

Chez les animaux, la membrane cellulaire n'est pas formée de cellulose, mais bien d'une substance protéique, mal déterminée en général, et qu'on a, à tort, voulu considérer comme de l'*élasticine* (substance des fibres élastiques). Elle est rarement complète, comme autour des cellules cartilagineuses, où elle forme ce qu'on nomme la *capsule* des cellules. Souvent elle est incomplète, comme sur les cellules dites *caliciformes*, qui ont une enveloppe rappelant la forme d'un calice ou verre à boire, de sorte que le protoplasma placé dans ce calice est à nu au niveau de son ouverture. Chez les animaux comme chez les végétaux elle peut ne pas être également épaisse partout, et par exemple sur les cellules épithéliales cylindriques, elle présente souvent un épaississement au niveau de la base ou extrémité libre de la cellule (fig. 22 et 27), épaississement nommé *plateau* (si toutefois ce plateau est bien l'homologue d'une membrane cellulaire, et n'est pas formé, comme l'indique son aspect strié perpendiculairement à sa surface, de fins bâtonnets ou cils intimement accolés).

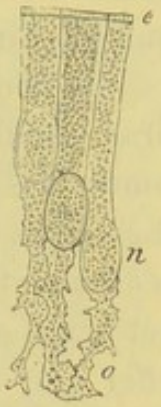


Fig. 27.—Cellules épithéliales cylindriques de l'intestin de la grenouille.

e. Plateau strié. — *n*. Noyau. — *o*. Extrémité inférieure ou profonde, de forme irrégulière (Ranvier).

Autrefois on admettait (époque de Schwann) que toutes les cellules animales ont une membrane d'enveloppe; on est revenu de cette manière de voir, et sauf les cas que nous venons de citer, auxquels il faut ajouter les cellules adipeuses, les cellules de la corde dorsale, et quelques autres encore, on admet que généralement *la cellule animale est du protoplasma nu*. C'est qu'on a reconnu que souvent ce qui avait été pris pour une membrane n'est que la couche la plus superficielle du protoplasma coagulée par les réactifs. Même en dehors de l'action des réactifs coagulateurs, que nous employons pour durcir les Membrane rare chez les cellules animales.

tissus et fixer leurs éléments, souvent on serait tenté de croire à la présence d'une membrane, alors qu'il ne s'agit que d'une couche périphérique de protoplasma un peu plus condensé, un peu plus homogène que le reste. A cet égard on peut comparer diverses cellules animales à une goutte de solution de gomme qu'on laisserait légèrement dessécher; il se formerait à sa périphérie une couche de gomme plus épaisse, plus solide, d'aspect pelliculaire, qui ne serait cependant pas une membrane de nature différente de celle de la gomme demeurée liquide à l'intérieur de la goutte.

Constatation de l'absence ou de la présence de la membrane.

On peut assurer qu'une cellule ne possède pas de membrane, toutes les fois que le corps cellulaire est capable de présenter des déformations et mouvements amiboïdes. Par contre il est plus difficile de se convaincre qu'une cellule possède bien réellement une membrane ; une réaction très démonstrative à cet égard est celle de l'eau : s'il y a une membrane, on voit en effet que l'eau, la traversant par endosmose, la soulève, la gonfle, la détache du contenu qui le plus souvent se rétracte; bientôt même, ce gonflement arrivant au maximum, la membrane éclate, évacue son contenu, et on peut voir ses lambeaux plissés irrégulièrement. Pour les cellules adipeuses, on dissout par l'éther leur contenu de graisse, et on voit alors la membrane dessiner des plis qui ne laissent aucun doute sur son existence. En général c'est en arrivant à leur faire produire des plis qu'on reconnaît la présence de certaines membranes (myolemme des fibres musculaires, gaine de Schwann des nerfs) qui morphologiquement et génétiquement ont la signification de membranes de cellules.

Substances intercellulaires.

Enfin il faut aussi considérer comme produits exoplasmiques toutes les *substances intercellulaires*, qu'elles soient amorphes ou figurées (fibres conjonctives et élastiques), car toutes ces formations sont des produits de la cellule; non seulement la cellule élabore ces substances intercellulaires, mais elle préside encore à leurs transformations ultérieures, ainsi que nous le verrons en étudiant le tissu conjonctif.

Productions endoplasmiques. — Si nous passons aux *productions endoplasmiques*, nous aurions une liste inépuisable

de faits et de dispositions à citer. Nous nous bornerons à quelques exemples.

Dans une première série de ces productions, il y a seulement transformation de certaines parties du protoplasma en substances qui, différentes comme aspect du protoplasma ambiant, sont cependant encore du protoplasma, car elles en ont gardé les propriétés, ou présentent une de ces propriétés développée au plus haut degré. Telles sont les fibrilles des cellules musculaires lisses ou striées, formées de particules de protoplasma possédant au plus haut degré la propriété de changer de forme, de se contracter; telles les fibrilles des cellules nerveuses et de leurs prolongements.

Fibrilles contractiles.

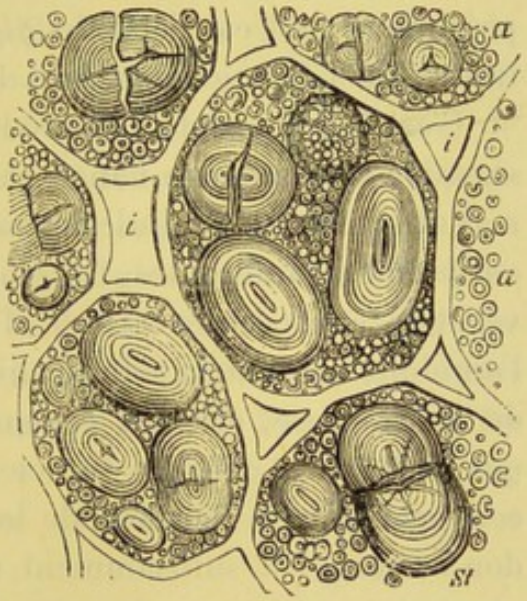


Fig. 28. — Cellules d'un cotylédon de pois (*pisum sativum*).

Elles renferment de gros grains à couches concentriques (*st*, grains d'amidon), et de petits grains arrondis d'aleurone (*a*). — En *i* les espaces intercellulaires (Van Tieghem, *Traité de botanique*).

Une seconde série de ces productions sont des substances nouvelles élaborées par le protoplasma, substances chimiquement définies, et qui sont alors dans le protoplasma comme y serait un corps étranger. Nombreux sont, dans les cellules végétales, les produits *figurés*, dont les plus petits ont reçu le nom de *leucites*, de grains d'*aleurone*, dont les plus gros se présentent sous la forme bien connue de *grains d'amidon* (fig. 28); tels sont encore la *chlorophylle*, les grains de pigment, les gouttelettes de graisse, les cristaux divers, et tous ces corps, reconnaissables à leurs *formes*, sont logés dans des vacuoles du protoplasma; c'est ainsi également que le protoplasma de la cellule végétale se creuse de nombreuses vacuoles, ou d'une grande vacuole centrale contenant le liquide cellulaire (voir ci-dessus la fig. 1); dans l'ovule des oiseaux la provision nutritive, élaborée par la cellule œuf, est égale-

Amidon.

ment le plus souvent sous la forme de produits figurés (tablettes vitellines, grains et sphères vitellines) logés dans les mailles ou vacuoles du protoplasma réticulé. Nous disons, par contre, que ces productions sont à l'*état diffus,* lorsqu'elles ne se révèlent pas par leurs formes, mais, étant à l'état liquide ou de dissolution, imbibent toute la masse de l'éponge protoplasmique, et que leur présence, si elle n'est pas indiquée par une coloration particulière donnée par elles au protoplasma, n'est révélée que par les réactifs chimiques qui les colorent ou les précipitent; tel est l'état du *glycogène* dans les cellules hépatiques, de l'*hémoglobine* dans les cellules rouges du sang.

Glycogène.

C'est à propos de ces produits endoplasmiques qu'il faut signaler et combattre l'ancienne opinion qui considérait l'animal et la plante, la cellule animale et la cellule végétale, comme entièrement différentes. On croyait par exemple que la cellule végétale était seule capable d'élaborer de la cellulose ou de l'amidon; quoique la cellule animale ne produise que rarement de la cellulose, elle est cependant capable de le faire, ainsi que cela a lieu chez les tuniciers; et quant à l'amidon, la découverte, par Cl. Bernard, de la production de glycogène (amidon animal) est suffisamment significative, car cette fonction glycogénique est une des plus actives et des plus importantes de l'organisme animal. On pensait d'autre part que la chimie de la cellule végétale consistait essentiellement à produire par *réduction* les matériaux organiques que la cellule animale brûle ensuite par *oxydation;* or l'étude de la respiration chez les végétaux a montré qu'eux aussi sont le siège de phénomènes d'oxydation. Nous ne saurions développer ici ces considérations de physiologie générale, d'où il résulte que cellule animale et cellule végétale fonctionnent de même et sont identiques. C'est pourquoi, jusqu'à présent, dans cette étude générale de la cellule, nous avons tenu à emprunter nos exemples aussi bien au règne végétal qu'au règne animal; mais nous devrons bientôt nous borner à l'étude des cellules animales.

Cellule animale et cellule végétale.

Momification de la cellule. — Enfin, après les productions endoplasmiques et exoplasmiques, il faut dire un mot

des cas où le protoplasma disparaît complètement de la cellule, soit qu'il s'use et s'épuise en donnant ces formations, soit qu'il se *transforme* en entier en une substance spéciale. Ainsi dans les poils et les ongles le protoplasma est peu à peu remplacé en totalité par une substance dure et résistante, de nature albuminoïde, la *kératine;* chez les végétaux très nombreux sont les tissus formés uniquement de membranes cellulaires de la face interne desquelles a disparu tout protoplasma et ne renfermant plus que des liquides aqueux ou même de l'air. Alors on n'est plus en présence de véritables cellules, dans le sens de cellule vivante; ce sont des *cadavres momifiés* (cellules des poils et des ongles) ou des *squelettes* (végétaux, cellulose) de cellules. Mais ces éléments ainsi transformés rendent encore des services, d'ordre mécanique, aux organismes dont ils font partie; les cellules des poils et des ongles jouent un rôle protecteur; les cellules végétales réduites à l'état de squelette cellulosique servent, soit par leur solidité comme dans le bois, soit par leur imperméabilité, comme dans le liège, soit enfin par leur cavité même, qui sert à renfermer et transporter des liquides, comme dans certains vaisseaux conducteurs des plantes.

Kératinisation.

3° QUELQUES TYPES DE CELLULES EN PARTICULIER

Pour terminer ces rapides indications sur les diverses variétés de cellules et les produits de leur protoplasma, nous sortirons des généralités et donnerons quelques détails sur deux espèces de cellules en particulier : les *cellules adipeuses*, qui mettront en évidence l'équivalence morphologique des cellules animales et végétales; et les *cellules à cils vibratiles*, qui nous montreront déjà une des plus nettes différenciations du protoplasma en organes locomoteurs.

Cellules adipeuses. — La cellule végétale se compose d'une enveloppe de cellulose, et d'un contenu protoplasmique, muni d'un noyau, et creusé de nombreuses et larges cavités, ou d'une seule grande cavité contenant le liquide cellulaire (fig. 29, en D, E).

De même, la cellule adipeuse se compose d'une membrane cellulaire, doublée d'une couche de protoplasma, renflée en un

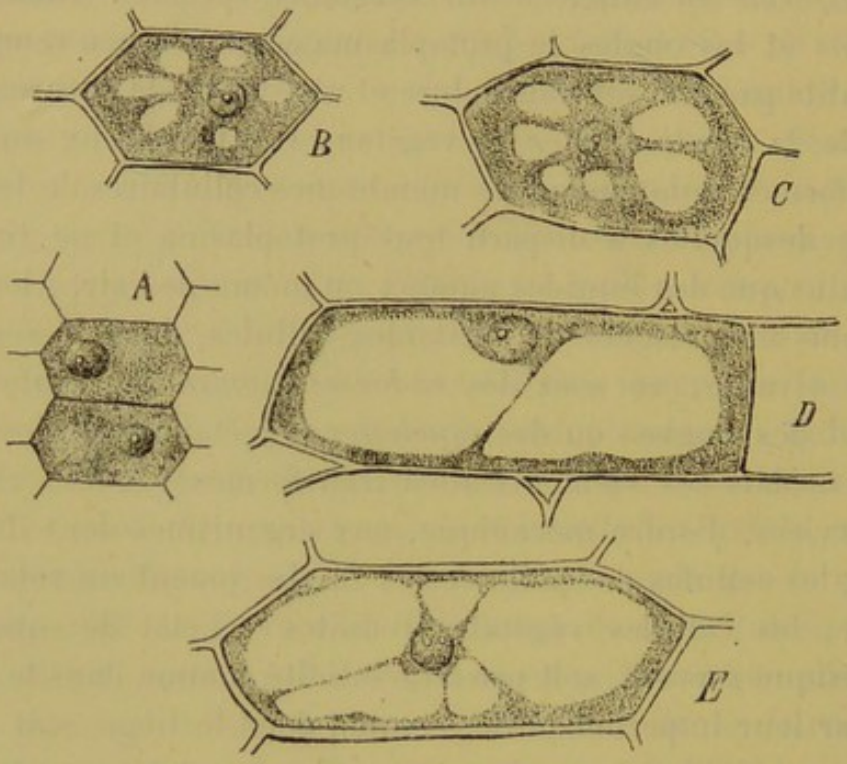


Fig. 29. — États successifs d'une cellule végétale.

A. Avant la production du liquide ou suc cellulaire. — B. Apparition de ce liquide dans des vacuoles, qui grandissent (C), se fusionnent (D, E). — Les figures A-D sont de la racine du haricot. — La fig. F, de la feuille de la jacinthe.

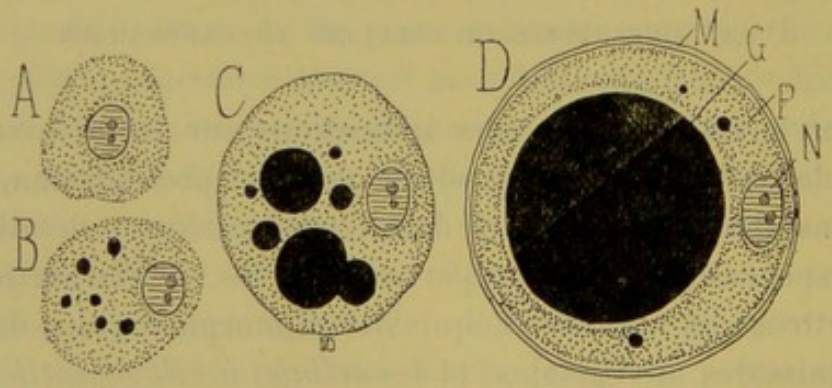


Fig. 30. — Schéma de la formation de la cellule adipeuse.

A. Jeune cellule formée d'un corps protoplasmique avec noyau et sans membrane cellulaire. — B. Apparition de gouttelettes de graisse dans le protoplasma. — C. Gouttes de graisse plus volumineuses et confluentes. — D. Accumulation de la graisse en une grosse sphère centrale (G). — La cellule a acquis une membrane (M); — P, sa couche périphérique de protoplasma, avec le noyau (N). — La graisse est figurée en noir, ainsi qu'elle apparaît par l'action de l'acide osmique.

point où est placé le noyau; cette couche de protoplasma circonscrit un vaste espace central où est logée une grosse goutte

de graisse, laquelle occupe donc ici la même place que le liquide cellulaire dans la cellule végétale (fig. 30, en D).

La cellule végétale est au début une simple masse de protoplasma, avec un noyau (fig. 29, en A); elle se sécrète de bonne heure une membrane cellulaire à sa périphérie, puis, dans son intérieur, elle élabore de petites gouttes de liquide cellulaire logées chacune dans une vacuole (fig. 29, B); ces gouttes, ces vacuoles grossissent, arrivent au contact l'une de l'autre, peuvent alors se fusionner en une seule masse centrale de liquide cellulaire. De même la cellule adipeuse est au début une simple masse de protoplasma avec un noyau (fig. 30, en A); ce protoplasma, avec les matériaux que lui livre le milieu intérieur (sang, lymphe), élabore de la graisse qui apparaît d'abord sous forme de fines gouttelettes éparses dans le corps cellulaire (fig. 30, B); ces gouttelettes grossissent, viennent au contact les unes des autres, et se fusionnent pour former la grosse goutte de graisse qui distend la cavité centrale de la cellule adipeuse (fig. 30, C et D); en même temps, mais tardivement en général, ce protoplasma s'est sécrété une membrane cellulaire. Ainsi, comme constitution, comme mode de formation de leurs diverses parties, nous avons là deux cellules, l'une végétale, l'autre animale, qui sont morphologiquement équivalentes.

Évolution de la cellule adipeuse.

Cellules à cils vibratiles. — Il existe des êtres unicellulaires qui se meuvent non par des déformations amiboïdes, c'est-à-dire par des pseudopodes temporaires, mais par des prolongements protoplasmiques permanents, dits *cils vibratiles* ou *flagellum*[1]. Or dans l'organisme des êtres pluricellulaires,

1. Les cils vibratiles existent même chez les bactéries; on a été longtemps sans pouvoir reconnaître par quel mécanisme se déplacent les bactéries mobiles; c'est qu'en effet leurs cils sont invisibles, à moins de procédés tout spéciaux d'investigation. Ils sont invisibles parce que leur substance est transparente, et possède à peu près le même degré de réfringence que l'eau. Cependant Nehauss (1889) était parvenu à les mettre en évidence par la photographie, car la plaque photographique est plus sensible que notre rétine à de légères différences de transparence. Aujourd'hui on révèle facilement ces cils vibratiles des bactéries par des procédés particuliers de coloration. (Voir : Straus, *Sur un procédé de coloration à l'état vivant, des cils ou flagella de certaines bactéries mobiles;* Société de Biologie, 18 juin 1892.)

même les plus supérieurs, se trouvent des cellules très analogues, les *cellules vibratiles;* elles ne sont pas libres, et les mouvements de leurs cils ne servent pas à leur locomotion; elles sont associées en grand nombre, côte à côte, formant le revêtement (épithélium) de diverses surfaces, et les cils, implantés sur la face superficielle de la cellule, proéminent librement dans le liquide qui baigne ces surfaces, pour y faire progresser, dans une direction définie, les corpuscules déposés sur ces surfaces; ils opèrent ainsi le balayage de certaines cavités ou conduits. Nous étudierons les épithéliums vibratiles à propos des épithéliums en général; pour le moment, nous nous bornerons à quelques détails sur la cellule vibratile qui en est l'élément anatomique. Le type que nous prendrons est la cellule vibratile des voies respiratoires (fosses nasales, trachée, bronches).

Utilité des cellules ciliées.

Le *corps* de ces cellules est cylindrique ou plutôt conique; l'extrémité effilée est l'extrémité profonde, par laquelle la cellule repose sur la surface qu'elle contribue à revêtir; cette extrémité, qui s'insinue entre les cellules plus profondes, non vibratiles de l'épithélium, est parfois munie de courtes ramifications comparables à des racines (*m*, fig. 31). L'extrémité opposée, ou base de la cellules cylindro-conique, répond à la surface libre et porte les cils. La cellule renferme un beau *noyau*, ovalaire ou rond, placé généralement à mi-hauteur de son corps (fig. 32), et montrant un réseau chromatique d'ordinaire très bien dessiné, avec un ou deux nucléoles. Ce corps cellulaire est nu, non recouvert d'une enveloppe, excepté sur l'extrémité libre ou base de la cellule conique; là existe un *plateau cuticulaire* (*p*, fig. 31), sur lequel les cils paraissent implantés comme les crins d'une brosse. Ces cils varient en nombre de 10 à 30. Comme pendant la vie ils sont animés de mouvements vibratiles continus et très rapides, on ne peut les voir nettement que quand la cellule est morte, et qu'elle a été fixée par des réactifs tels que l'acide osmique ou l'alcool absolu. On constate alors qu'ils représentent de fins bâtonnets longs de 5 μ en moyenne (pour les cellules vibratiles des voies respiratoires, mais dans les voies séminales, dans l'épididyme on les

Dispositions des cils.

voit atteindre jusqu'à 25 et 30 μ), la cellule ayant elle-même une longueur de 45 μ. Les réactifs colorants teignent ces cils à peu près comme le protoplasma du corps cellulaire, mais avec un aspect brillant, particulier; ils sont en effet moins granuleux que le protoplasma, d'une substance plus homogène. Cependant ils sont composés de protoplasma; ils ne sont autre chose que des prolongements du protoplasma du corps cellulaire, à travers la membrane qui forme plateau.

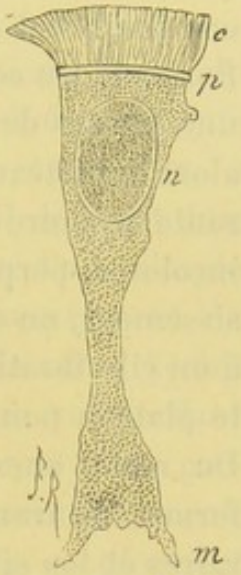


Fig. 31. — Cellule à cil vibratile de l'œsophage de la grenouille.

c. Cils vibratiles. — p. Plateau qui les porte. — n. Noyau. — m. Extrémité inférieure, irrégulière, du corps cellulaire (Ranvier).

Nature des cils.

En effet, il y a déjà longtemps, Rouget a montré que, par l'emploi des solutions acides faibles, on constate la continuité de ces cils avec le protoplasma; les cils deviennent alors granuleux, et en les suivant jusque dans le protoplasma, on peut voir que celui-ci, dans toute sa moitié située au-dessus du noyau, semble lui-même divisé en traînées granuleuses longitudinales et parallèles qui font suite à chacun des cils à travers le plateau. D'autre part, Ranvier avait constaté que, dans le coryza, on peut facilement, dans le liquide des fosses nasales, trouver les cellules vibratiles, altérées il est vrai, mais sur lesquelles les rapports sus-indiqués sont devenus évidents, car ces cellules n'ont plus de plateau et leurs cils naissent directement du protoplasma (fig. 33). Il y a même, dit-il, de ces cellules où les cils partent de presque toute la surface de la cellule, et où, au lieu de présenter sur toute leur longueur le même diamètre,

Fig. 32. — Cellule épithéliale à cils vibratiles de la trachée du cochon d'Inde.

c. Cils. — q. Plateau. — n. Noyau. — l. Extrémité pointue de la cellule à sa partie profonde (Ranvier).

Fig. 33. — Deux cellules à cils vibratiles des fosses nasales de l'homme, isolées dans le liquide du coryza. — Grossissement de 750 diamètres (Ranvier).

ils s'implantent sur le protoplasma par une base en forme de cône. Mais la démonstration la plus nette de ces rapports de continuité est donnée par la préparation suivante, indiquée par Ranvier. On colore les cellules vibratiles en les dissociant dans une goutte de solution aqueuse de bleu d'aniline, et on voit alors le plateau, par une élection spéciale de cette matière colorante, prendre une teinte bleue très accusée, mais avec des stries incolores, perpendiculaires à sa surface ; or, avec un fort grossissement, on constate que chacune de ces stries pâles fait suite à un cil vibratile, n'est autre chose qu'un cil vibratile traversant le plateau pour se continuer avec le protoplasma sous-jacent. Du reste, chez les êtres monocellulaires, on voit toutes les formes de transition entre les pseudopodes amiboïdes temporaires et les cils vibratiles permanents ; parfois un pseudopode persiste et s'agite pendant un certain temps, puis rentre dans le corps protoplasmique, ne laissant plus à la place qu'il a occupée qu'une légère proéminence, qui, plus tard, pourra de nouveau s'étirer en un long flagellum mobile.

Pseudopodes permanents.

Mouvements des cils vibratiles. — Les mouvements des cils vibratiles ne sont donc qu'un cas particulier de la propriété générale qu'a le protoplasma de se mouvoir ; mais nous devons dire dès maintenant que si, sur une cellule vibratile vivante, quelques cils viennent à être détachés et rendus libres, ils cessent aussitôt de se mouvoir ; leur mobilité est liée à leur continuité avec le protoplasma de la cellule.

Ces mouvements ont été déjà entrevus, chez les mollusques, dès la fin du XVII^e^ siècle, mais ils n'ont été étudiés avec soin qu'en 1835, par Purkinje et Valentin d'une part, et par W. Sharpey de l'autre. En disposant un lambeau d'épithélium vibratile dans une goutte d'eau salée (solution physiologique à 7 pour mille, qui conserve les éléments anatomiques vivants), on voit, au début de l'observation, que les mouvements de ces cils sont si rapides qu'il est difficile de les analyser ; sur un pli de l'épithélium, disposé de manière que les cils se montrent nettement au niveau de la saillie du pli examinée de profil, on n'a que la perception d'une vive agitation du liquide qui baigne le pli, et qui paraît entraîné par un courant dirigé tou-

Observation des mouvements vibratiles.

jours dans le même sens. Mais, quand on prolonge l'observation, la vie s'affaiblit dans les cellules, le mouvement se ralentit, et, sur les cellules agonisantes, on peut saisir le mouvement individuel de chaque cil. Ces observations sont très faciles sur des fragments des lames branchiales de la moule commune, ou de l'huître, lames munies d'un épithélium à longs et gros cils vibratiles. On voit alors qu'il ne s'agit pas, comme l'indiquerait la qualification de vibratile, d'une simple oscillation égale dans chaque sens, mais d'un mouvement en crochet, en coup de fouet, en coup de pioche ; le cil se fléchit et se courbe dans un sens, puis brusquement se relève dans le sens de sa convexité, imprimant alors un choc à toute particule qui, nageant dans le liquide, à son voisinage, reçoit ainsi une vive impulsion. Comme tous les cils coordonnent leurs mouvements dans le même sens, il en résulte une progression régulière, dans ce sens, des liquides et particules déposées à la surface ; c'est ainsi que, dans les bronches et la trachée, le mucus et les corpuscules qu'il contient, sont continuellement balayés des parties profondes (bronches) vers l'origine de la trachée (larynx) ; c'est ainsi que, dans l'œsophage de la grenouille, la progression se fait de la bouche vers l'estomac. En étudiant les épithéliums vibratiles, nous reviendrons sur ces phénomènes, sur la manière de les mettre en évidence. Pour le moment, nous nous bornons à une étude générale de la cellule vibratile, dont la connaissance nous est nécessaire pour comprendre la nature du spermatozoïde, qui sera l'un des premiers éléments anatomiques que nous examinerons en particulier.

Analyse des mouvements des cils.

Leur coordination.

A cet égard, il est surtout intéressant de voir ce qu'on observe sur un tout petit fragment d'épithélium vibratile détaché, rendu libre, flottant dans le liquide, et réduit à quelques cellules ou même à une seule. Dans ces conditions, ces cellules isolées vivent encore un certain temps ; leurs cils continuent à se mouvoir, et jouent alors, vis-à-vis de la cellule ou du petit bloc de cellules, le rôle que jouent des rames vis-à-vis d'une nacelle ; la cellule se meut ; mais, n'ayant de rames que d'un côté, elle se meut en tournant sur elle-même.

Modificateurs de ces mouvements.

Ces mouvements des cils vibratiles sont influencés par diverses conditions expérimentales : le manque d'oxygène les arrête, comme il arrête l'amiboïsme; les acides de même, tandis que les alcalis les excitent; une légère élévation de température les accélère, mais à 40 degrés il y a ralentissement, et à 45 degrés arrêt complet, par mort de la cellule; l'abaissement de température les ralentit. Nous verrons que toutes ces actions modificatrices agissent dans le même sens et sur les spermatozoïdes et sur les fibres musculaires. Enfin, dernière particularité à signaler, après la mort totale de l'individu, la vie partielle subsiste encore un certain temps dans ces éléments; on a retrouvé des cellules vibratiles encore douées de mouvement, chez un supplicié, plus de vingt-quatre heures après la mort; chez la grenouille et la tortue, animaux à sang froid, chez lesquels les éléments anatomiques conservent longtemps leurs vies individuelles alors qu'a cessé la coordination de ces vies individuelles en ce qui constitue la vie totale du sujet, ces mouvements persistent plusieurs jours après la mort de celui-ci. C'est dire qu'on peut prolonger longtemps l'observation des cellules vibratiles d'un lambeau d'œsophage de la grenouille préparé, sous le microscope, dans un liquide propre à la vie des cellules animales, tel qu'une solution de sel marin avec un peu d'albumine. Ces faits nous montrent que les éléments anatomiques sont doués d'une certaine indépendance, et que leur vie et leur mort ne sont pas nécessairement liées à la mort et à la vie de l'ensemble de l'organisme dont ils font partie.

Persistance de ces mouvements.

4° RAPPORTS FONCTIONNELS DU PROTOPLASMA ET DU NOYAU

Les produits élaborés par la cellule se déposent, avons-nous dit, soit à la périphérie du corps cellulaire, soit dans les mailles du protoplasma; mais jamais dans le noyau même. Nous avons donc pu dire que ces élaborations sont effectuées par le protoplasma et non par le noyau. Mais est-ce à dire que le noyau ne joue aucun rôle dans ces actes? Non, certainement, car l'observation montre qu'il semble les diriger, qu'il y préside

Le noyau préside aux actes du protoplasma.

pour ainsi dire, et que, en tout cas, le protoplasma devient incapable de les effectuer s'il est privé de son noyau.

Ainsi, dans les cellules végétales, lorsque le protoplasma travaille à épaissir une région particulière de la membrane cellulaire, en y apposant de nombreuses couches de cellulose, le noyau vient toujours se placer au niveau de ce point particulier, comme pour présider au travail de sécrétion; puis, quand cesse ce travail local, le noyau retourne dans le centre du corps cellulaire, ou vers un point indifférent quelconque. Ce fait s'observe avec plus de netteté encore dans certains poils unicellulaires des plantes, poils qui, formés d'une seule cellule allongée, subissent à certains moments un rapide accroissement à leur extrémité libre; or, pendant cet accroissement, le noyau vient toujours siéger au niveau même de cette extrémité; puis, quand l'accroissement cesse, il revient se placer dans la partie médiane de la cellule. Dans ces déplacements, le noyau se meut-il par lui-même ou est-il entraîné par le protoplasma; cette dernière interprétation paraît plus vraisemblable; mais, sans insister sur cette question, ces faits mettent bien en évidence l'association nécessaire du protoplasma et du noyau dans les actes de travail cellulaire.

Déplacements du noyau.

Expériences de mérotomie. — Outre des faits d'observation, on a pu faire de véritables expériences sur les organismes mocellulaires (amibes, infusoires, etc.), en les sectionnant de manière à les diviser en deux fragments, dont l'un contient le noyau, tandis que l'autre n'est qu'un morceau du protoplasma, sans noyau (expériences de *mérotomie* : B. Hofer, Verworn, Balbiani, Le Dantec)[1]. Quand on divise ainsi une amibe, le fragment qui contient le noyau continue à vivre, à se mouvoir, à se nourrir, et par suite répare sa perte de substance; mais le fragment dépourvu de noyau, après avoir présenté quelque temps des déformations amiboïdes, cesse bientôt de se mouvoir; puis, après un temps plus ou moins long, les diverses parties de son réseau protoplasmique se séparent les

1. Balbiani, *Recherches expérimentales sur la mérotomie des infusoires ciliés*, (Recueil zoologique suisse, t. V, 1888). — Le Dantec, *La matière vivante*. Paris, 1895 (Encyclopédie des Aide-mémoire).

Sans noyau le protoplasma perd ses propriétés.

unes des autres, se dissocient, et périssent en se dissolvant dans le milieu ambiant. Un pareil fragment, alors que, aussitôt après la mérotomie, il présente encore quelques mouvements, est incapable d'englober, de digérer et d'assimiler les particules alimentaires qui flottent dans son voisinage, et si parfois l'englobement se produit, et la digestion commence, elle s'arrête bientôt, comme si ce protoplasma non nucléé avait utilisé un reste de suc digestif produit précédemment, en présence du noyau, suc qu'il ne peut renouveler en l'absence de celui-ci. D'autre part, chez les rhizopodes qui se sécrètent une coquille calcaire (équivalente d'une membrane cellulaire), après mérotomie, les fragments contenant les noyaux sont seuls capables de régénérer cette coquille à la surface de la plaie; de même les botanistes ont pu constater que, pour les cellules végétales, les fragments pourvus d'un noyau sont seuls capables de produire la membrane de cellulose nécessaire à la fermeture de l'ouverture produite par la mérotomie.

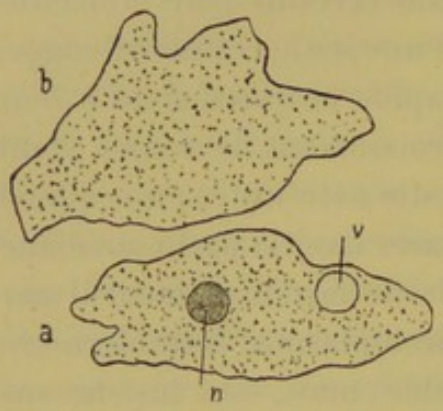


Fig. 34. — Une amibe immédiatement après la section en deux parties, dont l'une (*a*) renferme le noyau, tandis que l'autre (*b*) est dépourvue de noyau; cette dernière est destinée à périr plus ou moins rapidement (Metchnikoff).

Nous avons vu que, dans le noyau, la partie essentielle paraît être la *chromatine* ou *nucléine*. Or, chez nombre d'infusoires, cette chromatine est répartie dans le noyau en gros grains distincts, et les expériences de mérotomie montrent

Importance de la chromatine.

l'importance de cette chromatine, l'importance de la présence d'un de ses grains, pour la vie et les fonctions du protoplasma. Balbiani est arrivé à diviser un de ces infusoires (Stentor) en trois fragments, de manière à subdiviser le noyau lui-même, et à avoir ainsi un fragment antérieur contenant quatre grains de chromatine, un moyen ne renfermant qu'un seul grain, et un postérieur avec trois grains (fig. 35). Or ces trois fragments ont continué à vivre, à assimiler, et au bout de vingt-quatre heures chacun d'eux avait régénéré un Stentor complet; seule-

ment le fragment à un seul grain de chromatine avait reproduit un individu beaucoup plus petit que les autres (fig. 5, m^1 à m^4).

Ces expériences, faisant suite à l'étude de la caryocinèse et du travail cellulaire, sont si significatives, qu'elles se passent de tout commentaire. Nous ne pouvons résister au désir de citer encore les suivantes, d'une portée si générale. Les cas que nous venons de citer montrent que lorsqu'un infusoire, un être monocellulaire, une cellule est coupée en morceaux, ceux-là seuls des fragments qui contiennent le noyau ou une

Expériences de mérotomie.

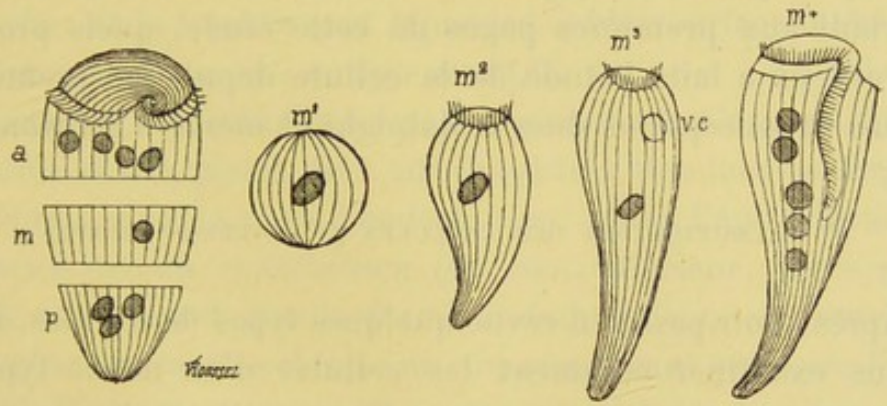


Fig. 35. — Mérotomie expérimentale du *Stentor* (infusoire cilié), d'après Balbiani.

a. Tronçon antérieur ; *m*. Tronçon moyen. — *p*. Tronçon postérieur. — m^1, m^2, m^3, m^4, stades de régénérescence du tronçon moyen (figure empruntée à Metchnikoff : *Pathol. comp. de l'inflamm.*)

partie du noyau se régénèrent en individu, en cellule complète. Or, Balbiani a vu que, à la suite d'une section incomplète d'un organisme monocellulaire (infusoire), l'animalcule reprend très rapidement son aspect normal si le noyau n'a pas été touché; mais si le noyau a été divisé en deux, alors que la cellule elle-même n'était pas complètement séparée en deux fragments, on voit les deux moitiés de la cellule, encore adhérentes par un point, et possédant chacune une moitié du noyau, s'organiser chacune en une cellule (un infusoire) complète, mais adhérente à sa congénère; en un mot, il se forme un véritable monstre double. Mais ce n'est pas tout; ayant continué à observer ce monstre, Balbiani a vu, comme prélude de la reproduction par division spontanée, les deux noyaux se reconstituer en un seul, et dès lors la dualité de la cellule disparaître

graduellement pour faire place à une organisation parfaitement simple. Ainsi le noyau est bien le siège des propriétés plastiques de ces êtres unicellulaires, et la concentration des propriétés conservatrices de la forme dans un foyer unique a suffi pour réparer le trouble organique causé par leur séparation momentanée en deux centres distincts.

Noyau siège des propriétés plastiques.

Nous pouvons donc dire que, dans la cellule, noyau et protoplasma sont des parties également indispensables pour toutes les manifestations de la vie; et nous comprenons maintenant qu'il ne peut y avoir de cellule sans noyau, ni de noyau sans corps protoplasmiques (p. 50). Nous voyons aussi, en nous reportant aux premières pages de cette étude, quels progrès merveilleux a faits l'étude de la cellule depuis les premières notions et conceptions dues à Malpighi et même à Schwann.

5° CLASSIFICATION DES CELLULES ET DE LEURS DÉRIVÉS

Après avoir passé en revue quelques types de cellules, nous devons examiner comment les cellules d'un même type se groupent pour constituer un tissu. Une pareille étude portait, au temps de Schwann, le nom de *théorie cellulaire* de la constitution des êtres vivants, car elle comportait encore bien des points mal élucidés, établis seulement sur de simples vues théoriques; aujourd'hui la *constitution cellulaire* des tissus est parfaitement établie. On peut à cet égard, selon une classification qui ne diffère que par plus de simplicité de celle proposée par Schwann, diviser les tissus en trois grandes classes : *tissus formés uniquement par des cellules juxtaposées* (épithélium); *tissus formés de cellules partiellement ou totalement transformées en fibres; tissus formés de cellules séparées par une abondante substance intercellulaire élaborée par ces cellules.*

Théorie cellulaire.

I. Tissus formés uniquement de cellules juxtaposées. — Ce sont les *épithéliums* et leurs dérivés. On nomme épithélium toute membrane formée par la juxtaposition directe de cellules, et servant en général de revêtement aux surfaces extérieures ou intérieures du corps.

Si ce revêtement est d'une seule couche de cellules, on a

un *épithélium simple;* s'il est de plusieurs couches superposées, on a un *épithélium stratifié;* d'autre part, les épithéliums, selon la forme des cellules composantes, sont dits *pavimenteux*, si les cellules sont plates, ou même seulement plus larges ou aussi larges que hautes; ils sont dits *cylindriques* si les cellules sont très sensiblement plus hautes que larges, de manière à affecter une forme cylindrique ou plus généralement cylindro-conique (fig. 22, p. 69). Ainsi les surfaces séreuses sont revêtues d'un *épithélium pavimenteux simple;* la surface intestinale d'un épithélium cylindrique simple; par contre, l'épiderme forme à la peau un *épithélium pavimenteux stratifié*, tandis que les bronches et la trachée sont tapissées, à leur surface intérieure, par un *épithélium cylindrique stratifié.* Les épithéliums; types divers.

Lorsque les épithéliums pavimenteux simples sont formés de cellules très plates, très minces et très étendues en largeur, on leur donne le nom d'*endothélium;* ainsi l'épithélium des séreuses est un *endothélium* (de ἔνδος, intérieur, parce qu'on avait cru d'abord que la forme endothéliale ne se rencontre que pour les cavités closes, ne communiquant pas avec l'extérieur). D'une espèce animale à une autre, tel épithélium peut présenter ou ne pas présenter de cils vibratiles (voy. p. 81); l'épithélium vibratile n'est donc pas une classe particulière, mais simplement une adaptation spéciale d'un épithélium quelconque à une fonction spéciale (voir pour l'étude des épithéliums, la III^e^ partie, chapitre X à XII). Endothélium.

Les *dérivés épithéliaux* conservent la constitution par simple juxtaposition de cellules; ce sont des *végétations* des épithéliums, dont les unes se font dans la profondeur (glandes), tandis que les autres font saillie à la surface. — Les végétations profondes ou glandes sont configurées les unes en tubes (glandes de Liberkhum de l'épithélium intestinal, glandes sudoripares émanées de l'épiderme), ou en culs-de-sac arrondis, simples ou attachés à un pédicule commun (glandes en grappe : salivaires, pancréatique, etc.) Mais il est de plus des glandes dont le tissu épithélial est pénétré, morcelé, remanié par la pénétration d'autres tissus (vaisseaux, tissu conjonctif) et qui perdent plus ou moins toute connexion avec l'épithélium qui Formations épithéliales (glandes, poils, etc.).

leur a donné naissance : telles sont les *glandes closes* ou *glandes vasculaires sanguines*. — Les végétations superficielles des épithéliums appartiennent surtout à l'épithélium de la peau (épiderme) et sont représentées par les poils, les ongles, et, jusqu'à un certain point, par l'émail des dents.

Les épithéliums ont principalement le rôle de revêtements protecteurs; les glandes ont pour rôle d'élaborer, par leurs cellules, des principes particuliers (produits de sécrétion) qui sont versés sur les surfaces épithéliales correspondantes où ils remplissent des actions très diverses. Les glandes qui n'ont pas de conduit excréteur (glandes closes) laissent échapper leurs produits dans le sang (d'où le nom de glandes vasculaires sanguines).

II. Tissus formés de cellules transformées en fibres. — Nous avons dit que la cellule était transformée en fibre, tantôt dans sa totalité, tantôt en partie seulement.

Comme fibres représentant la *totalité d'une cellule*, nous avons : — Les *fibres du cristallin*, qui ne sont que des cellules épidermiques très allongées, avec chacune un seul noyau. — Les *fibres musculaires lisses* ou *fibres cellules* (fig. 26, p. 71), dont la forme est celle d'une cellule allongée, avec un seul noyau, dont nous avons précédemment (p. 46) signalé la configuration en bâtonnet comme tout à fait caractéristique; le protoplasma de ces cellules a élaboré des fibrilles qui sont rangées parallèlement côte à côte, dans le sens de la longueur de la fibre, et dans lesquelles s'est développée à un haut degré la propriété motrice, contractile du protoplasma; ces fibres n'ont pas d'enveloppe; ce sont des cellules nues. Ces fibres musculaires lisses forment les couches musculaires du tube digestif, de la vessie, de l'utérus, etc. — Les *fibres musculaires striées* (dites à striation transversale). Ici, la transformation est plus complète. La cellule qui a donné naissance à cette fibre a puissamment grandi en s'allongeant, et son noyau a subi une multiplication, de sorte que cette fibre musculaire est une cellule à noyaux multiples; de plus, les fibrilles contractiles formées par le protoplasma jouissent, à un degré plus haut encore que pour les précédentes, de la propriété de se contracter, ce qui est dû à ce que ces

Fibres musculaires.

fibrilles sont formées de particules placées bout à bout, se correspondant les unes aux autres dans le sens transversal d'une fibrille à sa voisine, ce qui donne à la fibre l'aspect transversalement strié. De plus, la cellule multinucléée qui forme la fibre musculaire striée s'élabore une enveloppe (myolemme, sarcolemme); ce n'est plus une cellule nue. Tels sont les éléments essentiels, caractéristiques, des muscles du squelette (le muscle biceps du bras par exemple).

Il est presque inutile de dire que les cellules différenciées en fibres musculaires deviennent les agents essentiels de tous les mouvements de l'organisme, soit les mouvements extérieurs (muscles striés, muscles de la vie de relation), soit les mouvements intérieurs (muscles lisses, viscéraux, muscle de la vie organique). (Voir, pour l'étude des éléments musculaires, la V^e^ partie.)

Comme cellules se transformant *partiellement* en fibres, nous avons les *cellules nerveuses;* en effet, leur corps protoplasmique donne naissance à de longs prolongements, qui, sous forme de fibre, parcourent des distances relativement énormes. Les corps cellulaires persistent et forment l'élément essentiel des centres nerveux (ganglions, substances grises de la moelle et de l'encéphale); les fibres émanées de ces cellules se groupent en faisceaux pour constituer les *nerfs* ou *cordons nerveux* (nerfs proprement dits, et substance blanche ou commissures des centres nerveux). Seulement, ces fibres nerveuses ne restent pas nues sur toute leur étendue; sur la plus grande partie de leur trajet elles sont entourées chacune d'une enveloppe complexe, qui n'a pas été sécrétée par leur protoplasma, mais qui est formée par des cellules complètes, sans parenté avec les cellules nerveuses; ces cellules se disposent tout le long du prolongement émané de la cellule nerveuse, et élaborent autour de lui des gaines compliquées : la fibre nerveuse complexe qui en résulte est donc formée en son centre par un filament émanant de la cellule nerveuse (fibre nerveuse proprement dite, cylindre-axe), et par des enveloppes surajoutées dites gaine de myéline, gaine de Schwann, etc. Là où la fibre nerveuse proprement dite n'est pas enveloppée par ces gaines adventices, elle est dite *cylindre-axe nu*.

Cellules et fibres nerveuses.

Les éléments nerveux concentrent en eux les fonctions de sensibilité; ils recueillent les impressions qui arrivent à la périphérie, sur les surfaces, et les transmettent aux organes ou tissus profonds. C'est pourquoi toute cellule nerveuse a deux ordres de prolongements : l'un conduit les impressions de la périphérie vers la cellule (*prolongement cellulipète*); l'autre les conduit de la cellule vers l'élément dont l'entrée en action doit être provoquée (*prolongement cellulifuge*), par exemple vers un muscle qui doit se contracter, ou vers une glande qui doit sécréter. Seulement les cellules nerveuses se disposent, pour opérer ces transmissions, en chaînes d'éléments multiples, de sorte que le prolongement cellulifuge de l'une transmet l'excitation au prolongement cellulipète d'une autre, et ce n'est qu'après une série de relais de ce genre que l'excitation, recueillie par un premier prolongement cellulipète sur une surface sensible, arrive définitivement, par un dernier prolongement cellulifuge, sur la fibre musculaire dont elle provoque la contraction, ou sur la cellule glandulaire dont elle provoque la sécrétion. (Voir, pour l'étude des éléments nerveux, la VII[e] partie.)

Prolongements divers de la cellule nerveuse.

Tissus formés de cellules séparées par une abondante substance intercellulaire. — Cette troisième et dernière classe comprend les tissus les plus nombreux, les plus variés et les plus importants par leurs masses. On peut y établir deux subdivisions : ceux où la substance intercellulaire est liquide, ceux où elle est solide.

1° Comme tissus à *substance intercellulaire liquide*, nous avons le *sang* et la *lymphe*. Nous avons déjà montré (p. 11) qu'il n'y avait rien de paradoxal à considérer le sang comme un tissu, et que déjà Schwann l'avait compris dans sa classification des tissus. D'ailleurs les auteurs qui, comme Robin, ont combattu cette manière de voir, faisaient du sang et de la lymphe des *humeurs constituantes*, et dire humeur constituante c'est dire tissu. — La *lymphe* est composée d'un liquide alcalin dans lequel sont suspendues les cellules auxquelles nous avons, à diverses reprises, fait allusion, à propos de l'amœboïsme (p. 41) et de la phagocytose, en les désignant sous le nom de *globules blancs*, globules lymphatiques, leucocytes, phagocytes. — Le

Sang et lymphe.

sang est formé d'un liquide alcalin, spontanément coagulable, qui tient en suspension deux espèces différentes de cellules : 1° Des *globules blancs* identiques à ceux de la lymphe; 2° Des *globules rouges*, ou *hématies* ou *globules sanguins;* ces globules rouges sont très divers selon les animaux : chez le fœtus des mammifères et chez les animaux ovipares (poissons, batraciens) ce sont des cellules complètes, avec un noyau; chez les vivipares, ce sont des cellules incomplètes, sans noyau. Leur nombre est immense; on en compte chez l'homme cinq millions par millimètre cube de sang (et le corps humain contient en moyenne cinq litres de sang).

Les cellules lymphatiques président à divers actes intimes de la nutrition et des échanges entre les tissus. La lymphe infiltre presque tous les tissus de l'organisme, en se répandant dans les interstices de leurs éléments; c'est en elle que les diverses cellules puisent les matériaux de leur nutrition et rejettent leurs produits excrémentitiels; elle constitue le véritable *milieu intérieur* dans lequel vivent les éléments anatomiques des organismes supérieurs. Le sang est aussi un milieu intérieur, au point de vue de la nutrition, et surtout au point de vue de la respiration. En effet les globules rouges du sang ont assumé comme fonction essentielle celle de la respiration, c'est-à-dire que, entraînés par la circulation, ce sont eux qui sont chargés d'aller (voir p. 15) au niveau de la surface respiratoire (poumon ou branchie) prendre l'oxygène de l'air, qu'ils portent ensuite, dans les profondeurs de l'organisme, à tous les autres éléments des divers tissus. A cet effet, le protoplasma des globules rouges a élaboré une substance particulière, l'*hémoglobine*, qui a pour propriété de se combiner à l'oxygène, de le fixer, et de permettre au globule rouge d'en devenir le véhicule. (Voir, pour l'étude du sang et de la lymphe, la VI[e] partie.)

Milieux intérieurs (sang et lymphe).

2° Les tissus à *substance intercellulaire solide* sont divers et nombreux, et il faut distinguer à cet égard, d'une part ceux où cette substance est amorphe (*cartilage hyalin*, *tissu osseux*), et ceux où elle est figurée, sous forme de fibres (*tissu conjonctif*).

Le *cartilage hyalin* est formé de cellules qui ont sécrété

autour d'elles une épaisse membrane d'enveloppe (capsule de cartilage) et une substance hyaline interposée entre les capsules des cellules voisines. Au début des études histologiques, on avait renversé les termes, et on croyait que la substance fondamentale du cartilage apparaissait la première, puis se creusait de cavités dans lesquelles des corps cellulaires se formaient par genèse (p. 53). Il est prouvé aujourd'hui que, pour le tissu cartilagineux comme pour tous les autres, ce sont les cellules qui sont l'élément premier; et que toute substance intercellulaire est un produit de leurs élaborations exoplasmiques (p. 72). Le cartilage hyalin est un tissu qui joue des rôles mécaniques de soutien (cartilages costaux, cartilages du nez, de la trachée pulmonaire, etc.).

Cartilages.

Le *tissu osseux* est formé de cellules (ostéoblastes) qui sécrètent autour d'elles une substance intercellulaire analogue à celle du cartilage, mais qui est combinée à des sels calcaires. La cellule osseuse est donc emprisonnée dans des cavités creusées dans une substance très dure. Pour entrer en échange avec le sang et la lymphe, ces cellules sont munies de fins prolongements protoplasmiques, logés semblablement dans de fins canalicules de la substance fondamentale : grâce à ces prolongements ces cellules communiquent les unes avec les autres, et quelques-unes d'entre elles, émettant leurs prolongements jusqu'au voisinage des vaisseaux sanguins, la nutrition du tissu est possible par une sorte de circulation des matériaux qu'une cellule emprunte au sang et qu'elle transmet aux cellules plus éloignées des vaisseaux. Aussi les cellules osseuses sont-elles disposées, dans la substance de l'os, en séries concentriques au canal (canal de Havers) qui contient les vaisseaux sanguins. Est-il besoin de dire que, comme le cartilage, et mieux encore que le cartilage, le tissu osseux remplit des fonctions de soutien; il forme les os du squelette.

Tissu osseux.

Le *tissu conjonctif* est formé de cellules nues, sans enveloppe, semées dans une substance intercellulaire qui se décompose en divers ordres de fibres (faisceaux de fibrilles conjonctives et fibres élastiques). Mais la constitution fibreuse de cette substance ne marque cependant pas une différence profonde

Tissu conjonctif.

entre le tissu conjonctif et les tissus précédents, car primitivement, à l'état embryonnaire, ce tissu est tout d'abord formé uniquement de cellules, puis de cellules avec substance fondamentale hyaline; c'est cette dernière qui, ultérieurement, et sous l'influence directrice des cellules, se transforme en fibres et fibrilles, lesquelles peuvent aussi être élaborées directement par les cellules. Le tissu conjonctif forme aussi des organes de soutien; tantôt il remplit les interstices des divers organes, et des diverses parties d'un même organe; tantôt il se condense en membranes (aponévroses) ou en cordons (tendons) pour la transmission de l'action des muscles aux leviers du squelette.

Les tissus cartilagineux, osseux et conjonctifs ont donc des fonctions très analogues; aussi se remplacent-ils fréquemment l'un l'autre, dans l'échelle animale, ou aux différents âges d'un même animal. Le squelette des vertébrés est d'abord cartilagineux, puis devient osseux, l'os se substituant au cartilage; certains vertébrés inférieurs n'ont qu'un squelette de tissu conjonctif; certains os des vertébrés supérieurs (os de la voûte du crâne) sont à l'état de membranes de tissu conjonctif avant de devenir os véritables. Ces trois tissus ont également les plus grandes analogies au point de vue de la constitution histologique; ainsi, dans la substance fondamentale hyaline du cartilage peuvent se produire des fibres (fibres élastiques); on a alors un cartilage qui, en raison de la constitution de sa substance fondamentale, est dit *cartilage élastique* ou *réticulé*. D'autre part, dans le tissu conjonctif proprement dit, les cellules peuvent se sécréter une capsule, prendre tous les caractères des cellules cartilagineuses; on a alors le *fibro-cartilage*. En raison de ces fonctions semblables, de ces substitutions et de ces transformations, on a réuni ces trois tissus pour en faire une vaste famille, dite *tissus de substance conjonctive*.

Équivalence des tissus conjonctit, cartilagineux, osseux.

Telle est, dans une vue rapide d'ensemble, la classification de tous les tissus du corps, en laissant de côté, dans cette énumération, quelques espèces qui ne sont que des variétés légères de celles sus-indiquées. On voit que la *théorie cellulaire* est parfaitement confirmée par tous ces détails. L'organisme est une association de cellules et d'éléments tous dérivés de cellules.

Tissus combinés. — En songeant à tout ce qui compose l'anatomie d'un vertébré, on sera frappé de ne pas voir, dans l'énumération précédente, figurer les *vaisseaux sanguins et lymphatiques*, le système vasculaire en un mot. C'est que les vaisseaux ne sont pas un tissu; ils résultent de la combinaison, de l'association de divers tissus. Ainsi, dans une artère, il y a trois tuniques, une interne qui est de tissu épithélial (endothélium vasculaire); une moyenne, qui est de tissu conjonctif (surtout des éléments élastiques) et de tissu musculaire (fibres lisses ou fibres cellules); et enfin une externe qui est de tissu conjonctif. L'artère n'a donc pas un élément à elle qui puisse être dit *élément artériel*, et qui caractérise le *tissu artériel;* l'artère n'est qu'une association de quelques-uns des tissus précédemment passés en revue.

Les parois vasculaires comprennent plusieurs tissus divers.

Bichat, qui n'avait pas la notion exacte, microscopique, de l'élément anatomique, parlait vaguement de fibre artérielle, de fibre veineuse; par suite il parlait aussi de tissu artériel, de tissu veineux. Nous ne saurions plus le faire aujourd'hui. Nous disons encore *système artériel*, *système vasculaire*, parce que par système on entend un ensemble de *parties semblables*, semblablement constituées, et que les vaisseaux ont en effet des caractères communs, une constitution analogue, qui les fait reconnaître et permet de les grouper en un système. Mais du moment que la notion de l'élément anatomique devient la caractéristique d'un tissu, il se trouve que les expressions de système et de tissu que Bichat employait indifféremment l'une pour l'autre, ne sont plus synonymes aujourd'hui, et que si par exemple l'ensemble de tout tissu peut recevoir le nom de système (système cartilagineux, système osseux, système musculaire), l'inverse n'est pas exact, c'est-à-dire que tout système ne répond pas à un tissu particulier et de même nom, témoin le système artériel. Cet exemple complète ce que nous avons dit dans l'introduction (p. 3), relativement aux tissus et aux systèmes; nous ne pouvions alors bien indiquer jusqu'à quel point se correspondent ces deux termes, car, pour le faire comprendre il nous fallait un exemple, et nous ne pouvions donner cet exemple aussi facilement que nous

venons de le faire après une revue rapide de tous les tissus.

Cependant, car rien n'est absolu en histologie pas plus que dans les autres branches des sciences biologiques, si l'on tenait absolument à avoir un *tissu vasculaire*, on ne pourrait considérer comme tel que la tunique interne, endothéliale du vaisseau. Celle-ci existe dans toute l'étendue des conduits circulatoires, dans le cœur lui-même; elle constitue à elle seule les capillaires. Elle correspond, en partie du moins, à ce que Bichat avait si heureusement nommé la *membrane commune* du système vasculaire, et qui, disait-il, tapisse et les artères et le cœur et les veines pulmonaires; il est vrai qu'il décrivait à part, et comme choses distinctes, une membrane commune du système à sang noir et une membrane commune du système à sang rouge. On a reconnu aujourd'hui que cette membrane commune se réduit à une couche de cellules plates, très minces, endothéliales, et qu'elle est à peu de choses près la même dans tous les canaux où circule soit le sang, soit la lymphe; bien plus, elle constitue à elle seule les capillaires sanguins ou lymphatiques. D'après ces données actuelles, on pourrait dire que tout vaisseau est formé essentiellement par une membrane endothéliale, dont les cellules sont l'élément anatomique du *tissu vasculaire;* ce tissu vasculaire est à l'état pur dans les capillaires; dans les autres vaisseaux, divers tissus viennent s'associer à celui-ci en le doublant, le renforçant extérieurement. Les artères, les veines, le cœur, ne sont donc que des capillaires dilatés et dont la paroi est soutenue par des enveloppes surajoutées, empruntées soit au tissu conjonctif, soit au tissu musculaire. Nous verrons, en effet, que cette manière de voir est confirmée par l'étude du développement des vaisseaux qui tous, à leur début, l'aorte elle-même, sont de simples capillaires, aussi bien par leur volume que par leur constitution, qui se réduit à une membrane de cellules plates et soudées par leurs bords.

Question du système vasculaire.

Colonie cellulaire; solidarité et indépendance des cellules. — De la revue rapide que nous venons de faire, l'idée la plus générale qui doit se dégager, c'est que l'*organisme est une association de cellules :* chaque espèce de cellule,

en devenant l'élément caractéristique d'un tissu, s'est différenciée de façon à prendre un rôle spécial dans cette association; il y a eu entre les cellules *division du travail;* mais chacune d'elles fonctionne dans un but commun à toutes, la vie de l'ensemble de l'association. A cet égard, il sera intéressant de comparer ce qui se passe dans un être monocellulaire et dans un organisme pluricellulaire, d'un rang élevé, tel qu'un vertébré. Ce sera la théorie cellulaire étendue de l'anatomie générale à la physiologie générale.

Division du travail entre les cellules.

Dans une amibe toutes les fonctions sont remplies par n'importe quelle partie du protoplasma : quand l'amibe se meut, tout le corps protoplasmique peut prendre part et prend en effet part au *mouvement*. Au contraire, dans l'association cellulaire d'un être supérieur, la contractilité a cessé de faire partie des propriétés d'un grand nombre de cellules, tandis qu'elle s'est localisée et développée au plus haut degré dans d'autres; ce sont les cellules musculaires striées et lisses qui effectuent le travail moteur pour tout le reste de l'association, qui opèrent les déplacements de l'organisme (nous laissons de côté des mouvements de l'intimité des tissus, tels que les mouvements des globules blancs ou lymphatiques).

Cellules de mouvement.

De même pour la *digestion :* toutes les cellules d'un organisme pluricellulaire ne sont pas aptes, comme l'amibe, à produire un liquide acide et des ferments qui dissolvent les substances alimentaires pour les rendre assimilables; c'est seulement dans les éléments des glandes annexées au tube digestif que se sécrètent ces liquides, qui sont versés dans ce tube, et la digestion se localise dans le vaste récipient intestinal, pour que ses produits soient ensuite distribués par la circulation à toutes les cellules de l'organisme.

Cellules digestives.

Nous avons déjà à plusieurs reprises parlé de la spécialisation des globules du sang, qui vont, pour le compte des autres éléments, puiser l'oxygène au contact de l'air extérieur.

Plus intéressante à signaler est la spécialisation de la *sensibilité* dans les cellules nerveuses, qui, retirées dans la profondeur de l'organisme, se mettent en rapport avec sa surface, c'est-à-dire avec les agents extérieurs, par de longs prolon-

Cellules de sensibilité.

gements (nerfs sensitifs), et qui, par d'autres prolongements (nerfs moteurs) vont transmettre les excitations soit aux muscles, soit aux glandes.

Même les éléments formateurs du *squelette* représentent une division particulière du travail. Un grand nombre de protozoaires se sécrètent une carapace, un squelette extérieur de carbonate de chaux ou de silice. Dans les organismes pluricellulaires un semblable appareil de soutien, développé autour de chaque cellule, ne saurait exister sans compromettre les rapports d'échanges entre ces cellules; la division du travail localise la production des formations calcaires dans des cellules spéciales; chez les invertébrés, ce sont les cellules superficielles qui se chargent de ce travail, et produisent une carapace, un squelette extérieur qui protège l'ensemble de l'organisme; chez les vertébrés, ce sont des cellules profondes (ostéoblastes) qui s'associent en grand nombre pour veiller à la production, à l'entretien, et au remaniement incessant d'un squelette intérieur capable de soutenir l'ensemble de l'organisme. Cellules de soutien (squelettiques).

Enfin on peut dire qu'un être unicellulaire vit, à tous égards, au jour le jour, n'ayant jamais de nutriment que celui qu'il rencontre à un instant donné, d'excitation que celle du moment. Au contraire, dans l'association cellulaire, il se fait des *provisions*, des *emmagasinements* de substances (cellules adipeuses, glycogène hépatique), qui seront utilisées selon les besoins, et selon l'insuffisance des apports extérieurs, et des emmagasinements d'excitations (cellules nerveuses, mémoire), qui pourront ne donner naissance aux réactions musculaires et autres que longtemps après le moment où ces excitations ont eu leur origine dans l'action des agents extérieurs, de sorte que ces réactions pourront paraître sans rapports avec ces agents et être dites spontanées (volontaires). Cellules de réserve.

Les cellules qui, par leur agrégation, constituent un organisme, sont donc étroitement solidaires les unes des autres; chacune vit et fonctionne pour les autres, c'est-à-dire pour l'ensemble de l'économie. Mais cette étroite solidarité n'empêche pas une certaine indépendance. Certaines cellules ou groupes de cellules peuvent être séparées de l'organisme dont elles font Solidarité et indépendance relative des cellules.

partie, et être rattachées à un autre organisme; c'est ce qui se passe dans la *greffe*, et si ces phénomènes sont connus depuis longtemps chez les végétaux, les expériences de Paul Bert ont montré qu'ils sont tout aussi faciles à produire et intéressants à étudier chez les animaux; la *transfusion du sang* rentre dans cet ordre de faits, car cette opération a essentiellement pour but d'introduire, chez un sujet qui en a été appauvri, des globules rouges du sang empruntés à un autre sujet qui en est richement pourvu; ces globules, quoique transplantés, continueront à remplir, au profit d'un autre individu, les mêmes fonctions qu'ils accomplissaient chez celui auquel ils appartenaient d'abord. D'autres fois un groupe de cellules ou une seule cellule se sépare d'un organisme pour demeurer un temps indépendante et isolée, puis reproduire bientôt, par sa multiplication, un organisme semblable à celui dont elle provient. Ce dernier cas nous est représenté par la *cellule-œuf* (ovule), et c'est précisément à son étude que nous devons passer maintenant afin que, après avoir exposé la conception de l'organisme comme un agrégat, une association cellulaire, nous puissions justifier cette conception en assistant à la formation d'un semblable agrégat.

DEUXIÈME PARTIE

LES CELLULES SEXUELLES, LA FÉCONDATION ET LE BLASTODERME

Tout organisme est formé de cellules ou d'éléments anatomiques provenant de cellules ; bien plus, tout organisme a pour origine une cellule, qui se divise, se multiplie à l'infini, donnant ainsi naissance à des éléments qui se différencient et forment les tissus les plus divers. Il est donc naturel de commencer l'étude de ces éléments par cette cellule première, et de suivre la production et la différenciation de sa longue descendance.

La cellule souche d'un nouvel organisme se détache d'un organisme préexistant semblable à celui qu'elle doit reproduire. Dans quelques cas relativement rares (végétaux inférieurs), un seul sujet contribue à la produire ; mais le plus souvent deux sujets émettent chacun une cellule ; les deux éléments cellulaires ainsi produits se rejoignent, se conjuguent (se fusionnent) et il en résulte une cellule unique, mais d'origine double, laquelle est enfin, par sa segmentation, le point de départ du nouvel être. Telle est la reproduction sexuée, qui seule doit nous occuper. Des deux cellules qui doivent se conjuguer l'une est dite *cellule mâle* (spermatozoïde), l'autre *cellule femelle* (ovule) ; l'acte de fusion est dit *fécondation ;* et la cellule unique résultante est l'*ovule fécondé*. Mais pour saisir la signification de ces phénomènes et de cette nomenclature, le plus simple est de voir les formes successives que présente la fécondation dans une série d'êtres inférieurs, par exemple dans les algues.

Cellules reproductrices.

Ces végétaux sont formés par un filament que constituent des cellules placées bout à bout. Au moment de la reproduction il s'opère, entre deux de ces filaments disposés parallèlement côte à côte, le travail suivant : deux cellules en regard émettent l'une vers l'autre un prolongement de leur membrane cellulaire (fig. 36 en A) ; les deux protubérances creuses s'allongent, se rencontrent, se soudent par leurs extrémités ; la cloison placée au niveau de la soudure disparaît, et il en résulte que les deux cellules communiquent par une sorte de tube (fig. 36, B).

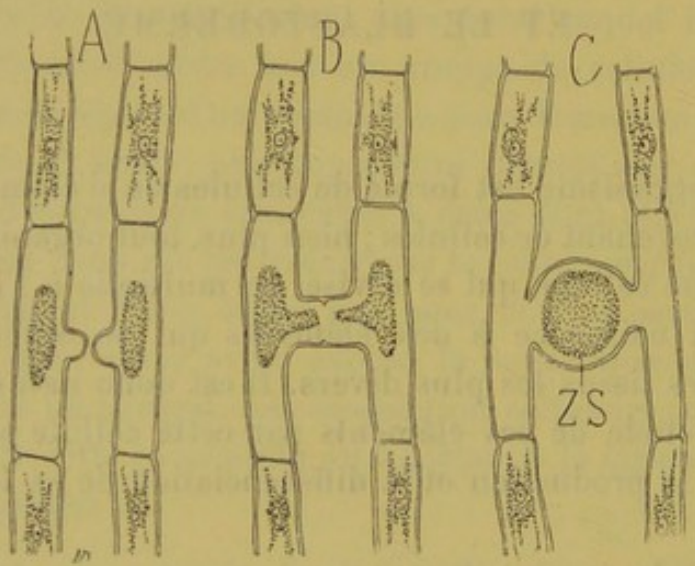


Fig. 36. — Conjugaison chez le *mesocarpus parvulus*.

A. Phase préparatoire.— B. Les deux corps cellulaires marchent à la rencontre l'un de l'autre. — C. Zygospore résultante placée dans le canal d'union des deux cellules primitives, (en ZS).

Pendant ce temps les corps protoplasmiques des deux cellules, grâce à des mouvements amiboïdes, se ramassent chacun à l'entrée de ce tube de communication, s'y engagent, viennent se rencontrer dans sa partie moyenne, et s'y fusionnent (fig. 36, C) en un corps protoplasmique unique, qu'on nomme *zygospore* (Z S), puisqu'on donne le nom de spore aux cellules reproductrices des végétaux inférieurs, et qu'ici cette cellule vient de se produire par fusion, *conjugaïson*, de deux cellules préexistantes. Le phénomène, dans la simplicité où nous venons de le décrire, se passe ainsi chez l'algue dite *mésocarpus :* chacune des cellules appelées à se fusionner a fait la moitié du chemin vers l'autre ; rien ne distingue l'une de ces

Conjugaison.

cellules de l'autre, et la zygospore résultante est située dans le milieu du tube de réunion (d'où le nom de *mésocarpus*). Il est donc impossible d'établir une différence entre ces deux cellules, impossible de considérer l'une comme élément mâle, l'autre comme élément femelle.

Mais chez d'autres algues, les *Spirogyres*, le phénomène est un peu différent (fig. 37) : après production du tube d'union, le protoplasma de l'une des deux cellules (F) reste en place, ne quitte pas sa cavité cellulaire; l'autre au contraire (M) s'intro-

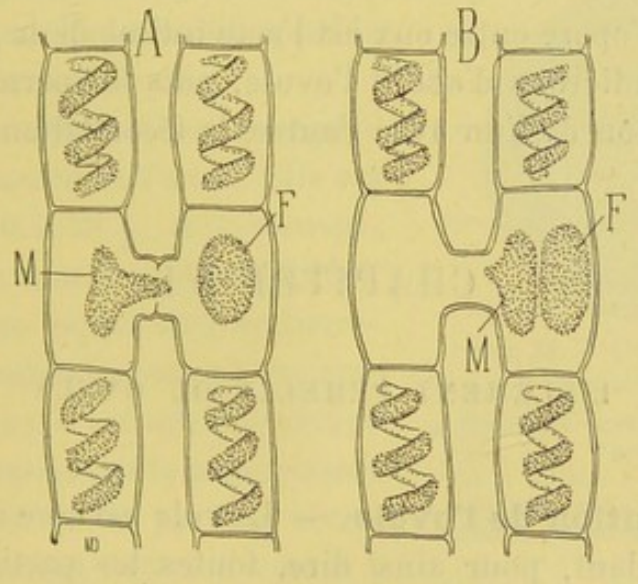


Fig. 37. — Conjugaison des spirogyres.

A. Le corps cellulaire mâle (M) se déplace seul et passe dans le tube d'union. — B. Les deux cellules sont près de se fusionner en une zygospore, l'élément mâle (M) ayant parcouru tout le chemin qui le séparait de l'élément femelle (F).

duit dans le canal de communication, le parcourt en entier, arrive à la cellule qui est restée en place et là se fusionne avec elle; cette fois la zygospore résulte de la conjugaison de deux cellules qu'on peut distinguer par leur mode particulier de se comporter; celle qui est demeurée en place, attendant l'autre, est dite *cellule femelle;* celle qui seule s'est déplacée est dite *cellule mâle*. La cellule mâle diffère de la femelle par la manière de se comporter; mais elle n'en diffère pas encore morphologiquement.

Cellule mâle et cellule femelle.

Chez d'autres algues, les *Œdogonium*, la différence morphologique apparaît : ici la cellule femelle devient volumineuse, sphérique, et un orifice se produit à sa membrane

cellulaire; la cellule mâle se couvre d'une couronne de cils vibratiles, perce sa membrane cellulaire et sort dans le liquide ambiant, car ici il ne se forme pas de canal de communication. Nageant dans le liquide, la cellule mâle vient à rencontrer l'orifice de la cellule femelle, s'y introduit, et se fusionne avec le corps protoplasmique de celle-ci. Les botanistes donnent à la cellule femelle le nom d'*oosphère*, celui d'*anthérozoïde* à la cellule mâle. Or les choses se passent, chez les animaux, exactement de même; seulement nous appelons *spermatozoïde* l'élément mâle, et *œuf* ou *ovule* l'élément femelle, et la conjugaison qui s'opère entre eux est l'acte intime de la *fécondation*.

Spermatozoïde et ovule.

Nous étudierons d'abord l'ovule, puis le spermatozoïde, et enfin la fusion de l'un avec l'autre, la fécondation.

CHAPITRE VI

L'ÉLÉMENT FEMELLE OU OVULE

Constitution de l'ovule. — L'ovule est une cellule complète, possédant, pour ainsi dire, toutes les parties que peut posséder une cellule, c'est-à-dire une enveloppe, un corps protoplasmique avec des produits élaborés par le protoplasma, et enfin un noyau avec un ou plusieurs nucléocles[1].

Ovule des mammifères. — L'ovule des mammifères, que nous prendrons d'abord pour type, est sphérique; son diamètre est de 200 μ (0^{mm},2) pour la femme, de 180 μ pour la lapine, de 120 μ pour le cochon d'Inde; on peut dire que l'ovule de la souris et celui de l'éléphant sont à peu près de même volume; en effet les dimensions de l'ovule sont en rapport non pas avec la taille de l'animal, mais bien avec les conditions dans lesquelles cet ovule aura ultérieurement à se développer; s'il se développe en dehors de l'organisme maternel, il doit se charger de provisions nutritives, et c'est la présence de celles-ci qui lui

Ovule et ses dimensions.

1. G. Balbiani, *Leçons sur la génération des vertébrés* (Ovule et spermatozoïde). Paris, 1879.

donne un volume plus ou moins considérable; or l'œuf des mammifères, que nous avons tout d'abord en vue, se développe en embryon sans quitter l'organisme maternel (animaux vivipares); il n'a donc à se charger que de très peu de provisions nutritives.

Vu l'importance primordiale de cette cellule, on a donné un nom spécial à chacune de ses parties : le corps protoplasmique, avec ses élaborations formant provision nutritive, s'appelle le *vitellus;* l'enveloppe s'appelle *membrane vitelline;* le noyau est dit *vésicule germinative,* et le ou les nucléoles sont appelés *taches germinatives.*

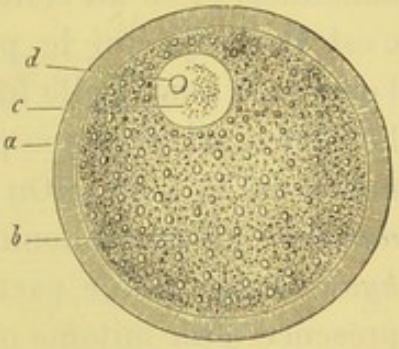


Fig. 38. — Ovule de lapine à maturité.

a. Membrane vitelline ou zone pellucide. — *b*. Vitellus (protoplasma de la cellule). — *c*. Vésicule germinative (noyau). — *d*. Tache germinative (nucléole).

Membrane vitelline (ou *zone pellucide*, ou *chorion de l'œuf*). Elle est épaisse de 10 à 20 μ, très transparente (d'où le nom de zone pellucide), et présente un aspect strié radiairement, perpendiculairement à sa surface (fig. 38, *a*). C'est une membrane produite en partie par le protoplasma de l'œuf, et en partie par une sécrétion que viennent extérieurement y adjoindre les cellules au milieu desquelles se développe l'œuf (cellules de la membrane granuleuse de l'ovisac; voir ci-après); mais il ne faudrait pas croire que c'est une membrane solide, résistante, impénétrable; elle est formée d'une substance protéique, molle, à travers laquelle on peut voir passer et s'introduire des micro-organismes; aussi peut-elle laisser pénétrer les spermatozoïdes. Cependant elle est chez quelques animaux (poissons osseux, par exemple) très résistante et réellement impénétrable; mais alors elle n'est pas complète, et présente en un point une ouverture infundibuliforme, le *micropyle*, dans lequel pourra s'engager le spermatozoïde pour pénétrer dans l'intérieur de l'œuf.

La membrane vitelline est pénétrable.

Micropyle.

Vitellus. — C'est une masse de protoplasma conforme à la constitution ordinaire du protoplasma, c'est-à-dire réticulé; mais les mailles de ce réseau renferment, en quantité plus ou

Protoplasma et lécithe.

moins grande, des produits d'élaboration de la cellule (fig. 38, *b*) ; on donne à ces produits le nom de *deutoplasma* ou *lécithe* de l'œuf. Chez les mammifères, ce deutoplasma est très peu abondant et se réduit à quelques granulations formées soit de graisse, soit de corps albumineux particuliers.

Vésicule germinative. — C'est le noyau de la cellule œuf (fig. 38, *c*) ; on l'appelle *vésicule germinative* à cause du rôle tout spécial que, à une certaine époque, on lui a attribué relativement à la production des éléments auxquels l'œuf donnera naissance, et on dit *vésicule germinative de Purkinje*, parce que c'est Purkinje qui le premier, en 1825, l'a découverte dans l'œuf de la poule ; elle fut ensuite, en 1834, reconnue aussi dans l'œuf des mammifères par Coste. C'est une vésicule d'un diamètre de 35 à 50 μ. On y distingue nettement une *membrane nucléaire*, et un contenu formé, comme pour tout noyau, d'un *hyaloplasma* d'une part, et d'autre part d'un réseau dû à la présence d'un mitome ou *filament chromatique*.

Noyau de l'ovule.

Tache germinative. — La ou les taches germinatives, dites aussi *tache germinative de Wagner* (découverte par Wagner en 1836), sont des nucléoles, et sur leur nature subsistent les mêmes incertitudes que nous avons indiquées pour les nucléoles des cellules en général. La tache germinative de l'ovule des mammifères mesure en moyenne 5 μ ; il y en a généralement deux ; mais chez les vertébrés inférieurs (grenouille, poissons) ce nombre est porté beaucoup plus loin (jusqu'à 100 pour les batraciens).

Nucléole.

Variétés d'ovules. — Tel est l'ovule des mammifères et aussi l'ovule de l'amphioxus. Nous l'avons dit, les différences de volume et de composition qu'il peut présenter chez les autres animaux tiennent à la plus ou moins grande abondance de matériaux nutritifs (deutoplasma ou lécithe) que l'ovule peut renfermer, sous forme de gouttelettes de graisses, de granulations ou de sphères ou plaquettes albuminoïdes (tablettes vitellines). Le protoplasma proprement dit étant dit *vitellus formatif*, et le deutoplasma ou lécithe étant dit *vitellus nutritif*, une importante classification des divers ovules a été faite selon la proportion relative de vitellus formatif et de vitellus nutritif

Signification de ces variétés.

qu'ils renferment; pour comprendre cette classification, il ne faut pas oublier que l'œuf est appelé à se segmenter après fécondation, et que cette segmentation se fera d'après des modes différents, selon que l'œuf est plus ou moins riche en vitellus nutritif. C'est ainsi qu'on a distingué trois catégories d'ovules ou œufs.

1° Les œufs, qui, comme l'ovule des mammifères ou de l'amphioxus, ne renferment que très peu de provision nutritive; on devrait donc les nommer *oligolécithes;* mais considérant

Ovules alécithes, holoblastiques, à segmentation totale et égale.

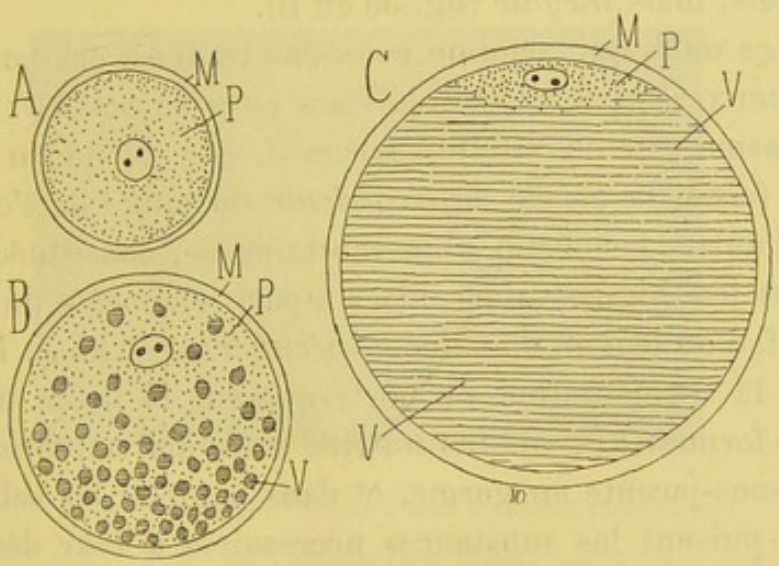


Fig. 39. — Schéma de l'ovule *alécithe* ou à segmentation totale (A), de l'ovule *panlécithe* ou à segmentation totale, mais inégale (B), et de l'ovule *telolécithe* ou à segmentation partielle (C).

M. Membrane vitelline. — P. Protoplasma ou vitellus formatif. — V. Vitellus nutritif (il est figuré par toutes les parties ombrées de traits horizontaux).

comme insignifiante leur quantité de substance lécithique, on les a nommés *alécithes*, ou bien *holoblastiques* (ὅλος, seul, entier; βλαστος germe), puisqu'on les considère comme formés presque uniquement de protoplasma formateur. Ces œufs se segmentent en totalité, et les segments, les cellules produites, sont à peu près d'égal volume; d'où le nom d'*œufs à segmentation totale et égale* (fig. 39 en A).

2° Les œufs qui, comme l'ovule des batraciens, renferment une grande provision nutritive, distribuée dans toutes les parties de l'œuf, d'où le nom de *panlécithes;* mais cette distribution n'est pas égale; vers un pôle de la sphère de l'œuf le proto-

Ovules panlécithes, holoblastiques, à segmentation totale inégale.

plasma renferme peu de lécithe, et c'est dans cette région excentrique qu'est placé le noyau ; vers le pôle opposé, et graduellement à mesure qu'on va du précédent vers celui-ci, les éléments lécithiques deviennent plus nombreux, puis dominent. Cependant, ces œufs se segmentent en totalité, et peuvent être dits dans ce sens *holoblastiques ;* mais cette segmentation est inégale, donnant des segments ou cellules filles petites dans la région de protoplasma presque pur, volumineuses dans la région riche en lécithe. Ce sont donc des *œufs à segmentation totale,* mais *inégale* (fig. 39 en B).

3° Les œufs qui, comme ceux des reptiles, des poissons et des oiseaux, sont nettement divisés en deux parties : l'une de protoplasma pur ou vitellus formatif, avec le noyau (cet ensemble forme le germe, la *cicatricule* du jaune de l'œuf d'oiseau) ; l'autre, beaucoup plus volumineuse, constituée par les matières lécithiques, ainsi mises à part, éloignées du vitellus formatif, d'où le nom d'ovules *telolécithes* (τελος, loin). Dans ces ovules, la segmentation ne porte que sur la petite masse de vitellus formatif ; le vitellus nutritif reste indivis, formant une masse sous-jacente au germe, et dans laquelle les cellules de celui-ci puisent les substances nécessaires à leur développement. Ce sont des œufs *méroblastiques* (μερος, partie, partiellement), ou à *segmentation partielle* (fig. 39 en C).

Ovules télolécithes, méroblastiques, à segmentation partielle.

Dans ces rapides indications, pour le complément desquelles nous renvoyons aux traités d'embryologie comparée, nous ne signalons que les dispositions essentielles, celles qui se rapportent aux vertébrés. Nous ne nous arrêterons pas sur certaines particularités, présentées par les invertébrés, nous contentant de signaler encore ce fait que, chez les arthropodes par exemple, le vitellus nutritif s'accumule dans le centre de l'œuf, qui est par suite dit *centrolécithe.*

Et remarquons bien que dans tout ce qui précède, nous ne parlons que de la cellule œuf, de l'ovule, et non des substances et enveloppes qui peuvent y être surajoutées, notamment lorsque cet ovule est pondu à l'extérieur et ne poursuit pas son développement dans l'organisme maternel. Ainsi, dans ce qu'on appelle ordinairement l'œuf de la poule, c'est le jaune

seul qui représente l'ovule, la cellule œuf (cellule énorme par accumulation de vitellus) ; le reste, c'est-à-dire le blanc de l'œuf (albumine avec les *chalazes*, sortes de tortillons formés par les couches centrales plus denses), la membrane coquillière et la coquille (voir l'explication de la fig. 40), sont des parties surajoutées à l'extérieur de l'ovule : elles l'ont enveloppé, alors que, sorti de l'ovaire à l'état de cellule simple, il parcourait le conduit génital (oviducte) par lequel il doit arriver à l'extérieur. En un mot, nous n'avons parlé jusqu'à présent que de

Distinction de l'*ovule* et de l'*œuf* de la poule.

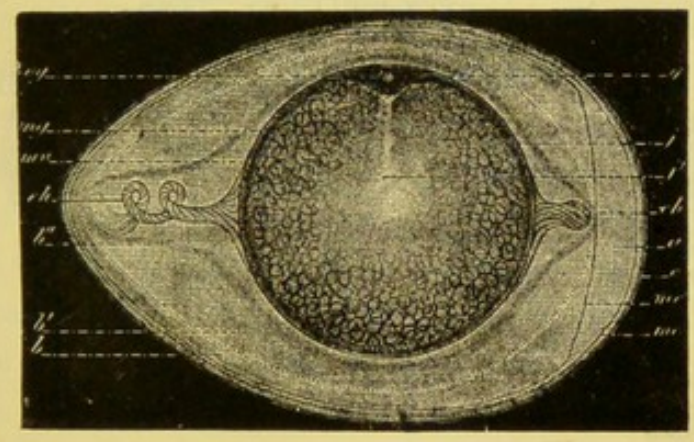


Fig. 40. — Compositions d'œuf de poule pondu.

a. Chambre à air. — *b*, *b'*, *b''*. Couche d'albumine (blanc d'œuf). — *c*. Coquille. — *ch*. Chalazes. *g*. Cicatricule. — *j*. Sphère du jaune (œuf proprement dit ; œuf ovarien). — *j'* latebra (vitellus blanc sous-jacent à la cicatricule). — *m g*. Couche de vitellus blanc située à la périphérie du jaune, sous la membrane vitelline (*m v*). — *v g*. Vésicule germinative.

l'*œuf ovarien*. Le moment est donc venu de dire quelques mots de l'ovaire et de la manière dont s'y forment et y sont contenus les ovules.

Ovule et ovisac. — Quand on examine une coupe de l'ovaire d'un mammifère (fig. 41), on voit que sa substance corticale est formée par l'agglomération de vésicules dites *vésicules de De Graaf*, *ovisacs*, *follicules de l'ovaire ;* le plus grand nombre d'entre elles sont très petites (30 à 40 μ) ; quelques-unes, plus grosses, sont déjà bien visibles à l'œil nu ; enfin, il en est deux ou trois seulement (nombre variable selon l'espèce animale, et en rapport avec le nombre de petits que la femelle donne à chaque portée) qui atteignent le volume d'un pois ou même d'une cerise, et par suite proéminent à la surface de l'ovaire et em-

Ovisacs ou vésicules de De Graaf.

piètent sur la masse centrale ou substance médullaire de l'ovaire (fig. 41, en D). Ces grosses vésicules sont des *ovisacs à maturité;* les plus petits sont dits *ovisacs* ou *follicules primordiaux;* ceux de dimensions intermédiaires sont des ovisacs qui évoluent graduellement et lentement de l'état primordial à l'état de maturité.

Ovisacs jeunes. — Les ovisacs primordiaux (fig. 42, A) ont une composition très simple : faisant abstraction du tissu con-

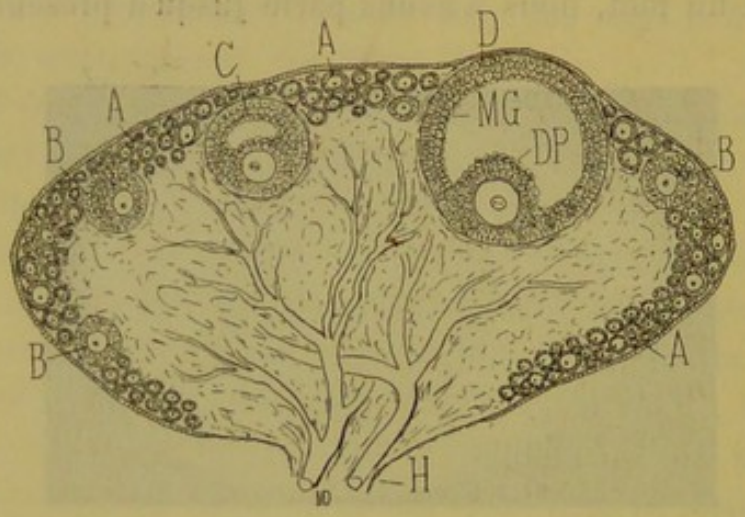


Fig. 41. — Coupe de l'ovaire, montrant sa couche corticale ou ovigène, formée d'ovisacs aux diverses périodes de leur évolution.

A, A, A. Jeunes ovisacs. — B, B, B. Ovisacs plus développés. — C. Ovisac approchant de la maturité. — D. Ovisac mûr avec son disque proligère (D P) contenant l'ovule. — M G, Membrane granuleuse. — H. Le hile de l'ovaire.

Ovisacs primordiaux.

jonctif qui les circonscrit, nous pouvons dire qu'ils sont formés d'une couche périphérique de petites cellules (MG) entourant une grosse cellule centrale. Les petites cellules périphériques sont plates ou cubiques (d'un diamètre de 6 à 9 μ) et forment une véritable couche épithéliale, dite *membrane granuleuse*, ou *épithélium de l'ovisac*. La cellule centrale est déjà, par son aspect, sa forme sphérique, son noyau et son nucléole bien visible, reconnaissable comme un ovule ; mais ses dimensions sont encore seulement de 10 à 20 μ et cet ovule est à l'état de cellule nue, sans enveloppe (sans membrane vitelline). A mesure que l'ovisac grossit, pour marcher vers sa maturité (fig. 41, A, B, C, D), les cellules de la granuleuse se multiplient par caryocinèse, et se disposent en plusieurs couches; cet épithélium, de simple

ou à une seule couche qu'il était primitivement, devient donc stratifié ou à plusieurs couches (fig. 42, B et C); l'ovule, qui grossit aussi, est toujours entouré par lui, mais se sécrète peu à peu une membrane vitelline, à laquelle est peut-être surajoutée une couche produite par les cellules de la granuleuse. Cependant, Van Beneden[1] a observé des cas où un ovisac renfermait deux ovules, juxtaposés, se comprimant réciproquement, sans interposition de cellules de la granuleuse au niveau de leur surface de contact; et cependant, dans ce cas, la membrane vitelline se produit sur tout le pourtour de chacun de ces deux ovules, c'est-à-dire même dans la région où, n'étant point en contact avec des cellules de la granuleuse, ils ne peuvent rien recevoir d'elle, ce qui indiquerait bien que la membrane vitelline provient uniquement de l'ovule lui-même.

Formation de la membrane vitelline.

Ovisacs à maturité. — Quand l'ovisac devient plus gros, de manière à être visible à l'œil nu, les cellules de la granuleuse ne se contentent pas de se multiplier; elles élaborent un liquide albumineux qu'elles versent dans leurs interstices et qui s'accumule vers le centre de l'ovisac, refoulant l'ovule vers la périphérie; mais celui-ci reste cependant toujours entouré de cellules de la granuleuse, c'est-à-dire que le liquide apparaît d'abord dans une fente de la granuleuse (fig. 41, en C; fig. 42, en C), que cette fente s'agrandit, sans faire tout le tour de la vésicule, et se dilate en formant une cavité qui devient peu à peu centrale, mais toujours circonscrite de tous côtés par les éléments de la granuleuse. Il en résulte que, sur un ovisac mûr, on trouve les dispositions suivantes (fig. 41, en D et fig. 43) : une cavité centrale, pleine d'un liquide albumineux (*liquor folliculi*, liquide du follicule; LF, fig. 42, C); cette cavité est circonscrite de tous côtés par l'épithélium dit membrane granuleuse, mais en un point cet épithélium présente un épaississement, le *disque proligère* ou *ovigère* (DP, fig. 41, en D), au milieu duquel est situé l'ovule, ayant maintenant ses dimensions définitives de 200 μ environ (chez les mammifères), sa membrane vitelline, et une légère charge de deutoplasma ou vitellus nutritif (nous

Évolution des ovisacs.

Disque proligère.

1. Ed. Van Beneden, *Contribution à la connaissance de l'ovaire des mammifères* (Arch. de Biologie, 1880, tome I, p. 516).

parlons toujours des mammifères [1]). Alors le follicule proémine a la surface de l'ovaire, et fait d'autre part saillie dans la partie centrale ou substance médullaire de l'ovaire (fig. 41), c'est-à-dire que, vu le grand volume qu'il a acquis, il dépasse les limites de la couche corticale (*couche ovigène* de Sappey) formée par l'agglomération des jeunes follicules et des follicules primordiaux. Si à ce moment l'ovisac est distendu par une accumulation de plus en plus considérable de liquide dans son

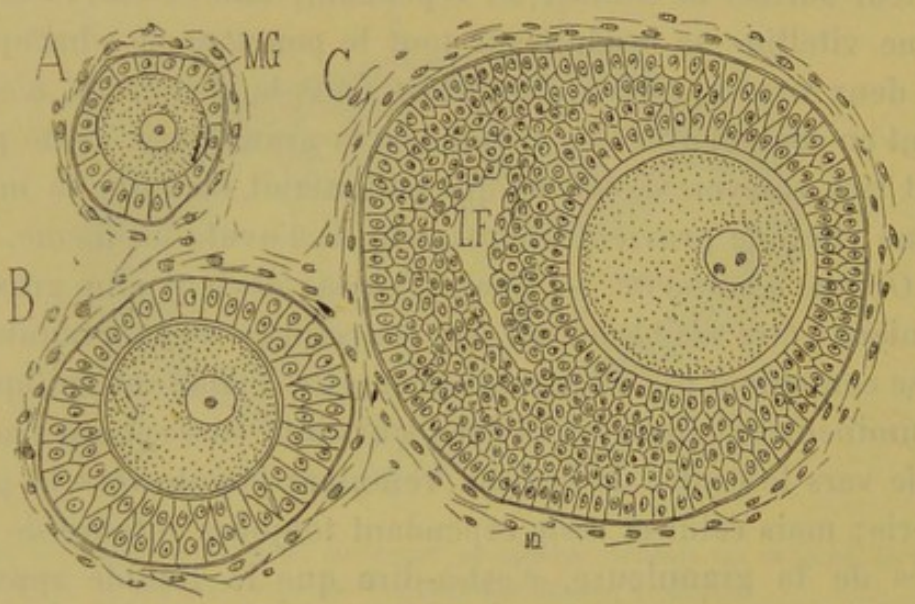


Fig. 42. — Trois stades de l'évolution des ovisacs.

A. Ovisac primordial ; la membrane granuleuse (M G) est d'une seule couche de cellule. — B. Ovisac plus avancé ; membrane granuleuse épaisse. — C. Ovisac où se forme une cavité (LF) et où commence à se délimiter le disque proligère.

intérieur (fig. 43), si la substance médullaire devient turgescente par afflux de sang dans ses vaisseaux, l'ovisac se rompt, s'ouvre à la surface de l'ovaire et laisse échapper l'ovule, entouré encore d'une couche plus ou moins abondante de cellules du disque proligère (fig. 46, p. 117). C'est ainsi que se produit l'*ovulation* ou ponte ovarique.

Ovulation.

Œuf ovarique et œuf pondu. — Nous venons d'étudier l'œuf ovarien et l'ovisac des mammifères ; chez les oiseaux, l'ovaire renferme des ovisacs primordiaux semblables, mais leur maturation et celle de l'ovule se fait d'une manière un peu diffé-

1. Lucien Gastel, *Contribution à l'étude des follicules de De Graaf et des corps jaunes.* (Thèse de la Faculté de méd. de Paris, 1891.)

Ovisac des oiseaux.

rente; l'augmentation de volume ne se fait pas par accumulation de liquide dans l'ovisac; la membrane granuleuse reste à l'état d'épithélium entourant simplement l'ovule, sans production d'un disque proligère; c'est l'ovule lui-même qui grossit prodigieusement; son protoplasma est le siège d'une assimilation et d'une élaboration très actives, et il accumule ainsi dans ses mailles une abondante provision de substances nutritives, de deutoplasma, de vitellus nutritif (sphères

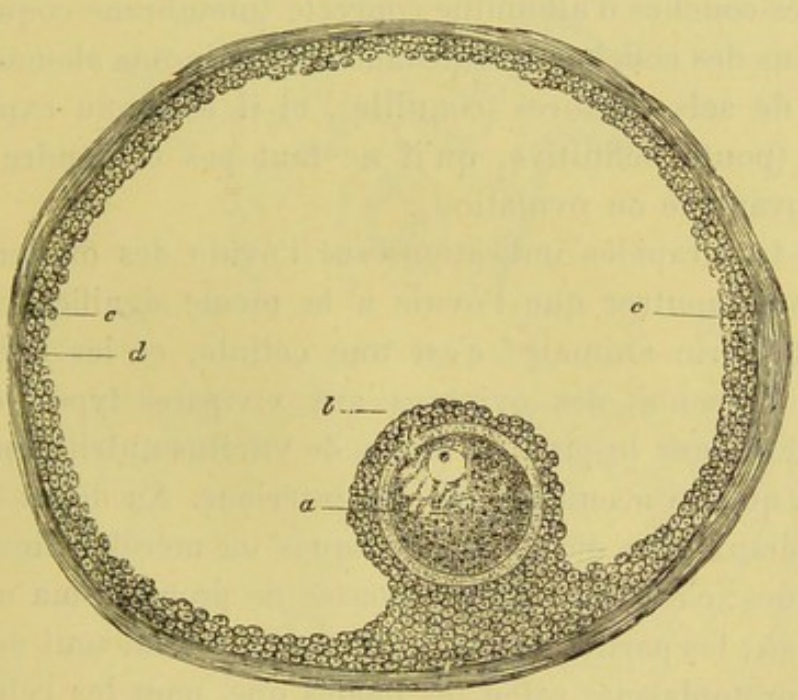


Fig. 43. — Follicule ovarien, ou follicule de Graaf, à l'état de maturité (mammifère).
a. Ovule, situé dans le disque proligère (*b*). — *c*. Épithélium, dit *membrane granuleuse*.
d. Paroi conjonctive du follicule. — *e*. limite externe de l'ensemble du follicule.

vitellines); une seule petite partie de protoplasma reste à peu près exempte de ce deutoplasma, et, renfermant le noyau, représente la partie qui seule subira la segmentation (œuf méroblastique, télolécithe, à segmentation partielle; C, fig. 39). Ainsi se forme un ovule énorme, la grosse sphère dite *jaune de l'œuf* pondu. Cet ovule (ou *œuf ovarien*), entouré de l'épithélium de l'ovisac (granulosa) non seulement fait saillie à la surface de l'ovaire, mais s'y pédiculise et n'y reste attaché que par une portion rétrécie; et, comme chez les oiseaux plusieurs ovisacs sont à peu près en même temps arrivés à l'état de maturité, l'ovaire présente l'aspect d'une grappe de raisin (ovaire en

Ovaire en grappe des oiseaux.

grappe) dont chaque grain est figuré par un ovisac retenu par un court pédicule. Cet ovisac se rompt au moment de l'ovulation, c'est-à-dire de la *ponte ovarique*, et laisse échapper l'ovule; mais cet ovule n'est pas ici une cellule de 200 μ de diamètre; c'est une grosse sphère jaune, ayant le diamètre du jaune d'œuf pondu. Ce gros ovule, reçu dans l'oviducte de la poule, y est graduellement enveloppé (voir la fig. 40) dans des couches successives d'albumine plus ou moins liquide, puis dans des couches d'albumine concrète (membrane coquillière), puis dans des couches de substance albuminoïde abondamment mêlée de sels calcaires (coquille), et il est enfin expulsé au dehors (ponte définitive, qu'il ne faut pas confondre avec la ponte ovarique ou ovulation).

Même signification de l'ovule dans la série animale.

Ces trop rapides indications sur l'ovule des oiseaux suffisent pour montrer que l'ovule a la même signification dans toute la série animale; c'est une cellule, et les différences qu'elle présente, des ovipares aux vivipares types, consiste seulement dans le plus ou moins de vitellus nutritif ou deutoplasma qu'elle accumule en son intérieur. Au début (ovisacs primordiaux), les œufs holoblastiques ou méroblastiques sont identiques; c'est toujours une masse de protoplasma nu, avec un noyau; les parties nouvelles qui s'y ajoutent sont produites par le protoplasma, selon les modes que, pour les cellules en général, nous avons étudiés sous le nom de formations endoplasmiques et exoplasmiques (p. 72 et 74).

Origine de l'ovule et de l'ovisac. — Même dans les

Formation précoce des ovules et ovisacs.

plus petits ovisacs d'une femelle adulte de mammifère, l'ovule est déjà reconnaissable. Quelle est donc l'origine de cette cellule? A quel moment acquiert-elle son aspect caractéristique? Ce n'est ni sur l'ovaire de la femelle adulte, ni sur celui d'un jeune sujet, ni même sur celui d'un nouveau-né ou d'un fœtus à terme qu'on peut voir la première formation des ovules. Déjà chez le fœtus l'ovaire renferme, sous la forme de tout petits follicules de De Graaf, la plupart des ovules qu'il peut contenir.

Épithélium germinatif. — Pour assister à l'apparition de ceux-ci, il faut remonter très haut dans la vie embryonnaire,

alors que les premiers rudiments des organes commencent à se dessiner dans l'embryon. Sur une coupe du corps de l'embryon (fig. 44, A) on reconnaît l'intestin (I) situé dans la cavité péritonéale. Cette cavité est tapissée par un épithélium, lequel, dans les régions situées de chaque côté de l'insertion du mé-

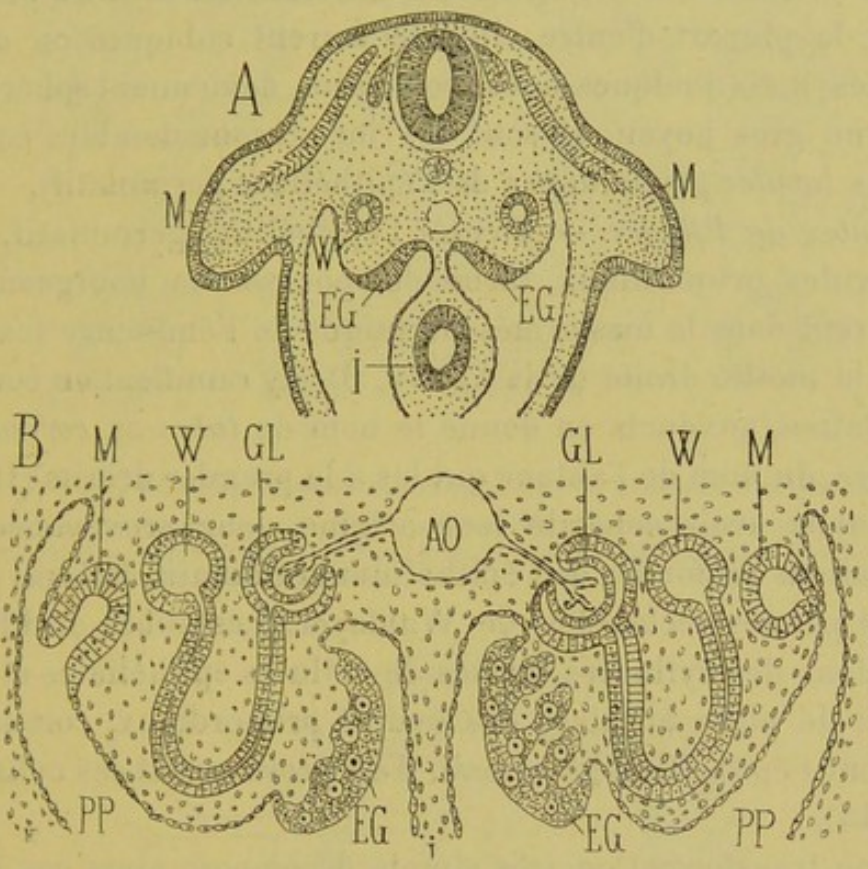


Fig. 44. — Origine et évolution de l'épithélium germinatif.

A. Coupe transversale du corps de l'embryon. — I. Intestin. — EG. Épithélium germinatif (épaississement de l'épithélium péritonéal). — M, M. Premiers rudiments des membres.

B. Coupe semblable, sur un embryon plus âgé, et dont on n'a représenté que les éminences sexuelles, de chaque côté du mésentère (I). — AO. aorte. — W. canal de Wolff. — GL. Glomérule du corps de Wolff. — M. Canal de Muller. — EG. Épithélium germinatif. — A gauche y apparaissent les premiers ovules primordiaux. — A droite commencent à se produire les tubes de Pfluger, pénétrant dans l'éminence génitale.

sentère, présente de bonne heure un épaississement (EG, fig. 44). En effet, ses cellules se multiplient, se disposent sur plusieurs couches, et deviennent relativement volumineuses. Cette formation épithéliale spéciale a reçu de Waldeyer[1] (1870) le nom d'*épithélium germinatif*, car c'est elle qui va donner naissance

1. Waldeyer. *Eierstock und Ei.* Leipzig, 1870.

aux *germes*, c'est-à-dire aux *premiers ovules*. En effet, les éléments mésodermiques sur lesquels repose cet épithélium se multipliant, dessinent par leur masse une légère saillie (*éminence sexuelle;* fig. 44, B, en EG), proéminant dans la cavité péritonéale et revêtue par l'épithélium germinatif; en même temps celui-ci est le siège d'une différenciation entre ses cellules; la plupart d'entre elles demeurent cubiques ou cylindriques; mais quelques-unes grossissent, deviennent sphériques avec un gros noyau, et sont dès lors reconnaissables comme ovules (*ovules primordiaux* de l'épithélium germinatif).

Épithélium germinatif et éminence sexuelle.

Tubes de Pfluger. — Bientôt l'épithélium germinatif, avec ses ovules primordiaux, forme des poussées ou bourgeons qui pénètrent dans la masse mésodermique de l'éminence sexuelle (voir la moitié droite de la fig. 44, B), s'y ramifient en cordons cellulaires, auxquels on donne le nom de *tubes* ou *cordons de Pfluger*, du nom de l'auteur qui les a le premier décrits (1863)[1] mais sans avoir constaté leur origine, leur provenance par végétations profondes de l'épithélium germinatif, fait qui a été révélé par les recherches de Waldeyer. Les tubes de Pfluger sont donc des cylindres formés de cellules épithéliales et contenant de place en place des ovules primordiaux, comme en contient l'épithélium germinatif d'où proviennent ces cylindres (fig. 45).

Une transformation très simple décompose alors ces tubes de Pfluger en une série d'*ovisacs* (fig. 45, A, B, C, D) : ces tubes s'étranglent de place en place, au niveau des points où ne sont pas situés les ovules; le cylindre ou tube prend donc l'aspect d'un chapelet, dont chaque grain est un renflement épithélial renfermant un ovule primordial (fig. 45, B); mais ces étranglements s'accentuant de plus en plus, le tube se trouve coupé au niveau de chacun d'eux, le chapelet s'égrène (fig. 45, C), et chaque grain, devenu indépendant, est formé par une couche de cellules épithéliales entourant un ovule primordial placé en son centre, c'est-à-dire que chaque grain devient un ovisac primordial (fig. 45, D).

Ovisacs dérivés des tubes de Pfluger.

Quelque abrégée que soit cette description et malgré les

1. Pfluger, *Die Eierstöcke der Saugethiere und des Menschen*. Leipzig, 1863.

légères variantes qu'elle peut comporter (voir la fig. 47), elle suffit pour montrer que l'ovule est une cellule épithéliale diffé-

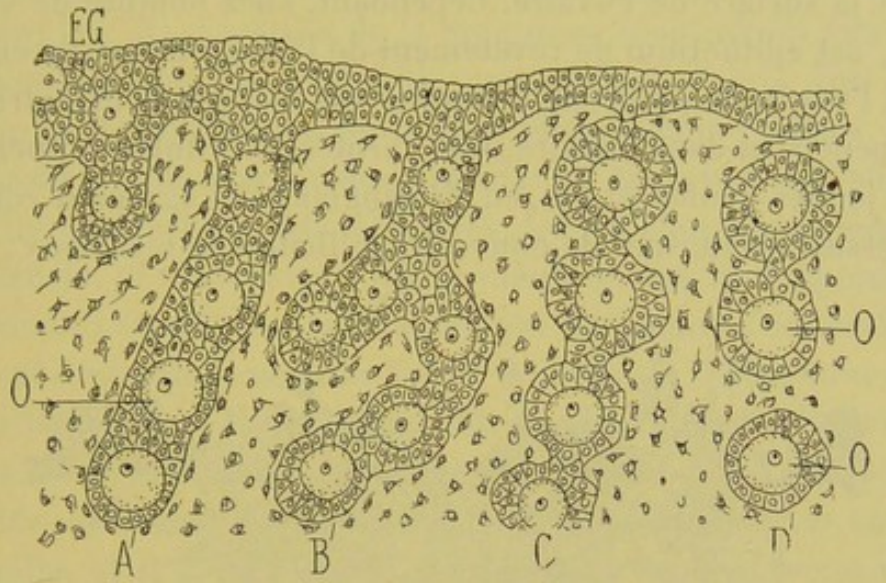


Fig. 45. — Tubes de Pfluger, et les diverses phases de la production des ovisacs.

EG. Épithélium germinatif avec des ovules primordiaux. — A. Tube ou cordon de Pfluger à l'état primitif. — B et C. Tubes de Pfluger prenant la disposition en chapelet. — D. Égrènement du chapelet : ovisacs indépendants. — O, O, O. Ovules.

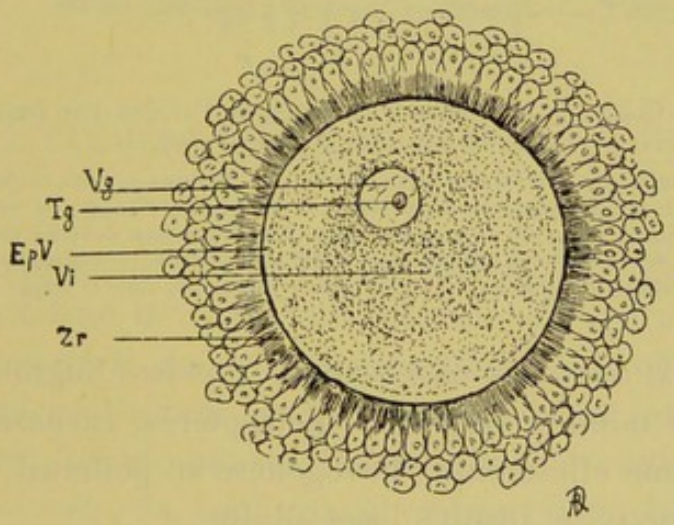


Fig. 46. — Ovule de mammifère tel qu'il sort de la vésicule de De Graaf, entouré de la *corona radiata* (Zr) c'est-à-dire d'une couche de cellules du disque proligère ; ces cellules disparaissent graduellement pendant le transport de l'ovule de l'ovaire au pavillon de la trompe.

Vi. Vitellus. — V*g*. Vésicule germinative. — T*g*. Tache germinative. — E *p* V. Espace périvitellin, entre la membrane vitelline et le vitellus, espace produit par une légère rétraction du vitellus.

renciée, cellule sœur des éléments de la membrane granuleuse qui l'entoure, et que cette différenciation est très primitive, se passe à une époque très reculée de la vie embryonnaire, l'épi-

L'ovule est une cellule épithéliale.

thélium germinatif perdant bientôt la propriété de produire des ovules et se transformant en l'épithélium cylindrique qui revêt la surface de l'ovaire. Cependant, chez nombre de vertébrés, cet épithélium de revêtement de l'ovaire conserve encore chez l'adulte la propriété d'émettre des bourgeons cylindriques qui pénètrent dans l'ovaire, sont formés de cellules épithéliales avec jeunes ovules, et qui, en s'étranglant et s'égrenant comme ci-dessus, produisent de nouveaux follicules primordiaux ; chez

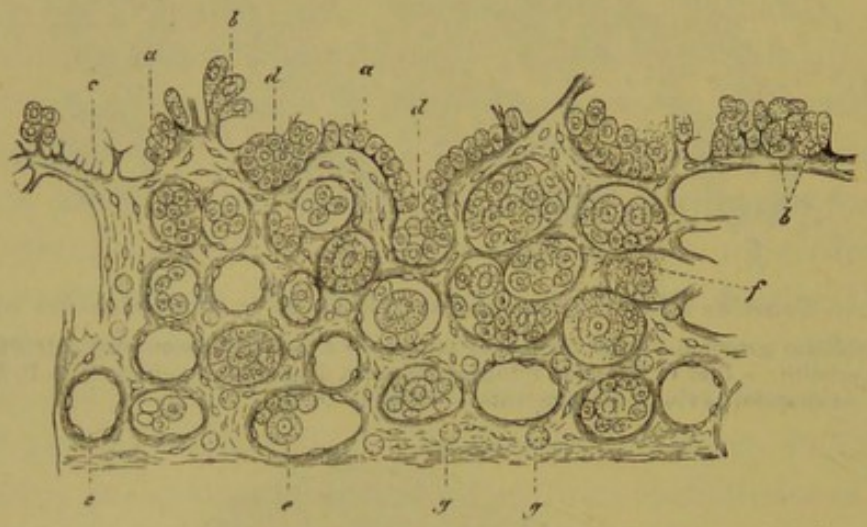


Fig. 47. — Coupe de la substance corticale de l'ovaire d'un fœtus humain de 32 semaines (d'après Frey).

a. Épithélium germinatif. — *b*. Ovules primordiaux. — *c*. Tractus de tissu conjonctif en voie de développement, et circonscrivant les ovisacs. — *d*. Tube de Pfluger, ou végétation épithéliale (épithélium germinatif) s'engageant dans une dépression dont les parois se refermeront sur elle. — *e*. Follicules primordiaux ainsi circonscrits. — *f*. Éléments de la granuleuse. — *g*. Cellules lymphatiques ou migratrices répandues dans la trame conjonctive.

ces animaux, dont des observations précises augmentent tous les jours le nombre (reptiles, cheiroptères, carnassiers, peut-être la femme elle-même), l'ovogénèse se poursuit donc, mais avec peu d'activité, jusqu'à l'âge adulte.

Quoi qu'il en soit, nous voyons que les ovules ne se forment pas dans l'intérieur de l'ovaire, comme un produit de sécrétion dans une glande ; les ovules, provenant de l'épithélium germinatif, ne font que s'emmagasiner dans l'ovaire, qui est simplement le *réceptacle* dans lequel ils achèvent leur évolution (maturation de l'ovisac et de l'ovule précédemment décrite).

Les ovules préexistent à l'ovaire.

Destinée de l'ovule. — Revenant à l'ovule mûr, échappé de l'ovisac après rupture de celui-ci (p. 112), nous renvoyons aux

traités de physiologie pour l'étude du mécanisme par lequel, chez les mammifères, cet ovule est reçu par le pavillon de la trompe ou oviducte. Nous dirons seulement que dans cet acte ce sont les cils vibratiles de la muqueuse (épithélium vibratile) du pavillon qui jouent le rôle principal, de même que pour produire la progression de l'ovule jusque dans l'utérus. Pour l'énorme ovule ovarien des oiseaux, ce transport est effectué par les contractions péristaltiques des couches musculaires de l'oviducte, et nous savons qu'en même temps la muqueuse de ce conduit sécrète les substances qui s'adjoignent à l'œuf ovarien et l'entourent sous la forme de couches d'albumine et de coquille calcaire. Mais auparavant, au niveau même du pavillon de la trompe, l'ovule a rencontré l'élément mâle, le spermatozoïde, si toutefois il y en avait eu de déposés dans les organes femelles, et il a été fécondé. Le moment est donc venu d'étudier cette cellule mâle, après la cellule femelle.

Transport par les cils vibratiles.

CHAPITRE VII

L'ÉLÉMENT MALE OU SPERMATOZOIDE

Historique. — En 1677, un étudiant de Dantzig, Louis Hamm, ayant eu la curiosité d'examiner du sperme au microscope, y découvrit des corpuscules allongés, doués de mouvements rapides à l'aide desquels ils se déplaçaient dans le liquide. Son maître, Leeuwenhoeck, auquel il communiqua aussitôt cette découverte, la confirma et retrouva ces corps mobiles dans le sperme du chien, du lapin, du bouc, du coq, en un mot dans le liquide séminal de tous les animaux qu'il examina. Ces faits eurent un retentissement énorme. On crut être en présence du germe, de l'animalcule, qui n'avait qu'à être semé sur le terrain maternel, pour y grandir et devenir le fœtus de l'espèce correspondante ; et on donna en effet à ces corpuscules le nom d'*animalcules spermatiques*. On avait bien vite reconnu que cet animalcule, dit aussi *ver spermatique*, est formé d'une

L. Hamm découvre le spermatozoïde en 1677.

partie renflée, qui est toujours en avant lors des mouvements de déplacements, ce qui la fit nommer partie antérieure ou *tête*, et d'un filament agité de mouvements ondulatoires, qu'on nomma la *queue*.

Ces dénominations ont été conservées, et telles sont encore, avec d'autres, les parties essentielles admises dans la constitution des spermatozoïdes. Mais pendant de longues années, les observateurs, partant de cette idée que le ver spermatique serait un *animal complet*, en miniature, s'efforcèrent d'y découvrir tous les organes d'un animal. Divers auteurs, dont il est inutile de rappeler les noms, y décrivirent une bouche, un suçoir, et un tube digestif; d'autres un anus, puis un intestin avec des circonvolutions, et un dernier enfin des organes génitaux. Telles sont ces trop fameuses illusions microscopiques, qui pendant longtemps discréditèrent le microscope auprès des anatomistes sérieux, et qui déterminèrent Bichat à ne pas faire usage de cet instrument, comme nous l'avons dit dans l'introduction (p. 10). Mais à partir de 1837 (près de deux cents ans après leur découverte) les éléments du sperme furent soumis à une étude précise, à des interprétations plus exactes. Dujardin reconnut en eux des éléments anatomiques provenant des tubes séminipares, et dès lors, avec Duvernoy (1841), aux noms de *spermatozoaires* et de *zoospermes*, qui avaient été aussi employés pour indiquer leur signification d'animalcules, on substitua ceux de *spermatozoïdes* ou de *filaments spermatiques*.

Premières idées fausses et bizarres sur ces éléments.

Synonymies.

Il est en effet reconnu aujourd'hui que le spermatozoïde est, morphologiquement, une cellule pourvue d'un cil vibratile (ou de plusieurs cils vibratiles agglomérés), c'est-à-dire *un élément anatomique* au même titre que l'ovule; seulement sa constitution cellulaire (corps protoplasmique, noyau, cils) n'a été complètement démontrée que par des recherches très délicates et relativement récentes.

Morphologie cellulaire.

Forme des spermatozoïdes. — Avant d'entrer dans cette analyse de la constitution du spermatozoïde, et de confirmer son interprétation par l'étude de sa formation, nous allons examiner les diversités d'aspect que présentent les spermatozoïdes d'après leur *forme extérieure*, à l'état vivant, et en

dehors de l'action des réactifs. Dans ces conditions, le spermatozoïde se montre formé des parties depuis longtemps désignées sous les noms de *tête* et de *queue*, avec interposition, à la jonction de la tête et de la queue, d'une petite partie, dite *corps* ou segment intermédiaire. Or ces parties présentent des formes et des dimensions très variables selon les animaux.

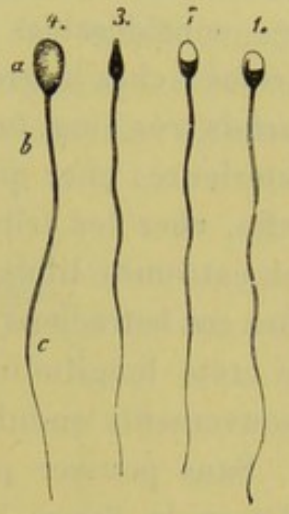


Fig. 48. — Spermatozoïdes.
1, 2, 3. De l'homme, à un grossissement de 570 diamètres (1, 2, la tête vue de face, 3, de profil). — 4, spermatozoïde du taureau, grossi 450 fois. — *a*. Tête. — *b*. Segment moyen. — *c*. Filament caudal (d'après Kölliker).

Spermatozoïdes des mammifères;

Chez l'homme (fig. 48 et 52), le spermatozoïde est long d'environ 45 à 50 μ, dont 5 pour la tête et 40 pour la queue. La tête est cordiforme vue à plat, la pointe regarde en avant; vue de profil, cette tête se présente comme un bâtonnet pointu. Chez les autres mammifères on trouve en général des formes analogues; chez le bélier, la tête est presque ovalaire, très légèrement cordiforme, mais avec la pointe en arrière (fig. 49); elle est ovalaire chez le verrat, chez le cheval (B, fig. 53), etc.; mais chez le hérisson, elle est rectangulaire, avec bord antérieur arrondi, et insertion de la queue sur l'un des angles du bord postérieur; chez la souris et le rat (fig. 53, en A), elle est en forme de courte faux, ou de virgule renversée, la queue s'insérant sur l'extrémité épaisse de la virgule. Cette queue mesure, sur le rat, plus de 85 μ.

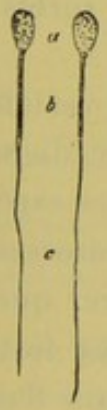


Fig. 49. — Spermatozoïdes du bélier.
a. Tête. — *b*. Segment moyen. — *c*. Queue (d'après Frey).

Chez les oiseaux, la tête du spermatozoïde a la forme d'un assez long bâtonnet; mais chez les uns ce bâtonnet cylindrique est à peu près droit (coq, coucou; fig. 54, A, B), tandis que chez d'autres (passereaux) il décrit des tours hélicoïdaux comparables à ceux d'un tire-bouchon (fig. 54, C), et le nombre de ces tours est constant pour une même espèce (3 tours chez le moineau, 10 tours chez la mésange).

oiseaux;

reptiles ; Chez les reptiles, la tête a, en général, également la forme d'un bâtonnet spiroïdal.

Chez les batraciens les dimensions des spermatozoïdes sont très considérables et ils présentent une grande variété de formes : chez la grenouille (fig. 50, *f*), la tête est un bâtonnet, parfois très long, tantôt pointu et tantôt mousse à son extrémité batraciens ; antérieure ; chez quelques crapauds ce bâtonnet est spiroïde ; enfin, chez les tritons (fig. 50, *e*), ce bâtonnet, très pointu à son extrémité libre, s'incurve comme une longue faux ; de plus, chez ces batraciens urodèles, la queue paraît munie d'une sorte de crête longitudinale, espèce de fine membrane pourvue de mouvements ondulatoires (*e*, fig. 50).

Sans pousser plus loin cet examen comparatif, que complétera la figure 50, nous dirons seulement encore que chez poissons, etc. les poissons la tête est tantôt en bâtonnet spiroïde (sélaciens, fig. 50, *d*), tantôt sous forme d'un petit globule sphéroïde (poissons osseux) ; et que, parmi les invertébrés, il faut signaler les mollusques gastéropodes, et particulièrement l'escargot, comme remarquables par l'immense longueur de la queue. Enfin les crustacés (fig. 50, *c*) et certains vers (fig. 50, *b*) présentant des spermatozoïdes de forme entièrement aberrante ; ils se meuvent par des déformations amiboïdes, par des sortes de pseudopodes.

Enfin notons que plusieurs insectes et quelques vertébrés (certains crapauds) présentent deux filaments caudaux, disposition qu'on peut aussi trouver, comme anomalie, dans les espèces où la queue est normalement unique. Ce fait est intéressant à noter, parce que nous arriverons plus loin à montrer que la queue du spermatozoïde peut être considérée comme formée de plusieurs cils vibratiles soudés en un seul et unique flagellum.

Il n'est pas sans intérêt, au point de vue pratique, de bien connaître la forme des spermatozoïdes humains ; le médecin peut en effet être appelé à donner son avis sur des taches qui empèsent le linge et sont soupçonnées d'origine spermatique. Or ces éléments résistent très bien à la dessiccation, et on peut les reconnaître sur une tache même très ancienne. Il suffit à

cet effet de ramollir un petit fragment de l'étoffe tachée dans de l'eau additionnée d'une goutte d'acide chlorhydrique; cette légère acidification paraît retarder le gonflement et la déformation des spermatozoïdes secs lorsque l'eau les imbibe; on retrouve ainsi non pas toujours des spermatozoïdes avec une queue parfaitement intacte, mais en tout cas des éléments

Recherche médico-légale des spermatozoïdes.

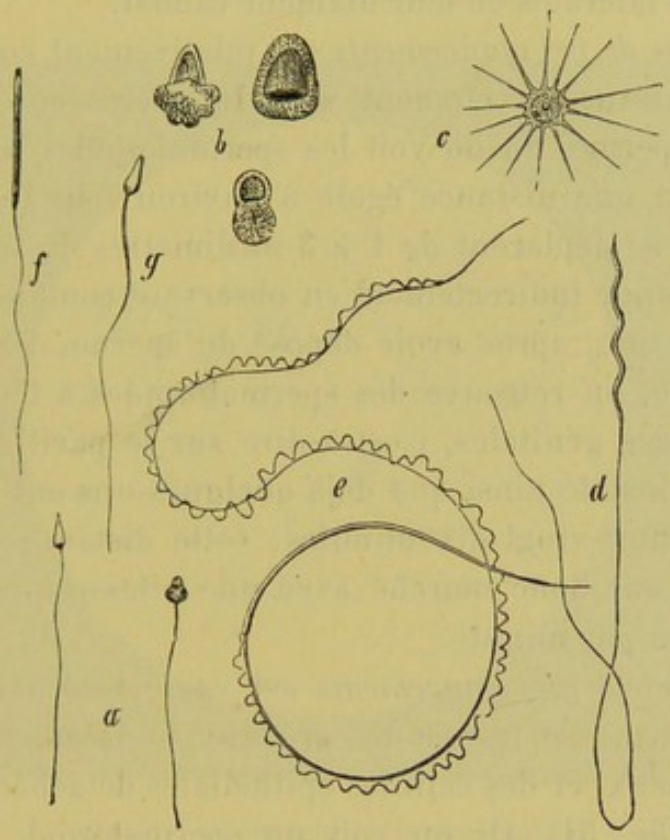


Fig. 50. — Diverses formes et dimensions des spermatozoïdes dans la série animale.

a. Spermatozoïdes des méduses. — *b*. De l'ascaride lombricoïde. — *c*. D'un crabe. — *d*. De la torpille (poisson plagiostome). — *e*. De la salamandre. — *f*. De la grenouille. — *g*. D'un singe cercopithèque.

encore bien reconnaissables. Pour donner une idée de la résistance des spermatozoïdes aux causes de destruction, disons que, par suite de la forte proportion de sels terreux qu'ils renferment, ils peuvent être incinérés sur une lame de verre, sans perdre leur forme.

Mouvements des spermatozoïdes. — Mais les spermatozoïdes sont surtout intéressants à étudier quand ils sont vivants et doués de leurs *mouvements* caractéristiques. Ils nagent dans le liquide spermatique par les mouvements ondulatoires

Mécanisme de leur progression.

de leur queue, et par des mouvements spiroïdes ou en vrille, de sorte que ceux qui ont une tête en tire-bouchon progressent par une rotation semblable à celle d'une hélice. Quand, dans une préparation microscopique, les spermatozoïdes sont affaiblis et près de devenir immobiles, ils ne présentent plus de mouvements spiroïdes, mais seulement les ondulations latérales de leur filament caudal.

Vitesse relativement considérable.

La *vitesse de ces mouvements* est relativement considérable. On la détermine directement sous le microscope, dans une goutte de sperme, où on voit les spermatozoïdes parcourir en une seconde une distance égale à environ leur longueur, de sorte qu'ils se déplacent de 1 à 3 millimètres en une minute. On la détermine indirectement en observant combien il faut de temps pour que, après avoir déposé du sperme dans le vagin d'une lapine, on retrouve des spermatozoïdes à l'autre extrémité des voies génitales, c'est-à-dire sur le pavillon de l'oviducte; on constate ainsi que déjà quelques-uns ont franchi, au bout de quatre-vingt-dix minutes, cette distance de 6 centimètres; ils ont donc marché avec une vitesse à peu près de 1 millimètre par minute.

La *force de ces mouvements* est également remarquable. Dans le sperme se trouve des cristaux (notamment de phosphate de chaux) et des cellules épithéliales détachées des voies séminales (fig. 51). Or on voit un spermatozoïde rencontrer sur son trajet un cristal dix fois plus gros que lui, un amas de

Force.

cellules épithéliales, le heurter avec violence, le déplacer, et lui imprimer un violent mouvement de rotation, en le rejetant au loin.

Dans les conditions normales, celles où le spermatozoïde est appelé à remplir sa fonction, c'est-à-dire lorsqu'il est déposé dans les organes de la femelle, ces mouvements semblent dirigés vers un but, celui d'atteindre l'ovule, de se porter vers la région où il pourra rencontrer celui-ci (oviducte et son pavillon). On a dit (Balbiani) que les spermatozoïdes obéissent ainsi à une sorte d'impulsion intérieure, d'instinct qui les dirige vers un but déterminé. Les spermatozoïdes sont des cellules; ces phénomènes rentrent dans la classe de ceux que nous avons, pour

les cellules en général, appelés (p. 44) de *tropisme* ou de *taxie;* les organes femelles, peut-être l'ovule lui-même, élaborent sans doute des produits qui exercent sur le spermatozoïde un *chimiotropisme positif* d'une grande énergie. Toujours est-il que, pour employer un langage certainement figuré, mais qui traduit bien les faits, il y a une sorte de lutte entre les spermatozoïdes, et que ce sont les plus agiles, les plus vigoureux, qui arrivent

Chimiotropisme qui les dirige.

Fig. 51. — Éléments du sperme éjaculé.

a. Spermatozoïdes. — *b*. Cellules épithéliales pavimenteuses. — *c*. Leucocytes (cellules migratrices ou globules blancs). — *d*. Cristaux de phosphate de magnésie (gross. de 400 diam.).

les premiers à l'œuf et en déterminent la fécondation, de sorte que, selon la remarque de Balbiani, la grande loi de la sélection se vérifie même pour les éléments sexuels.

Longue persistance des mouvements. — Les mouvements des spermatozoïdes, comme ceux des cellules vibratiles, persistent encore longtemps après la mort générale de l'organisme dont ils proviennent, ou après qu'ils ont été séparés de cet organisme. — Dans les voies séminales d'un taureau sacrifié depuis soixante-trois heures, Godard a trouvé des spermatozoïdes encore vivants, c'est-à-dire doués de mouvements.

Survie des spermatozoïdes.

De même chez l'homme, puisque, dans de nombreuses observations sur des suppliciés, on a trouvé des spermatozoïdes encore mobiles deux et trois jours après la mort. — Dans une goutte de sperme en préparation microscopique, entre lame et lamelle, les spermatozoïdes restent vivants un jour et plus, pourvu qu'on évite la dessiccation de la préparation, pour les animaux à sang froid (disposition dite chambre humide), et, pour les animaux à sang chaud, pourvu qu'on évite la dessiccation et le refroidissement (chambre humide chauffée). Mais c'est surtout dans les organes génitaux des femelles que les spermatozoïdes survivent le plus longtemps, trouvant là des liquides, un milieu approprié à leur vie. Déjà Leeuwenhoek avait constaté avec étonnement des spermatozoïdes mobiles dans l'utérus et les trompes d'une chienne plus de trois heures après le coït. Or depuis cette époque, les observations sur ce sujet se sont multipliées et ont donné des résultats bien plus significatifs. Chez la chienne, la lapine, ce n'est plus trois heures, mais six à huit jours, d'après les recherches de Bischoff, de Prévost et Dumas; six jours chez la vache, huit à douze jours chez la poule, douze jours chez la femelle du lézard vert, etc. Enfin les chauves-souris présentent ce fait très curieux, que, le coït s'accomplissant à la fin de l'automne, les femelles s'endorment du sommeil hibernal en conservant leurs cornes utérines gonflées de sperme; et c'est seulement lors du réveil printanier que ces spermatozoïdes, qui ont conservé toute leur vitalité, accomplissent la fécondation, car c'est seulement alors que se fait l'ovulation. On sait du reste que, chez les abeilles, la femelle ou reine peut conserver, pendant trois ou quatre ans, dans son réservoir séminal, des spermatozoïdes toujours capables de produire la fécondation.

Conservation des spermatozoïdes vivants.

Cette *conservation* des spermatozoïdes montre que le coït et la fécondation sont des actes qui sont loin d'être simultanés et peuvent même être séparés par un intervalle considérable. Chez la femme même, les gynécologistes ont eu l'occasion de retrouver des spermatozoïdes vivants, dans l'utérus, six et huit jours après le dernier coït. Les spermatozoïdes restent donc emmagasinés dans les organes femelles, prêts à féconder

Copulation et fécondation.

l'ovule qui sera ultérieurement émis par l'ovulation; les plus agiles vont se grouper vers le pavillon de l'oviducte, où ils sont comme à l'affût de l'ovule qui sortira de l'ovaire. Chez les animaux multipares, si les ovules sortent de l'ovaire à des périodes séparées par des intervalles d'un ou plusieurs jours, le sperme d'une seule copulation suffit cependant à féconder tous les ovules produits par ces ovulations successives. Chez la poule par exemple, on a constaté que, quand on la sépare du coq, les cinq ou sept œufs qu'elle pond ensuite sont encore capables de se développer, c'est-à-dire ont été fécondés par le sperme emmagasiné au niveau du pavillon de l'oviducte; la poule mettant un intervalle de près de deux jours entre chaque ponte, les spermatozoïdes emmagasinés, et qui ont pu féconder cinq ou sept ovules successifs, se sont donc conservés vivants pendant huit à douze jours, comme nous l'ayons dit précédemment.

Influence de divers agents sur les mouvements des spermatozoïdes. — Mais cette conservation des spermatozoïdes vivants n'a lieu que dans les liquides qui sont leurs milieux naturels (sperme, liquides des voies génitales de la femelle) ou dans des liquides analogues, capables de conserver les cellules vivantes (sérum du sang, lymphe, humeur aqueuse de l'œil, sérum artificiel formé par une solution de chlorure de sodium à 7 p. 1000 d'eau, avec un peu d'albumine). L'*eau pure* tue immédiatement les spermatozoïdes; cependant les spermatozoïdes des animaux aquatiques, à fécondation externe (poissons osseux) vivent un certain temps dans l'eau. Comme pour les cellules à cils vibratiles, le mouvement est arrêté et la mort de l'élément est bientôt produite par l'adjonction de quelques gouttes d'un *acide* quelconque; nous savons en effet que les cellules ne peuvent vivre que dans un milieu alcalin; le sperme est alcalin, les liquides des voies génitales de la femelle sont normalement alcalins, et, s'ils deviennent anormalement acides par suite d'un processus pathologique quelconque, cette réaction acide suffit pour produire la stérilité, en tuant les spermatozoïdes. Les *liquides alcalins*, au contraire, paraissent exciter les mouvements des spermatozoïdes, et même les

Mort des spermatozoïdes par l'eau ;

par les acides ;

réveiller si, après les avoir éteints par l'adjonction d'un acide, on se hâte, avant mort complète, de ramener dans le liquide une réaction alcaline. Le froid paralyse et tue, nous l'avons fait entendre ci-dessus (préparation en chambre chaude) les spermatozoïdes des animaux à sang chaud; il agit moins énergiquement sur ceux des animaux à sang froid, et, par exemple, des spermatozoïdes de truite se sont montrés encore aptes à fécondation après avoir été conservés pendant quatre jours dans de l'eau congelée. Une légère élévation de température excite au contraire les spermatozoïdes, mais elle ne doit pas dépasser 50 degrés; sans quoi, comme pour les cellules vibratiles et les éléments amiboïdes, la mort est aussitôt produite. Les narcotiques (par exemple l'hydrate de chloral) arrêtent les mouvements des spermatozoïdes; sur les échinodermes (étoiles de mer) à fécondation externe, Hertwig a fait d'intéressantes expériences montrant que les spermatozoïdes ainsi narcotisés reprennent leurs mouvements et fécondent l'œuf lorsqu'on substitue de l'eau de mer pure à l'eau de mer additionnée de chloral, c'est-à-dire lorsqu'on permet à ces éléments anatomiques de sortir de leur état de narcose.

par le froid;

par la chaleur (au-dessus de 50°).

Dans toute cette étude sur les mouvements des spermatozoïdes, leur conservation, et les influences qui les modifient, nous avons toujours trouvé une similitude complète, entre eux et les cellules à cils vibratiles. Cette similitude physiologique se poursuit au point de vue morphologique, c'est ce que va nous démontrer l'étude de la constitution intime et du développement des spermatozoïdes.

En tout ils se comportent comme des cellules vibratiles.

Constitution du spermatozoïde. — Quand on traite les spermatozoïdes par divers réactifs, on observe, dans la manière dont se comportent chacune de leurs parties, des différences qui assignent une signification morphologique spéciale à ces parties. Ainsi, par les réactifs colorants, la tête se colore beaucoup plus que le segment intermédiaire ou corps; la tête se colore en rouge vif, le corps en rouge très pâle. Par l'action de l'acide acétique, le corps se gonfle légèrement (fig. 52), devient plus transparent, moins nettement dessiné, la tête prend au contraire un aspect plus net, se détache mieux. Ces réactions

simples nous font déjà voir que la tête a les réactions d'un noyau, ou au moins de la nucléine, et le corps celle du protoplasma. Le spermatozoïde aurait donc, morphologiquement, la signification d'une cellule à cil vibratile, dont les diverses parties se trouveraient disposées bout à bout, le noyau en avant, le protoplasma au milieu, et le cil vibratile à l'autre extrémité. Cette interprétation a été confirmée et complétée par les très nombreuses recherches récentes sur la constitution des spermatozoïdes, recherches commencées par Schweiger-Seidel en 1865, et continuées par les travaux de Jensen, de Ballowitz, de Prenant, pour ne citer que les principaux auteurs dont les noms se rapportent à cette question. On a distingué, comme anciennement, au spermatozoïde, trois portions : la tête ou *segment céphalique*, un corps ou *segment intermédiaire*, et enfin un *segment caudal* [1].

Le spermatozoïde représente une cellule vibratile.

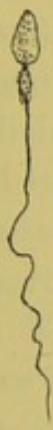


Fig. 52. — Spermatozoïde de l'homme : le segment intermédiaire, légèrement gonflé par l'action de l'acide acétique, est bien distinct (comparer avec la fig. 48, p. 121).

Le *segment céphalique* est essentiellement formé par la substance nucléaire, par de la chromatine ; mais cette chromatine n'est pas, comme dans le noyau d'une cellule ordinaire, divisée en grains et en filament ; elle est condensée, et forme une petite masse compacte. C'est que le spermatozoïde est destiné à porter, sous le plus petit volume possible, la chromatine mâle dans l'ovule. Mais à la surface de cette portion chromatique du segment céphalique, on trouve, selon les animaux, diverses formations qui représentent une enveloppe plus ou moins complète de protoplasma modifié ; c'est ainsi qu'on a décrit une pointe, un bouton céphalique peu colorable à l'extrémité antérieure de la tête ; c'est ainsi que, chez le rat, il y a un véritable capuchon céphalique, sous forme d'une mince membrane pâle coiffant les trois quarts antérieurs de la tête (fig. 53,

La tête est le noyau de la cellule.

1. Jensen, *Untersuch. ub. die Samenkörper der Saugethiere, Vögel und Amphibien.* (Arch. f. mikr. Anat., 1887.) — A. Prenant, *Note sur la structure des spermatozoïdes chez l'homme.* (Compt. Rend. de la Soc. de Biologie, mars 1887.) — Ballowitz, *Untersuch. ub. die Struktur der Spermatozoen.* (Arch. f. mikr. Anat., 1890.)

A); toutes ces parties accessoires de la tête sont des appareils de protection, formés de protoplasma modifié et aussi réduit en masse que possible. Le capuchon que nous venons d'indiquer affecte parfois la disposition d'une crête spiroïde; c'est alors un

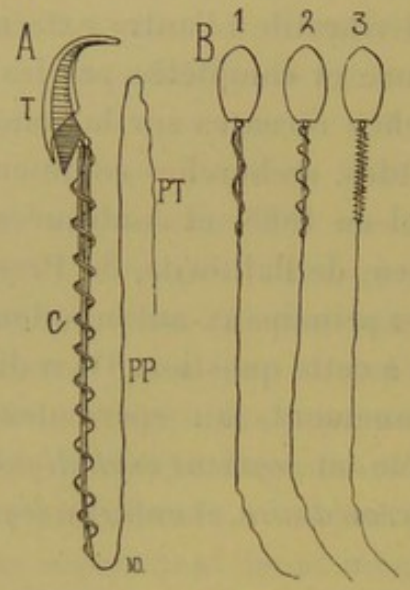


Fig. 53. — Spermatozoïdes ; constitution et évolution.

A. Spermatozoïde du rat. — T. Segment céphalique avec une membrane formant capuchon.—C. Segment intermédiaire, avec son filament central et son filament d'enveloppe disposé en spire. — PP, pièce principale et PT pièce terminale du segment caudal.

B. Spermatozoïdes du cheval, plus ou moins avancés dans leur développement (de 1 à 3 les spires du segment intermédiaire deviennent plus serrées).

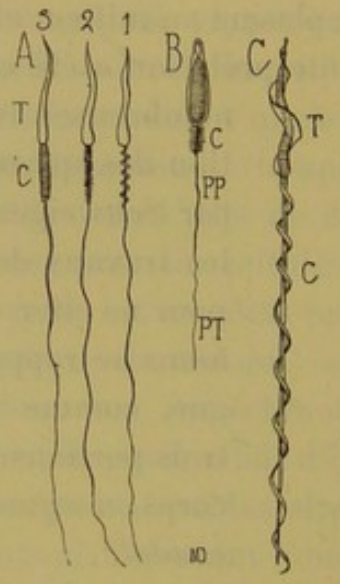


Fig. 54. — Spermatozoïdes de divers oiseaux.

A. Du coq ; de 1 à 3 les spires du segment intermédiaire sont plus serrées, et le spermatozoïde approche davantage de l'état achevé. — B. Du coucou. — C. Du pinson ; remarquer la crête spiroïde du segment céphalique. — Le segment caudal n'est pas représenté. — Les autres lettres comme dans la figure précédente.

appareil destiné à faciliter la pénétration du spermatozoïde dans l'ovule (C, fig. 54).

Complexité du segment intermédiaire.

Le *segment intermédiaire* se montre formé d'un *filament central* ou *axile* et d'une membrane ou filament spiral, enroulé autour de lui et dit *filament d'enveloppe*. Chez le rat (fig. 53, A), ces deux filaments sont particulièrement bien visibles : le central se laisse décomposer en deux filaments secondaires, simplement juxtaposés, plus ou moins intimement unis sur une partie de leur trajet, mais toujours bien distincts à leur partie initiale, près de la tête. Le filament d'enveloppe ne se révèle

souvent que par un aspect transversalement strié du segment intermédiaire, surtout sur le spermatozoïde complètement achevé, mûr ; mais quand on examine, chez le cheval (fig. 53, B) ou chez le coq (fig. 54, A), des spermatozoïdes un peu avant la fin de leur développement, on voit d'abord une traînée de protoplasma qui s'enroule, en spires très allongées et à tours peu nombreux, autour du filament axile ; puis cette traînée s'amincit, prend l'aspect filamenteux, et multiplie ses tours spiroïdes ; enfin ces tours deviennent si nombreux et si étroitement serrés les uns contre les autres, que le segment intermédiaire prend l'aspect d'un bâtonnet strié transversalement, dont le centre est occupé par le filament axile (fig. 54, A, en 3) ; chez le rat, le filament d'enveloppe décrit des tours assez écartés, de sorte qu'il est bien visible, autour du double filament axile (fig. 53, A). — La longueur relative du segment intermédiaire est très variable : court chez l'homme, les oiseaux, il est plus long chez le cheval, et plus long encore chez le rat. — En présence de ces dispositions, on est porté à penser que le segment intermédiaire représente la principale partie du corps cellulaire de la cellule mâle ; dans ce corps protoplasmique aurait été élaboré le filament axile, comme les fibrilles des muscles sont élaborées dans le protoplasma de la cellule musculaire ; puis le reste du protoplasma se dispose de manière à former la membrane ou filament spiroïde d'enveloppe.

Ce segment intermédiaire est le *corps cellulaire.*

On trouve souvent, à l'union des segments céphalique et intermédiaire, interposé un (ou deux) corpuscule sphérique, dit *bouton caudal, granule basal ;* il paraît présenter les caractères de la paranucléine, c'est-à-dire de certains nucléoles du noyau (p. 49) ; ainsi, dans cette disposition bout à bout que prennent les parties constituantes de la cellule spermatique, le ou les nucléoles paranucléiniens se localiseraient à la base du noyau, c'est-à-dire du segment céphalique.

Le *segment caudal* n'a pas la constitution simple qu'on lui attribuerait à première vue ; déjà chez quelques espèces il se montre normalement double, c'est-à-dire formé de deux filaments (p. 122) ; en réalité, le nombre des filaments composants est beaucoup plus grand ; par l'action de la putréfaction on voit

Segment caudal décomposable en fibrilles ou cils.

ce segment se laisser décomposer en dix ou onze fibrilles extrêmement fines ; on obtient le même effet par la macération prolongée dans le réactif appelé *alcool au tiers* (Ranvier : 1 partie d'alcool pour 3 parties d'eau) ; cet alcool au tiers est le type des réactifs dissociants, c'est-à-dire dissolvant le ciment qui soude diverses cellules entre elles, diverses formations cellulaires l'une à l'autre. Nous en concluons donc que le segment caudal est constitué par une dizaine de cils (cils vibratiles) soudés en un seul gros flagellum ; et on connaît en effet des exemples de cellules vibratiles dont les cils se soudent, pour chaque corps cellulaire, en un gros cil composé.

Complexité du segment caudal.

Très souvent le segment caudal laisse, suivant sa longueur, distinguer deux parties : une *basale*, dite *pièce principale*, qui présente la composition fibrillaire sus-indiquée, et une *terminale* (extrémité de la queue), dite *pièce terminale*, laquelle est irréductible, ne se décomposant par aucun réactif en fibrilles. On est donc arrivé à penser que ce segment caudal serait formé par une fibrille centrale, se poursuivant jusqu'à son extrémité, et entourée, seulement dans la première portion de son trajet (pièce principale), par une couche de fibrilles enveloppantes soudées à elle ; en d'autres termes, la pièce terminale serait cette fibrille centrale, principale, se dégageant des autres fibrilles plus courtes et poursuivant seule son trajet. Dans ce cas, on comprendrait que, dans les longs spermatozoïdes du triton, et des batraciens urodèles en général, l'espèce de membrane ondulante observée sur la queue serait formée par ces fibrilles périphériques disposées d'une manière particulière sur la fibrille principale. Mais il faut encore apporter bien des réserves à ces dernières interprétations ; en effet, si parfois le segment caudal est bien distinct du segment intermédiaire, si on trouve même à ce niveau un corpuscule interposé, dit *bouton intercaudal* (Prenant), souvent aussi la séparation de ces parties est mal indiquée, on ne reconnaît pas nettement où cesse le segment intermédiaire et où commence le segment caudal, de sorte que peut-être ce qu'on a considéré, aussi bien chez certains oiseaux que chez les urodèles, comme une queue munie d'un filament spiroïde, ne serait qu'un très long segment inter-

médiaire avec son filament d'enveloppe à tours spiroïdaux.

Tous ces nombreux détails de constitution, pour l'analyse desquels il a fallu examiner les spermatozoïdes des espèces les plus diverses, se retrouvent-ils sur les spermatozoïdes de l'homme? Ceux-ci, par leurs petites dimensions, ne sont pas favorables à ces recherches; mais une fois ces dispositions constatées sur d'autres espèces, on les a presque toutes retrouvées sur le spermatozoïde humain. On y a reconnu, sur la tête, une *pointe céphalique* terminale, distincte, par sa moindre colorabilité, de la masse de nucléine céphalique; on y a même entrevu une enveloppe ou membrane spiralée; sur le segment intermédiaire, qui est relativement très court, on a retrouvé le *filament d'enveloppe spiralé*, mais seulement sur les spermatozoïdes non encore parfaitement mûrs, car sur ceux qui sont achevés les traits spiralés deviennent si serrés et si fins que le segment devient d'apparence homogène, quoique laissant voir encore, dans son axe, le filament central; enfin on a décomposé le segment caudal en ses fines fibrilles; mais il ne paraît pas y avoir lieu ici à distinguer une pièce principale et une pièce terminale. Enfin la présence du bouton caudal (granule basal) entre les segments céphalique et intermédiaire a été également constatée.

Cas des spermatozoïdes de l'homme.

Signification morphologique (cellulaire) du spermatozoïde. — Il nous est maintenant facile de concevoir ce qu'est un spermatozoïde au point de vue de la morphologie cellulaire. Revoyons, dans une vue d'ensemble, les nombreux rapports que nous avons signalés entre lui et une cellule à cils vibratiles. Soit une cellule à cils vibratiles (fig. 55 en A) avec son corps protoplasmique et son noyau. Supposons que le noyau se déplace de la région centrale pour aller occuper l'extrémité opposée à celle où sont implantés les cils, et qu'en même temps la cellule s'allonge légèrement (B, fig. 55). Si alors la mince couche de protoplasma qui entoure le noyau forme à celui-ci une armature antérieure (pointe au bouton céphalique) et une enveloppe ou capuchon, en même temps que la chromatine du noyau se condense et fusionne tous ses microsomes chromatiques en une masse compacte de nucléine, nous obtiendrons

Analogies avec une cellule à cils vibratiles.

ainsi (fig. 55, C et D) la tête ou segment céphalique, qui conservera une forme rappelant encore celle d'un noyau (tête ovoïde des spermatozoïdes d'un grand nombre de mammifères) ou pourra s'allonger en bâtonnet droit ou spiralé (oiseaux, batraciens, poissons). Que le protoplasma de la région où n'est pas le noyau élabore dans son centre un filament axial (fig. 55, B, C), puis se transforme lui-même en une membrane ou filament d'enveloppe, et nous aurons le segment intermédiaire du spermatozoïde (fig. 55, D). Enfin que les cils vibratiles se soudent en deux masses (spermatozoïdes à deux queues) ou en une masse unique, et nous avons le segment caudal.

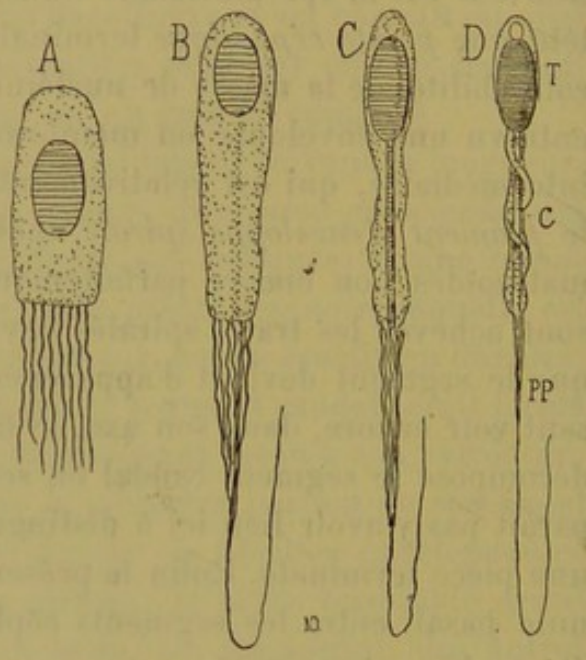


Fig. 55. — Schéma de la signification morphologique (cellulaire) du spermatozoïde en partant d'une cellule à cils vibratiles (A), qui s'allonge (B), dont les cils se soudent, tandis que le protoplasma élabore un filament axial (C), pour aboutir finalement au spermatozoïde (D) avec ses divers segments (T, C, PP, voir les figures précédentes).

Le spermatozoïde est une cellule vibratile.

Le spermatozoïde est donc une *cellule vibratile*, mais une cellule vibratile *perfectionnée*, car tout son protoplasma, excepté les très minces et variables portions qui s'annexent à la tête, s'est transformé en *organes de locomotion*. En effet, le segment intermédiaire, avec son filament axial, évidemment de même nature qu'un cil vibratile, prend part aux mouvements d'ondulation et aux mouvements en vrille, aussi bien que le segment caudal proprement dit, et, au point de vue fonctionnel, le spermatozoïde n'est formé que de deux parties, la tête et la queue, celle-ci comprenant et le segment intermédiaire et le segment caudal. C'est pourquoi divers auteurs ont adopté, pour la description du spermatozoïde, cette manière de classer et énumérer ses parties; ils lui distinguent seulement une portion

céphalique et une portion caudale, et distinguent dans celle-ci une *pièce d'union* (segment intermédiaire), une pièce principale, et enfin une pièce terminale. Nous n'avons pas adopté cette nomenclature, car elle nous a semblé prêter à confusion; mais nous devions la signaler, sans quoi on ne comprendrait pas que le bouton ou granule situé entre le segment céphalique et le segment intermédiaire ait pu recevoir le nom de *bouton caudal* (p. 131), car il n'a de rapport avec la queue que si, selon la nomenclature que nous venons d'indiquer, on fait commencer celle-ci déjà avec le segment intermédiaire; semblablement le *bouton intercaudal* (p. 132) ne justifie ce nom que par les mêmes considérations.

Conception simplifiée de ses parties.

Quoi qu'il en soit, le spermatozoïde est une cellule dont tout le noyau est de chromatine, et dont tout le protoplasma s'est transformé en appareil locomoteur. Pourquoi cela? C'est que le spermatozoïde est un élément hautement différencié pour une fonction toute spéciale, celle de porter la chromatine mâle dans la cellule femelle; donc il se réduit à une masse de chromatine condensée et munie d'un appareil vecteur; toute autre production protoplasmique, tout autre reste de protoplasma non vecteur lui serait inutile et même nuisible, car le spermatozoïde devant s'insinuer dans l'œuf doit présenter des dimensions aussi petites et une forme aussi effilée que possible. A cet égard le contraste est grand entre le spermatozoïde et l'ovule : celui-ci, qui reste en place, qui attend le spermatozoïde, qui se laisse pénétrer, n'a pas besoin d'appareil vecteur; mais, comme il doit fournir les matériaux de nutrition au nouvel être qui se développera de lui, son protoplasma a essentiellement pour fonction de s'assimiler activement et d'élaborer une provision nutritive; aussi l'ovule présente-t-il toujours des dimensions relativement grandes, colossales chez quelques animaux.

Fonction spéciale du spermatozoïde.

Grand contraste entre l'ovule et le spermatozoïde.

Développement des spermatozoïdes; spermatoblastes. — Le développement des spermatozoïdes va confirmer les conclusions auxquelles nous venons d'arriver. Chaque spermatozoïde provient de la transformation d'une cellule testiculaire dite *spermatoblaste;* nous étudierons d'abord cette trans-

formation, puis nous rechercherons quelle est, dans le testicule, l'origine de ce spermatoblaste lui-même[1].

Anciennes idées.

La formation du spermatozoïde par une cellule a été longtemps enveloppée d'obscurité; à l'époque où on se contentait, pour cette étude, de dissocier le contenu d'un tube testiculaire dans l'eau pure qui altère profondément et détruit même les éléments délicats de ce tube, on a pu parler de formation du spermatozoïde par des granulations se plaçant bout à bout, par élaboration dans l'intérieur de la cellule. Ce temps n'est plus; grâce à l'emploi des réactifs fixateurs délicats (acide osmique, alcool absolu, liquide de Flemming), on a pu démontrer que le spermatozoïde résulte de la transformation *in toto* d'une cellule préexistante (*spermatoblaste*); c'est surtout par les études d'histologie comparée que ce résultat a été obtenu, les spermatozoïdes volumineux de certains animaux permettant de mieux suivre la transformation[2]. Nous nous bornerons ici à donner quelques exemples démonstratifs, empruntés notamment aux recherches de Jensen.

Notion des spermatoblastes.

Transformation des spermatoblastes chez les mollusques.

Chez les mollusques (fig. 56) le spermatoblaste est d'abord une cellule type, formée d'un corps protoplasmique avec un noyau. Ce corps protoplasmique, de forme arrondie ou un peu ovale, s'allonge légèrement : le noyau se trouve alors placé dans l'une de ses extrémités, tandis que sur l'autre prend naissance un filament qui rappelle l'aspect d'un gros cil vibratile (fig. 56, A). Bientôt, dans le corps protoplasmique devenu de plus en plus allongé, il se produit, depuis le lieu d'insertion de ce cil vibratile jusqu'au niveau du noyau, une élaboration protoplasmique sous forme de grains, qui se disposent en série linéaire, puis se fusionnent en un filament central, intraprotoplasmique (fig. 56; B, C). Dès ce moment, le spermatoblaste, dont le noyau s'est également allongé, présente les segments successifs qu'on reconnaît dans un spermatozoïde; le noyau sera le segment céphalique, le corps protoplasmique avec son filament axile

1. Prenant, *Les idées nouvelles sur la formation des spermatozoïdes.* (Revue générale des sciences, 15 octobre 1895.)

2. Mathias-Duval, *Sur la spermatogénèse chez les mollusques gastéropodes.* (Revue des sciences naturelles, Montpellier, 1878.) — *Recherches sur la spermatogénèse chez la grenouille.* (*Ibid.*, 1880.)

sera le segment intermédiaire, le filament terminal, qui a été le premier à se développer, sera le segment caudal. Le noyau, en émergeant pour ainsi dire du protoplasma, et en s'allongeant en bâtonnet (fig. 56; C, D), devient un segment céphalique bien caractérisé; le protoplasma qui entoure le filament axile se dispose graduellement autour de lui en filament spiroïde; mais de ce protoplasma une partie semble couler, pour ainsi dire, comme le suif le long d'une chandelle, sur le filament caudal (fig. 56, D), et s'y organise enfin, sans que toutefois cette transformation ait pu être suivie dans ses détails, pour former les fines fibrilles enveloppantes, tandis que le filament caudal primitif devient la fibre centrale de la queue.

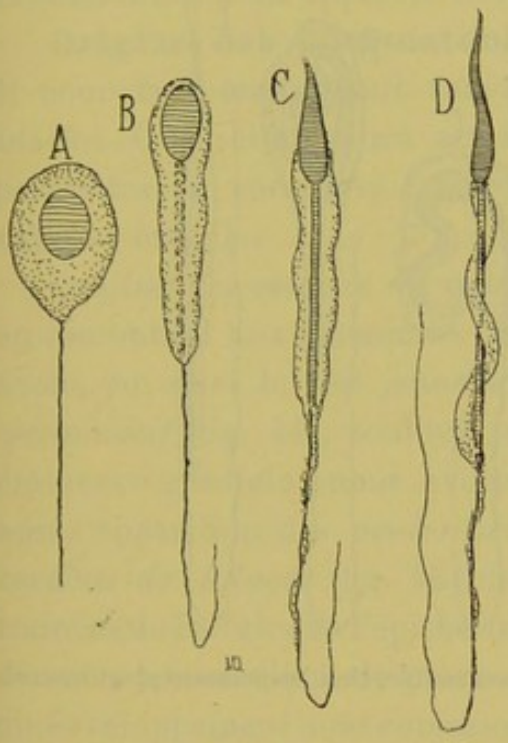


Fig. 56. — Schéma de l'évolution d'un spermatoblaste en spermatozoïde chez les mollusques.

Chez les batraciens et chez les poissons plagiostomes, les choses se passent à peu près de même, comme le montre la figure 57, avec quelques détails particuliers également bien visibles dans cette figure. En effet, après apparition, comme ci-dessus, du filament primaire de la queue, et du futur filament axial du segment intermédiaire, le protoplasma élabore, au niveau de l'extrémité antérieure du noyau, un *corpuscule céphalique* remarquable par sa réfringence. Ensuite le noyau s'allonge en un long bâtonnet qui reste longtemps inclus dans le protoplasma, où, à cause de sa longueur de plus en plus grande, il est forcé de se contourner en circonvolutions multiples (fig. 57, C, D); enfin il émerge du protoplasma, au moins par sa partie antérieure (fig. 57, D), et se dégage comme tête nettement reconnaissable, munie à son extrémité libre d'un bouton céphalique,

Chez les batraciens.

qui n'est autre chose que ce corpuscule céphalique précédemment élaboré par le protoplasma (E, fig. 57).

Chez les mammifères.

Chez les mammifères, les dimensions exiguës de ces éléments rendent l'observation difficile; mais ce qu'on a pu suivre de ces transformations répond aux descriptions précédentes. D'ailleurs ce que nous avons dit précédemment du spermatozoïde du cheval (B, fig. 53), en étudiant son segment intermédiaire non encore complètement achevé, montre que le développement est

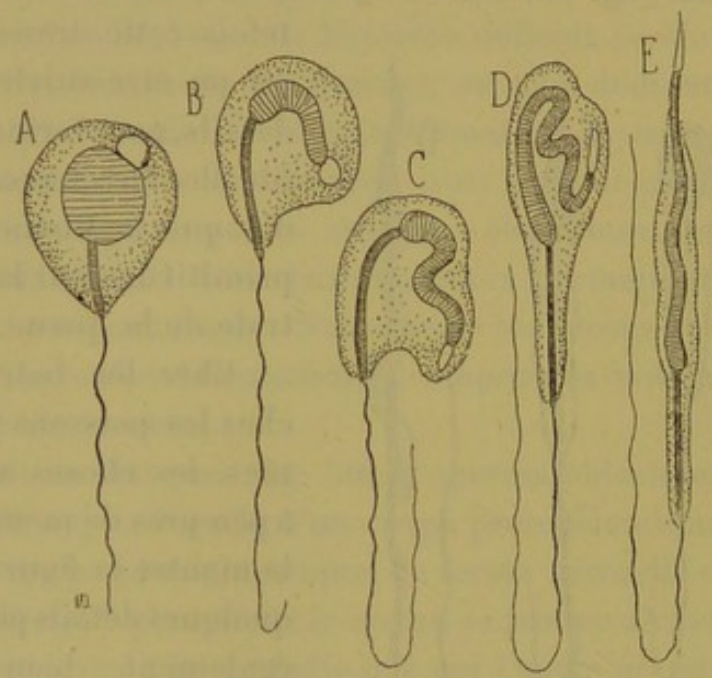


Fig. 57. — Schéma de l'évolution du spermatozoïde, chez les poissons plagiostomes

le même que chez les mollusques. Souvent on trouve, dans une préparation de sperme humain, quelques spermatozoïdes qui paraissent munis, au-dessous de la tête, de minces expansions membraniformes qu'on a comparées à une collerette. C'est le segment intermédiaire, dont le filament axile est encore entouré d'une couche de protoplasma non complètement encore transformé en filament spiroïde d'enveloppe (fig. 52).

Dans ces observations diverses, la seule chose qui n'apparaisse pas nettement, c'est la formation du segment caudal par l'agglomération de plusieurs filaments distincts; sans doute, ce segment caudal n'est pas simple, mais multiple dès son origine; seulement les fibrilles composantes sont agglutinées

dès leur formation. En tout cas, sur le spermatozoïde achevé, soumis aux réactifs de dissociation, cette constitution fibrillaire multiple est évidente. De tous les faits qui résultent de cette transformation *in toto* de la cellule spermatoblaste en spermatozoïde, le plus essentiel et aussi le plus évident, c'est que la tête du spermatozoïde est un noyau de cellule; et quelques lacunes que présente la connaissance de ces transformations, il n'en est pas moins évident que le spermatozoïde est une cellule où tout arrive à se réduire à un noyau de chromatine muni d'un appareil vecteur.

Le spermatozoïde est un noyau avec un appareil vecteur.

Origine des spermatoblastes; spermatogénèse. — Il nous faut maintenant remonter à l'origine des spermatoblastes. Cette étude aura cet intérêt particulier qu'elle nous permettra de comparer la provenance des cellules sexuelles mâle et femelle.

Origine des cellules du tube séminipare. — Précédemment, en remontant aux premières origines des ovules (p. 113), nous avons vu, chez le très jeune embryon, se former l'*épithélium germinatif* (fig. 44), soulevé par la masse mésodermique dite éminence génitale; nous avons vu cet épithélium germinatif, après apparition des *ovules primordiaux*, former les *tubes* ou *cordons de Pfluger* (fig. 45), lesquels sont constitués par des traînées de cellules de l'épithélium germinatif, avec interposition d'ovules primordiaux de place en place. Or ces premiers stades du développement sont communs à la glande génitale mâle (testicule) et à la glande génitale femelle (ovaire). Le testicule commence à se développer par les formations dites tubes de Pfluger, avec ovules primordiaux, et il est impossible au début de distinguer si l'éminence génitale sera un testicule ou un ovaire. La différence ne commence qu'au moment où, dans le futur ovaire, les tubes de Pfluger s'étranglent en chapelet (fig. 45), pour, ce chapelet s'égrainant, se diviser en segments sphériques dont chacun sera un ovisac. Dans le futur testicule, ces étranglements ne se produisent pas; les tubes de Pfluger resteront à l'état de tubes, et deviendront les *tubes séminipares*. Les ovules primordiaux qu'ils renferment de place en place s'atrophieront peu à peu, disparaîtront, et il ne subsis-

Même origine pour les glandes génitales mâle ou femelle.

Tubes de Pfluger et tubes séminipares.

tera que les cellules épithéliales (épithélium germinatif) qui deviendront les cellules de l'épithélium qui tapisse la face interne des canalicules séminipares (*cellules pariétales*), et qui sont les éléments d'origine des spermatoblastes.

Ainsi, dans les *tubes de Pfluger* de la glande génitale à son début, on trouve côte à côte les cellules d'origine des éléments mâle et femelle, à savoir : d'une part, les *cellules centrales* ou ovules primordiaux, qui disparaîtront dans la glande mâle différenciée, et au contraire persisteront et grossiront de plus en plus dans la glande évoluant selon le type femelle; et, d'autre part, les *cellules pariétales* (épithélium germinatif), qui dans la glande femelle ne formeront que les cellules de la granuleuse de l'ovisac, éléments secondaires et sans rôle sexuel, tandis que dans la glande mâle elles deviendront les cellules d'origine des éléments mâles essentiels, des spermatoblastes et par suite des spermatozoïdes. La glande génitale est donc hermaphrodite au début; on comprend donc qu'elle puisse, en quelques cas exceptionnels, demeurer dans cet état, ou bien qu'elle puisse évoluer en partie selon le type femelle, en partie selon le type mâle. Mais en dehors de ces anomalies, les ovules primordiaux disparaissent de bonne heure des tubes séminipares; cependant on en a encore trouvé chez des mammifères non adultes, et Balbiani a constaté la présence de quelques-uns dans le testicule d'un enfant de dix ans. De ces dispositions primitives, nous retiendrons surtout ce fait que les cellules mâles et les cellules femelles sont proches parentes; leur différenciation, en partant de la forme souche représentée par les éléments de l'épithélium germinatif, est un des plus beaux exemples de ce fait général que les cellules les plus spécialisées dérivent de formes cellulaires indifférentes, qui évoluent selon des types divers; c'est ainsi du reste que tous les éléments si spéciaux de nos tissus ont pour origine commune, pour premier ancêtre cellulaire, la cellule œuf.

Hermaphrodisme primitif.

Spermatogénèse. *Exposé des faits.* —Connaissant l'origine des cellules pariétales du testicule, il nous faut, pour compléter le cycle de ces évolutions, voir comment elles produisent les spermatoblastes. Cette étude de la *spermatogénèse* est l'une

des questions les plus délicates et les plus controversées de l'histologie, parce que, quand on examine le contenu d'un tube séminipare, on se trouve en présence de formes cellulaires nombreuses et diverses, dont il est difficile de saisir la filiation, de manière à déterminer exactement les séries de transformations qui, en partant de la cellule pariétale, aboutissent au spermatoblaste et par suite au spermatozoïde. Difficultés de cette étude.

Sur la coupe transversale d'un tube séminipare d'un mam-

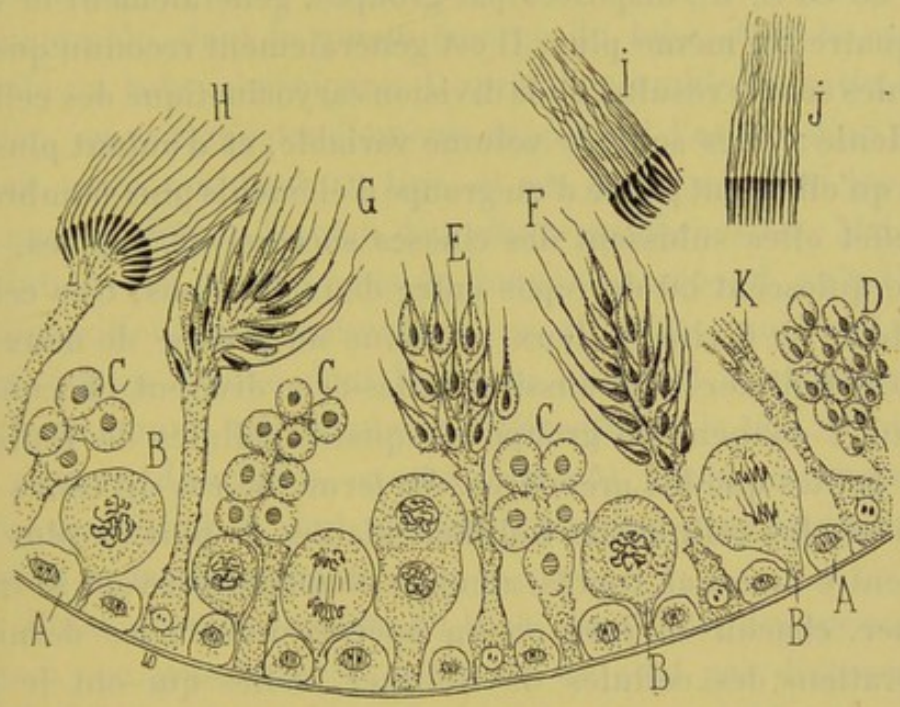


Fig. 58. — Spermatogénèse chez un mammifère (Rat).

A, A. Cellules pariétales. — B, B, B. Cellules de Henle. — C, C. Cellules de Kölliker, à l'état de spermatoblastes en D. — E, F, G, H. Cellules de Sertoli portant des spermatoblastes de plus en plus avancés dans leur transformation en spermatozoïdes. — I, J. Faisceaux de spermatozoïdes devenus libres. — K. Reste d'une cellule de Sertoli dont s'est détaché un faisceau de spermatozoïdes.

mifère en pleine activité spermatogénique, on trouve, en allant de la périphérie du tube vers sa lumière, les cellules suivantes (fig. 58) :

a. Les *cellules pariétales* (ou cellules souches) qui, sous forme d'un épithélium discontinu, reposent par une de leur face sur la paroi, sur la membrane propre du tube (fig. 58 en A, A, A). Ces cellules sont du reste assez variables comme volume; elles présentent des phénomènes évidents d'accroissement et des formes de transition entre elles et les suivantes. Cellules pariétales (périphériques).

Cellules de Henle : grosses ; en division.

b. De grosses cellules, dites *cellules de Henle* (fig. 58 en B, B), qui ne sont que certaines des précédentes devenues plus volumineuses, et ayant quitté la paroi du tube, à laquelle elles restent cependant attachées par un pédicule s'insinuant dans les intervalles des cellules précédentes ; ces cellules de Henle présentent des figures caryocinétiques à divers stades ; elles sont en train de se diviser chacune en deux.

c. Des cellules relativement petites, dites *cellules de Kölliker* (fig. 58 en C, C), disposées par groupes, généralement de deux ou quatre ou même plus. Il est généralement reconnu que ces cellules sont le résultat de la division caryocinétique des cellules de Henle ; elles sont de volume variable, et d'autant plus petites qu'elles font partie d'un groupe d'éléments plus nombreux ; en effet elles subissent des cinèses successives, rapides, sans stade quiescent ou de repos entre deux divisions. Une cellule de Henle se divise en deux, et donne un groupe de deux cellules de Kölliker ; tout aussitôt celles-ci se divisent chacune en deux, et donnent un groupe de quatre cellules de Kölliker, plus petites que les premières. Au terme de ces divisions successives, les cellules de Kölliker, placées de plus en plus près du centre du canal, représentent les éléments qui vont se transformer, chacun *in toto*, en un spermatozoïde ; les dernières générations des cellules de Kölliker, celles qui ont le plus petit volume sont donc des *spermatoblastes*, et en effet on y voit bientôt apparaître les transformations que nous avons précédemment indiquées en étudiant l'évolution des spermatoblastes en spermatozoïdes. — Si le contenu du tube séminipare se bornait aux éléments que nous venons d'énumérer, la spermatogénèse paraîtrait un processus bien simple, et on ne concevrait pas que nous l'ayons qualifiée de question délicate et des plus controversées. Mais les tubes séminipares renferment encore les éléments suivants :

Cellules de Kölliker donnant les spermatoblastes.

d. Les *cellules ramifiées de Sertoli* (fig. 58 en E, F, G, H). Ce sont de longs éléments, de longues colonnes de protoplasma, disposées radiairement entre tous les éléments précédents, c'est-à-dire s'étendant depuis la paroi propre du tube jusque dans sa lumière centrale. Elles reposent sur la paroi du tube par

une parti élargie, dite *pied* (d'où le nom de cellules à pied, fig. 59), et renfermant un noyau (noyau basal ou pédieux) ; de ce pied s'élève une tige de protoplasma très irrégulière, car elle reçoit les empreintes des divers éléments entre lesquels elle passe, c'est-à-dire des cellules de Henle, et des groupes de cellules de Kölliker, d'où la présence d'échancrures irrégulières et de prolongements saillants sur le contour de cette tige. Enfin elles se terminent par un segment interne qui s'épanouit en lobes multiples, dans chacun desquels on voit la tête d'un spermatozoïde, dont la queue émerge du lobe, dans la cavité centrale du tube séminipare. D'après l'ensemble de cette description, on voit que ces éléments rappellent l'aspect d'un candélabre, avec son pied, sa tige, et ses bougies ; aussi leur a-t-on encore donné le nom de *cellules en chandelier*. Mais la description que nous venons de donner ne répond qu'à l'une des dispositions que présentent ces éléments, qui sont très divers. On en trouve dont le noyau dit basal n'est pas situé dans le pied, mais à des hauteurs différentes de la tige ; d'autres sont comme décapitées, c'est-à-dire ont perdu le segment interne multilobé, et sont réduites à un pied avec fragment de tige plus ou moins court.

Cellules de Sertoli ou cellules en chandelier.

e. Enfin, dans la lumière du tube, on trouve des *spermatozoïdes à peu près achevés ;* mais ils ne sont pas disposés au hasard, jetés sans ordre, comme dans une préparation de sperme ; ils sont régulièrement groupés en faisceaux (fig. 58 en I, J) ; toutes les têtes occupent l'une des extrémités du faisceau, et toutes les queues sont rangées parallèlement, le faisceau de spermatozoïdes rappelant très exactement une gerbe d'épis de blé régulièrement disposés. Il est de plus facile de constater que chacun des faisceaux ou gerbes de spermatozoïdes n'est autre chose que l'ensemble des spermatozoïdes appartenant à l'épanouissement interne, multilobé, d'une cellule de Sertoli (fig. 58 et fig. 59). On voit en effet toutes les formes de transition, depuis l'épanouissement multilobé plus ou moins large et étalé (fig. 58, E, F, G), dont les lobules se rapprochent, se tassent côte à côte, disposant parallèlement leurs spermatozoïdes en voie d'évolution, pour aboutir au faisceau

Faisceaux de spermatozoïdes.

compact de spermatozoïdes (fig. 58, H). Enfin, quand ce faisceau se détache, la cellule de Sertoli demeure à l'état tronqué ou décapité précédemment décrit, réduite à un pied avec un fragment de tige (fig. 58, K). Quant aux spermatozoïdes, ils restent à l'état de faisceaux libres (fig. 58, I, J), qui, chassés par les produits de nouvelle sécrétion (*vis a tergo*), sont portés peu à peu vers les voies d'excrétion du testicule (épididyme, canal déférent) ; c'est seulement en se mêlant aux liquides produits par ces voies que le faisceau se dissocie et que chacun des spermatozoïdes devient libre et peut présenter ses mouvements individuels.

Interprétation des faits. — On le voit, cette description, où nous n'avons fait que reproduire les faits, ne donnant des interprétations que quand celles-ci s'imposent, cette description présente deux séries de phénomènes qui ne paraissent pas reliés entre eux. D'une part, nous suivons bien l'évolution des cellules pariétales en cellules de Henle, et de celles-ci en cellules de Kölliker, dont les dernières générations sont des spermatoblastes, et nous voyons ces spermatoblastes présenter en effet les premiers stades de leur transformation en spermatozoïdes ; mais ensuite nous retrouvons des spermatozoïdes en voie d'achèvement dans l'expansion multilobée des cellules de Sertoli (fig. 59), et c'est de ces dernières cellules que nous voyons se détacher finalement le faisceau de spermatozoïdes presque achevés. Comment relier entre eux ces deux ordres de faits ?

Recherche de la série évolutive.

Cette question a été l'objet d'innombrables recherches, auxquelles se rattachent les noms de Jensen, Ballowitz, Renson, Sertoli, Biondi, Ebner, La Valette Saint-Georges, Prenant, etc., etc. Ce qui complique l'étude comparée de ces divers travaux, c'est que, pour les éléments multiples du tube séminipare, chaque auteur emploie une nomenclature différente, de sorte qu'on se perd facilement dans cette synonymie. Nous avons choisi, dans la description précédente, des dénominations qui ne préjugent rien, et qui ont l'avantage de rappeler le nom de l'auteur qui a le premier vu et bien décrit l'élément correspondant. Mais maintenant nous pouvons, presque à titre de curiosité, donner

une idée de cette embarrassante synonymie. Les *cellules pariétales* ont été dites : cellules germinatives, cellules souches, cellules folliculeuses, ovules mâles inertes, spermatogonies, etc. ; les *cellules de Henle* ont été dites : cellules séminales, cellules mères, ovules mâles actifs, spermatocytes. Les *cellules de Kölliker* et leurs générations successives jusqu'aux spermatoblastes définitifs, caractérisés par la transformation du noyau en tête de spermatozoïde, ont été dites : cellules filles, spermatocytes de second et de troisième ordre, spermatides, nématoblastes, spermatoblastes. Enfin, pour les cellules de Sertoli, nous avons déjà signalé quelques-uns de leurs divers noms, parce qu'ils résumaient certains détails descriptifs : cellules à pied, cellules en chandelier, cellules de soutien, spermatoblastes.

Difficultés de ces études.

Discordances de nomenclature.

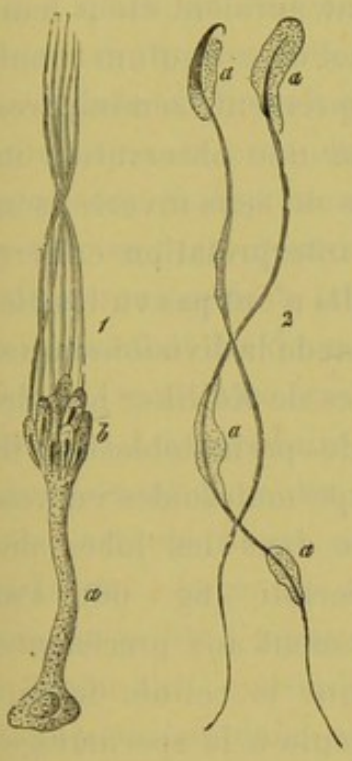


Fig. 59. — Développement des spermatozoïdes du rat (Frey).

En 1, spermatozoïdes en voie d'achèvement fixés dans l'expansion lobulée (*b*) d'une cellule de Sertoli (*a*). — En 2, ces spermatozoïdes isolés et aux diverses parties desquels adhèrent des restes de protoplasma (*a*, *a*).

Parmi ces diverses dénominations, il en est qui ont rapport à des conceptions qui n'ont plus même besoin d'être discutées ; mais, pour donner une idée des phases multiples par lesquelles a passé la question de la spermatogénèse, nous rappellerons brièvement deux de ces théories : 1° Quelques auteurs n'ont pas vu de spermatozoïdes dans les lobes des cellules de Sertoli ; ils ne les ont aperçus que dans les spermatoblastes dérivant des cellules de Kölliker. N'ayant vu les cellules de Sertoli qu'à l'état tronqué, décapité, réduites à un pied et une tige, ils les ont considérées comme des *éléments de soutien*, des colonnes protoplasmiques disposées de place en place comme les pièces d'une palissade, et ne remplissant qu'un rôle mécanique, pour soutenir les éléments interposés, lesquels seuls prendraient part à la spermatogénèse, par l'évolution successive des cellules pariétales aux cellules de Henle, de celles-ci aux cellules

Discordances d'interprétations.

de Kölliker, puis aux spermatoblastes, d'où dériveraient les faisceaux de spermatozoïdes. Bien plus, quelques auteurs ont considéré les cellules de Sertoli comme représentant un produit artificiel, dû aux réactifs qui coaguleraient des substances albumineuses répandues entre les autres véritables cellules; l'aspect irrégulier de la tige des cellules de Sertoli, les empreintes multiples qu'elles présentent auraient été à leurs yeux la preuve qu'il ne s'agirait là que d'un coagulum moulé dans les interstices des éléments proprement séminipares.

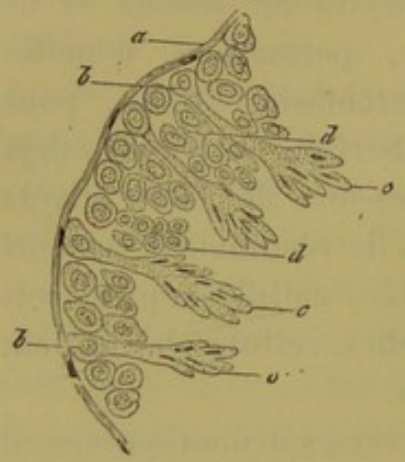


FIG. 60. — Éléments d'un canal séminipare du rat.

a. Paroi propre du canal. — *b*. Cellules de Sertoli, terminées par des grappes de spermatoblastes (*c*). — *d*. Cellules disposées entre les précédentes (Frey).

2° D'autres, par une observation incomplète, dans un sens inverse, sont arrivés à une interprétation entièrement opposée. Ils n'ont pas vu les éléments provenant de la division successive des cellules de Kölliker prendre les caractères de spermatoblastes ; ils n'ont vu des spermatozoïdes en voie d'évolution que dans les lobes des cellules de Sertoli (fig. 60). Par suite, contrairement aux précédents, ils ont pensé que la cellule de Sertoli présidait seule à la spermatogénèse ; les autres éléments, cellules pariétales, cellules de Henle, cellule de Kölliker et leurs générations successives ne seraient que pour produire un liquide destiné à diluer le sperme, et fonctionneraient par multiplication cellulaire, puis fonte des cellules, comme fonctionnent un grand nombre de glandes. Ils ont donc donné à la cellule de Sertoli le nom de spermatoblaste, dénomination impropre en tout cas, même en admettant leur manière de voir. On ne doit en effet nommer spermatoblaste qu'une cellule qui se transforme *in toto* en spermatozoïde; à ce titre, et si on admettait la théorie en question, ce serait chacun des lobes de l'expansion interne de la cellule de Sertoli qui devrait, à proprement parler, prendre le nom de spermatoblaste; la cellule de Sertoli entière serait une grappe, une cellule formant et portant à son extrémité une grappe de spermatoblastes. Ces courtes

indications sur ces deux théories ne seront pas inutiles pour comprendre ce qui va suivre ; mais en tout cas ces deux conceptions, basées sur des observations incomplètes, ne sont plus soutenables aujourd'hui.

Nous l'avons dit, les dernières générations, par cinèse successive, des cellules de Kölliker, aboutissent bien réellement à des spermatoblastes, où on voit commencer les phénomènes de transformation en spermatozoïdes ; mais c'est dans les lobes des cellules de Sertoli qu'on voit s'achever l'évolution des spermatozoïdes, la production des gerbes ou faisceaux d'éléments spermatiques. Comment concilier ces deux faits? Deux manières de voir se présentent ici : nous allons les formuler, puis nous indiquerons celle à laquelle nous nous rattachons et les faits qui nous font lui donner la préférence [1].

Seules interprétations admissibles.

1° D'après une manière de voir, les spermatozoïdes commencent à se produire par transformation des spermatoblastes qui dérivent de la division successive des cellules de Kölliker ; puis, arrivés à un certain degré de développement, ils se déplacent : le groupe de spermatoblastes ou de jeunes spermatozoïdes quitte l'espace situé entre deux cellules de Sertoli pour se porter sur l'extrémité interne de l'une de ces cellules ; celles-ci ne seraient donc pas des lieux de production des spermatozoïdes, mais seulement des organes de protection sur lesquels les spermatozoïdes viennent chercher abri et nutrition. Du reste, il n'y a d'accord, ni sur la manière dont se fait cette migration, ni sur les parties qui constituent la cellule de Sertoli avant cette migration. Pour les uns, la cellule de Sertoli ne serait formée que par un pied et une tige, sans expansion interne multilobée, et ce serait précisément un groupe de spermatoblastes venant se poser sur le bout de cette tige qui for-

Théorie discutable.

1. G. Renson, *De la spermatogénèse chez les mammifères* (Arch. de Biologie de van Beneden, 1882). — G. Hermann, *Rech. sur la spermatogénèse chez les Sélaciens* (Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 1882). — Jensen, *Recherches sur la spermatogénèse* (Arch. de Biologie de van Beneden, 1883). — A. Prenant, *Sur la cytologie des éléments séminaux chez les reptiles* (Compt. Rend. Soc. de Biologie, 7 janvier 1888). — Ebner, *Zur Spermatogenese bei Saügethieren* (Arch. f. mikrosk. Anat., 1888). — L. Guignard, *Sur le développement et la constitution des anthérozoïdes des Fucacées* (Compt. Rend. Acad. des Sciences, 18 mars 1889). — Piana et Sertoli, *Contrib. à l'étude de la fonction spermatogénique* (Arch. Ital. de Biologie, 1894).

merait l'expansion multilobée, de sorte que la cellule de Sertoli, lorsqu'elle est munie de cette expansion, ne serait pas un élément simple, mais une cellule complexe, copulée, résultant de l'union de parties primitivement distinctes. Pour d'autres, au contraire, elle posséderait primitivement ces lobules terminaux, et ce seraient les spermatozoïdes, provenant des spermatoblastes, mais déjà avancés dans leur développement, qui viendraient, sans doute un à un, se loger chacun dans un de ces lobules, en y enfonçant sa tête, pour y parachever son évolution. La cellule de Sertoli aurait alors, entre autres fonctions, celle d'organe d'expulsion, car elle présiderait au groupement des spermatozoïdes en ces gerbes ou faisceaux qu'ensuite on trouve libres dans le tube séminipare.

Interprétations que nous adoptons.

2° Une autre manière de voir cherche à relier d'une manière plus directe les différents éléments cellulaires du testicule : elle pense que, dans leur évolution successive, les cellules pariétales ne perdent jamais le contact avec la paroi du tube, c'est-à-dire que quand une cellule pariétale devient cellule de Henle, elle est encore rattachée à cette paroi par un prolongement, ce qui, en effet, se vérifie facilement (fig. 58) ; que, lorsque la cellule de Henle se divise en cellules de Kölliker, les deux cellules ainsi formées ne se séparent pas complètement et restent réunies par un tractus commun de protoplasma les rattachant à la paroi ; de même, dans les divisions successives qui suivent, les spermatoblastes finalement produits restent groupés ensemble parce qu'ils sont rattachés à ce même tractus, à cette même tige commune de protoplasma les reliant à la paroi ; cette tige est peu ou pas visible, pressée entre les éléments dans les interstices desquels elle doit s'insinuer ; mais, à un moment donné, pour suffire à la nutrition des spermatoblastes, puis des spermatozoïdes, et leur apporter les éléments nutritifs qui viennent du sang à travers la paroi du tube, cette tige se gonfle, écarte les éléments interposés dont elle prend les empreintes, et devient nettement visible sous la forme de cellules de Sertoli. Il n'y a donc pas dans le tube séminipare deux classes d'éléments distincts, l'une représentée par les cellules pariétales, les cellules de Henle, les cellules de Kölliker et les spermato-

blastes, l'autre représentée par la cellule de Sertoli; il n'y a qu'une classe d'éléments, qui forment une seule chaîne continue d'évolution, et la cellule de Sertoli est le dernier terme de cette évolution. Si la cellule de Sertoli possède un noyau pédieux ou basal, c'est que, lors de la caryocinèse de la cellule de Henle, tandis que l'un des deux noyaux produits a continué à se diviser pour donner les générations successives de spermatoblastes, l'autre est demeuré dans la tige protoplasmique commune qui relie un groupe de spermatoblastes à la paroi du tube; et en effet, nous avons dit que souvent le noyau de la cellule de Sertoli occupe une position qui ne répond pas à son nom de noyau basal; situé sur le trajet de la tige, ce noyau se dirige peu à peu vers son extrémité externe, et arrive à l'occuper lorsque la tige, se gonflant, devient bien apparente et qu'elle se dilate, à cette extrémité externe, en un pied renfermant le noyau pédieux.

Une seule chaîne continue d'évolution.

Nous nous rattachons sans restriction à cette interprétation, non pas seulement parce qu'elle est plus simple, plus logique, plus vraisemblable, mais surtout parce qu'elle est confirmée par les observations faites chez les invertébrés et chez les vertébrés autres que les mammifères et les oiseaux. Chez les mammifères, qu'on a généralement étudiés pour la spermatogénèse, l'observation est rendue difficile parce que, à un moment donné, tous les degrés de l'évolution des éléments spermatogéniques se trouvent présents côte à côte, et qu'il est presque impossible de distinguer quel est l'ordre réel de succession des diverses formes de cellules qu'on a sous les yeux; mais chez les batraciens, chez les mollusques qui ne s'accouplent qu'une fois par an, la spermatogénèse n'est pas continue : elle présente un temps de pause, après lequel elle commence graduellement, de sorte qu'il est facile de suivre la filiation et la succession des formes cellulaires en évolution; de même chez les poissons plagiostomes où chaque tube ou capsule spermatique ne donne qu'une seule génération de spermatozoïdes, une seule poussée de spermatogénèse, de sorte qu'on ne trouve pas côte à côte les divers stades, mais seulement, dans chaque cavité glandulaire, un seul stade de la spermatogénèse.

Raisons de ce choix.

Preuves données par la spermatogénèse chez les sélaciens.

Ne pouvant entrer ici dans les détails descriptifs de ce qu'on observe chez les divers animaux sus-indiqués, nous donnons une figure schématique qui les résume d'une manière générale, mais en ayant cependant égard surtout aux poissons (plagiostomes ou sélaciens). On voit que la cavité 1 (fig. 61) est simplement tapissée par une couche de *cellules pariétales*, dont quelques-unes cependant ont subi la caryocinèse, de telle sorte que l'un des noyaux reste périphérique et que l'autre est central (en A). Dans la cavité séminipare figurée en 2, cette

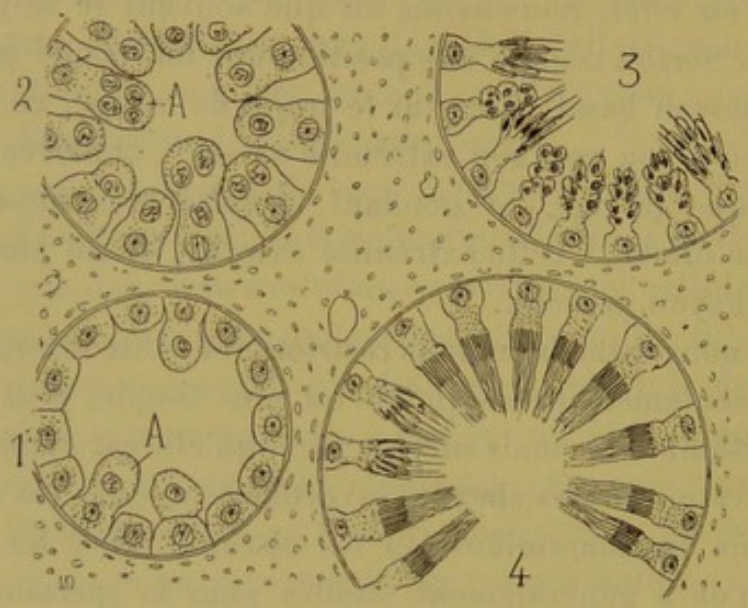


Fig. 61. — Schéma de la spermatogénèse chez les poissons plagiostomes : quatre capsules spermatiques sont à des stades successifs d'évolution.

En 1, stade de cellules pariétales, dont quelques-unes se divisent (A) ; — en 2, stade de divisions successives des cellules centrales, qui donnent des groupes homologues des cellules de Kölliker de la figure 58 ; — en 3, stade des grappes de spermatoblastes ; — en 4, stade des faisceaux de spermatozoïdes disposés à l'extrémité d'une cellule homologue de la cellule de Sertoli de la fig. 58.

caryocinèse s'est produite pour toutes les cellules, et elle est même allée plus loin pour quelques-unes, c'est-à-dire que pour les éléments figurés en A le noyau central a subi des divisions multiples; dans la cavité 3, ces divisions aboutissent à la formation, autour de chaque nouveau petit noyau, d'un corps cellulaire, qui n'est autre chose qu'un spermatoblaste, car on voit déjà en lui les transformations qui doivent finalement donner un spermatozoïde. Ces transformations sont à peu près achevées dans la cavité 4. Ici les éléments implantés sur la paroi de la cavité et se terminant à leur autre extrémité par une gerbe de

spermatozoïdes, sont identiques à la cellule de Sertoli des tubes séminipares des mammifères; on y retrouve le pied avec son noyau basal, la tige, et l'expansion centrale multilobée (en 3), ou avec un faisceau de spermatozoïdes (en 4). Or cette cellule de Sertoli est ici bien évidemment le dernier terme de l'évolution d'une cellule pariétale; il est donc incontestable qu'il doit en être de même pour la cellule de Sertoli des mammifères, ainsi que l'admet la seconde des interprétations exposées ci-dessus.

Filiation des cellules pariétales aux cellules de Sertoli.

Dans cette étude, où nous avons essayé de simplifier une question singulièrement complexe, nous avons omis un grand nombre de détails secondaires. Il en est deux cependant que nous devons indiquer.

Que devient la cellule de Sertoli lorsque le faisceau de spermatozoïdes s'en est détaché et qu'elle est réduite à un fragment de tige avec pied et noyau basal? Il est probable que la tige se rétracte peu à peu de façon à venir se joindre au protoplasma qui entoure le pied, et qu'ainsi se reconstitue une nouvelle cellule pariétale, prête à fonctionner de nouveau, chez les animaux à spermatogénèse continue, en reproduisant le cycle complet qui, par les cellules de Henle, de Kölliker, etc., la ramènera à l'état de cellule de Sertoli.

Cycles successifs.

D'autre part, on a noté que, lorsque les cellules de Henle se divisent, et lorsque se divisent à leur tour les cellules de Kölliker, les noyaux passent sans interruption d'une cinèse à la suivante; il n'y a pas de phase de repos, de phase de noyau quiescent. Or, quand une cellule se divise en deux, chacun des noyaux des cellules filles ne contient, nous l'avons vu, que la moitié de la substance chromatique que renfermait le noyau de la cellule mère. Mais, pendant la phase de quiescence, en même temps que grossit chaque cellule fille, son noyau aussi grossit, sa chromatine s'assimile des substances provenant du milieu ambiant, et bientôt se trouve égaler comme masse la chromatine de la cellule mère. Or si, entre deux cinèses, il n'y a pas de phase de repos, cette reconstitution de la chromatine n'a pas lieu, et bientôt, s'il y a plusieurs cinèses successives, toujours sans repos, chaque noyau de cellule fille ne renferme

plus qu'une quantité de chromatine égale à la moitié, puis au quart de la chromatine de la cellule mère primitive. On voit donc que, dans la spermatogénèse, il y a *réduction* de la quantité de chromatine pour chaque noyau qui doit devenir tête de spermatozoïde; cette tête est si petite, par rapport à un noyau normal, non seulement parce que la chromatine y est condensée, mais encore parce qu'elle est réduite en quantité. Nous verrons que, lors de la fécondation, tout tend à établir une équivalence de chromatine entre le noyau mâle (tête du spermatozoïde) et le noyau femelle (vésicule germinative); nous ne serons donc pas étonnés, puisque la quantité normale de chromatine s'est réduite dans le noyau mâle, de voir se produire dans l'ovule une série de phénomènes qui ont pour but de réduire pareillement la chromatine du noyau femelle, et qui sont connus sous le nom de *maturation de l'œuf*.

Réduction chromatique.

CHAPITRE VIII

LA FÉCONDATION

Dès le début de l'étude de l'ovule et du spermatozoïde (page 102), nous avons montré, pour préciser la signification de ces deux éléments, ce qu'est la *fécondation* (conjugaison des cellules végétales mâles et femelles, fig. 36 et 37); il nous reste donc à étudier cette conjugaison entre le spermatozoïde et l'ovule. Les actes cellulaires intimes qui l'accompagnent ont été, depuis environ vingt ans, l'objet de nombreuses recherches dont on peut dire qu'elles nous ont révélé ce qu'on appelait autrefois les mystères de la génération; ces mystères se réduisent essentiellement à une fusion de la chromatine mâle avec la chromatine femelle; ce sont donc des phénomènes de la vie cellulaire, de la vie et des fonctions du noyau, c'est-à-dire des phénomènes du plus haut intérêt pour l'histologiste. Mais les notions récemment acquises ont été précédées d'une longue période de tâtonnements et d'hypothèses pendant laquelle on

La fécondation est un acte nucléaire.

a bien découvert quelques faits réels, mais sans pouvoir comprendre leur signification et les relier les uns aux autres. Il nous paraît cependant intéressant et utile, pour la clarté de notre exposé, de rappeler brièvement ces premières tentatives.

Historique. — Jusqu'à la fin du siècle dernier régna, sur la fécondation, la théorie dite de l'*aura seminalis* (vapeur séminale). Elle supposait que l'œuf était fécondé par une vapeur mystérieuse, presque immatérielle pourrait-on dire, qui se dégageait du sperme et allait influencer l'œuf. Il est vrai que L. Hamm et Leeuwenhoek avaient découvert les spermatozoïdes, et qu'aussitôt on avait voulu voir en ceux-ci le germe, l'animal en miniature, l'homunculus (p. 119) ; mais les partisans de cette doctrine, les *spermistes*, n'étaient pas les plus nombreux; et leurs adversaires continuaient à soutenir que c'est l'organisme femelle seul qui fournit la matière du nouvel être, que l'organisme mâle ne fournit que l'aura seminalis; les spermatozoïdes s'agitant dans la liqueur séminale n'auraient eu d'autre rôle que de déterminer, par leurs mouvements mêmes, le dégagement de ces effluves.

Spallanzani renverse la théorie de l'*aura seminalis*.

C'est Spallanzani (1785)[1] qui, par d'ingénieuses expériences, renversa l'hypothèse de l'*aura seminalis :* observant sur les batraciens, il plaça dans une cupule le sperme du mâle d'une grenouille; dans une autre cupule il plaça les œufs de la femelle, et comme ces œufs sont entourés d'une albumine qui les rend adhérents aux corps sur lesquels ils reposent, il put renverser cette cupule, avec les œufs en bas, et la superposer à celle qui contenait le sperme. Les conditions étaient certes excellentes pour que l'aura seminalis allât du sperme aux œufs placés à si peu de distance au-dessus de lui. Cependant jamais la fécondation n'eut lieu dans ces circonstances; jamais les œufs ainsi traités ne montrèrent les moindres traces de développement. Au contraire si Spallanzani prenait, fût-ce avec la pointe d'une aiguille, une minime goutte de sperme et la mettait en contact direct avec les œufs, ceux-ci se segmentaient bientôt et entraient en développement; la fécondation avait eu

1. *Expériences pour servir à l'histoire de la génération des animaux et des plantes*, par l'abbé Spallanzani. Genève, 1785.

lieu. En variant ces expériences selon divers modes très ingénieux, Spallanzani démontra que le sperme ne féconde les œufs qu'à condition d'être mêlé à eux; qu'il n'agit pas par une vapeur subtile, mais par sa substance même.

Rôle des spermatozoïdes prouvé par Prévost et Dumas.

Prévost et Dumas montrèrent que, de la substance du sperme, se sont les *spermatozoïdes seuls* qui opèrent l'acte de la fécondation. Quand on fait filtrer du sperme de grenouille sur un filtre fin et serré, il ne passe aucun spermatozoïde ; aussi le liquide filtré ne peut-il féconder les œufs; mais si le filtre, moins parfait, laisse passer quelques spermatozoïdes, le liquide qui les contient jouit du pouvoir fécondant. C'est qu'en effet il suffit de très peu de sperme, d'un petit nombre de spermatozoïdes pour opérer la fécondation. Prévost et Dumas ont vu qu'avec une goutte de liquide renfermant seulement une centaine de spermatozoïdes on pouvait féconder une trentaine d'œufs environ (Batraciens).

De ces expériences, on conclut aussitôt que, sans doute, les spermatozoïdes étant mobiles, c'est leur pénétration dans l'œuf qui en opère la fécondation, et aussitôt les observateurs s'efforcèrent d'assister, avec le microscope, à cette pénétration; de 1840 à 1875, avec Barry, Bischoff, Newport, Nelson, Meissner, Robin[1], de nombreux travaux furent publiés sur cette question, les uns affirmant, les autres niant cette pénétration; de fait, elle ne fut constatée par aucun d'une manière évidente; on vit bien des spermatozoïdes dans les couches albumineuses qui entourent l'œuf; on crut en voir et on en entrevit peut-être en effet dans l'œuf; mais en tout cas, on n'assista pas aux détails de leur pénétration, et surtout on ne vit pas les phénomènes délicats qui suivent cette pénétration et constituent l'acte intime de la fécondation. Ces phénomènes furent révélés, tout d'un coup, vers 1875, par les recherches de Fol, Hertwig, Selenka, qui eurent l'heureuse idée de choisir pour leurs observations certains invertébrés, les échinodermes, particulièrement propres à ces études.

Question de la *pénétration* des spermatozoïdes.

Phénomènes anciennement connus. — Mais du moins

1. Robin, *Mémoire sur le développement embryogénique des hirudinées*. Paris, 1875.

les recherches faites depuis 1840 avaient eu l'avantage de faire connaître certains phénomènes qui se passent dans l'œuf au moment de la fécondation, et les découvertes de Fol, Hertwig et Selenka, ayant eu ce caractère particulier de venir expliquer ces phénomènes et de les relier les uns aux autres, il nous faut indiquer ces processus, en les désignant sous les noms qu'on leur avait anciennement attribués, à savoir : *disparition de la vésicule germinative, excrétion des globules polaires, apparition du noyau vitellin.*

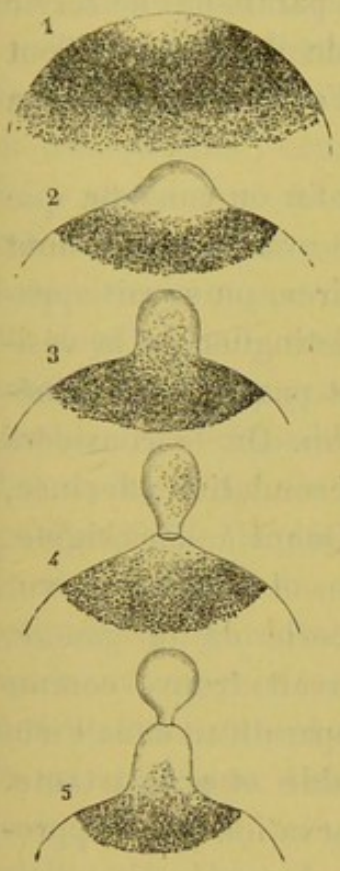


Fig. 62. — Formation des globules polaires, sur l'œuf de *néphélis* (hirudinée), d'après Robin.

1, 2, 3, 4, 5, apparences successives du phénomène ; en 5, la production d'un second globule polaire suit immédiatement celle du premier.

A. *Disparition de la vésicule germinative.* — On avait constaté que lorsqu'un ovule arrive à maturité, devient apte à être fécondé, son noyau ou vésicule germinative, précédemment si visible, disparaît peu à peu aux yeux de l'observateur. Pour Vogt et Lereboullet cette vésicule se portait vers un point de la surface de l'œuf, et ses parties constituantes s'y dissociaient sous forme de flocons qui constitueraient essentiellement le germe, la partie qui serait l'origine du développement ultérieur ; c'est en raison de ces hypothèses qu'on avait donné ce nom de *vésicule germinative* au noyau de l'œuf. Pour Robin, au contraire, la vésicule se dissolvait purement et simplement dans le vitellus, et sa disparition était le signe de la *maturité de l'œuf.*

Maturité de l'ovule.

B. *Excrétion des globules polaires.* — On considérait ainsi comme signe de la maturité de l'œuf la production, sur un point de sa surface, à l'un de ses pôles, d'un petit bourgeon qui devient de plus en plus saillant, se pédiculise et enfin se détache et devient indépendant, sous la forme d'un globule qui reste appliqué contre l'œuf ; la production de ce premier globule est suivie de celle d'un second, par le même processus (fig. 62).

Comme ce processus se passe au niveau du pôle où apparaîtra plus tard, sur l'œuf fécondé, la première indication du premier sillon de segmentation, ces globules, que Carus avait découverts dès 1828, qui furent ensuite observés avec soin par Pouchet, Bischoff, Robin, etc.[1], reçurent le nom de *globules polaires*, *sphères de direction ;* et comme ils paraissent ne servir à rien dans le développement ultérieur de l'œuf, qu'ils sont comme une partie de vitellus rejetée de l'œuf, on les nomma aussi *globules de rebut*, *sphères excrétées*.

Globules polaires ou de rebut.

C. *Apparition du noyau vitellin.* — Enfin on constata que dans cet œuf, dont la vésicule germinative avait disparu, dont le vitellus avait émis deux globules polaires, on voyait apparaître un nouveau noyau ; pour bien le distinguer de la vésicule germinative, à laquelle on ne pensait pas qu'il fût génétiquement relié, on l'appela *noyau vitellin*. On le considéra généralement comme étant le signe de la fécondation effectuée, d'où le nom de *noyau de l'œuf fécondé*. Quant à son origine, Robin le considérait comme né par genèse, et nous avons vu, dans l'introduction (p. 14), que sa théorie de la genèse, battue en brèche sur tous les points, n'avait trouvé comme dernier refuge que ce *noyau vitellin*, qui apparaîtrait dans l'œuf sans dériver d'une forme nucléaire semblable et préexistante. Or, nous allons voir qu'ici aussi une observation plus approfondie devait renverser cette conception de la production d'un noyau par genèse.

Noyau de l'œuf fécondé.

Les faits (A, B, C) que nous venons de résumer sont exacts ; seulement ils avaient été incomplètement observés, n'étaient pas reliés entre eux, et les noms qu'on leur avait donnés étaient mal choisis, car ils répondaient à des apparences trompeuses et non à la réalité intime des choses. Or, pour le dire tout de suite, les découvertes plus récentes ont montré comment ces faits sont reliés entre eux et avec la pénétration du spermatozoïde ; elles ont montré que la vésicule germinative ne se dissout pas, ne disparaît pas, mais que, subissant une caryocinèse qui la rend moins visible, elle se porte vers la

Les faits précédents sont reliés les uns aux autres.

1. Robin, *Sur les globules polaires de l'ovule* (Journal de la Physiologie. Avril 1862).

périphérie de l'œuf, et là donne naissance aux globules polaires ; puis que, rentrant dans le centre de l'œuf, ce qui reste d'elle se fusionne avec la tête d'un spermatozoïde et que de cette fusion résulte le noyau vitellin, ou noyau de l'œuf fécondé. C'est ce que nous allons voir en exposant le résultat des recherches de Fol, Hertwig et Selenka.

Processus intimes récemment révélés. — Pour pénétrer dans ces actes intimes, il faut observer des ovules petits et transparents : ceux des mammifères remplissent ces conditions, mais chez ces animaux la fécondation est interne, et il est difficile de la réaliser expérimentalement. Les œufs des batraciens sont peu volumineux, à fécondation externe ; ils ont été depuis Spallanzani l'objet d'innombrables études ; mais ils sont chargés de pigment noir, et, par suite, n'ont aucune transparence. Les échinodermes, par contre, réalisent toutes les conditions voulues ; ils sont à fécondation externe, c'est-à-dire qu'il est facile de placer dans un verre de montre, dans de l'eau de mer, à la fois des œufs et des spermatozoïdes ; les œufs sont petits et transparents ; les spermatozoïdes sont relativement volumineux ; on peut les suivre aisément [1]. Aussi les processus de la fécondation furent-ils tous découverts tout d'un coup le jour où on eut l'idée d'observer les échinodermes (oursin, étoile de mer). C'est ce que firent, vers 1875, Fol, Hertwig et Selenka ; ils observèrent presque simultanément, l'un à Villefranche, l'autre à Messine, l'autre sur les bords du golfe du Mexique, et, sans que l'un d'eux eût connaissance des observation d'aucun des autres, ils arrivèrent tous trois exactement aux mêmes résultats, que voici.

Études sur les échinodermes.

Études sur les animaux inférieurs (chez les échinodermes). — Sur l'œuf approchant de sa maturité, lorsque la vésicule germinative pâlit et semble disparaître, c'est qu'elle est le siège d'un acte de cinèse, et nous savons qu'alors la membrane du noyau disparaît ; en ce moment, en traitant l'œuf par les réac-

1. O. Hertwig, *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung der thierisches Eies* (Morpholog, Jahrb., 1875, 1877, 1878). — E. Selenka, *Beobachtungen uber die Befruchtung und Theilung des Eies von Toxopneustes variegatus* (Erlangen, 1877). — H. Fol, *Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie* (Genève, 1879).

La vésicule germinative ne disparaît pas.

tifs fixateurs, puis faisant agir les réactifs colorants de la chromatine, on voit en effet un fuseau de segmentation avec amphiaster, puis plaque équatoriale, etc.; ce fuseau se déplace, se porte vers la périphérie de l'œuf, et s'oriente perpendiculairement à sa surface, de sorte que l'un des asters est contre cette surface et l'autre plus profond (fig. 63, en B). Alors, la caryocinèse s'achevant, l'aster superficiel sort de l'œuf, entouré d'un peu de vitellus (fig. 63, en C). On vient donc d'assister à une division cellulaire indirecte, mais à une division très inégale, à ce qu'on appelle un bourgeonnement, et le petit bourgeon produit est le *premier globule polaire*, ou *globule de rebut*, de *direction*. C'est pourquoi on donne au fuseau cinétique qui a présidé à la production de son noyau, le nom de *fuseau de rebut*, *fuseau de direction*. Après la production du premier globule polaire, l'aster chromatique qui est demeuré dans le vitellus, et qui représente la moitié de la vésicule germinative préexistante, subit aussitôt, sans phase de repos, une nouvelle division, c'est-à-dire dessine un nouveau fuseau (*second fuseau de direction*), un second amphiaster, avec un aster pro-

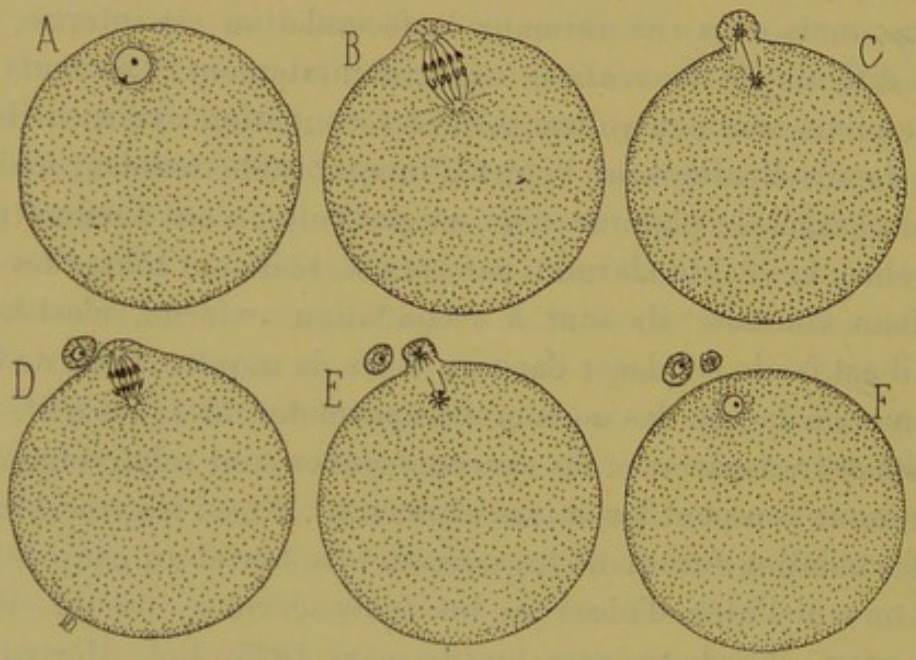


Fig. 63. — Maturation de l'ovule par production des globules polaires.

A. Transport de la vésicule germinative vers la périphérie. — B. La vésicule germinative se transforme en fuseau de direction (caryocinèse). — C. Production du premier globule polaire. — D. Ce qui reste de la vésicule germinative dessine un second fuseau de direction (caryocinèse). — E. Production du second globule polaire. — F. L'ovule contenant le *pronucléus femelle*, après élimination des deux globules polaires.

Elle donne les globules polaires;

fond, et un aster superficiel (fig. 63, en D), lequel devient, par répétition du bourgeonnement précédent, le noyau d'un *second globule polaire* (fig. 63, en E et F). Le processus s'arrête à ce point; la vésicule germinative a rejeté, avec les globules polaires, les trois quarts (d'abord la moitié, puis la moitié de la moitié) de sa chromatine; il ne reste dans l'œuf qu'une quantité équivalente à un quart de sa chromatine primitive (fig. 63, en F). Cette petite masse de chromatine se dirige vers le centre de l'œuf, où elle prend le nom de *pronucléus femelle* (fig. 65, A). On voit donc, faut-il le répéter, que la vésicule germinative ne disparaît pas réellement; elle subit seulement une *réduction* considérable; mais toujours est-il que jamais

et le pronucléus femelle.

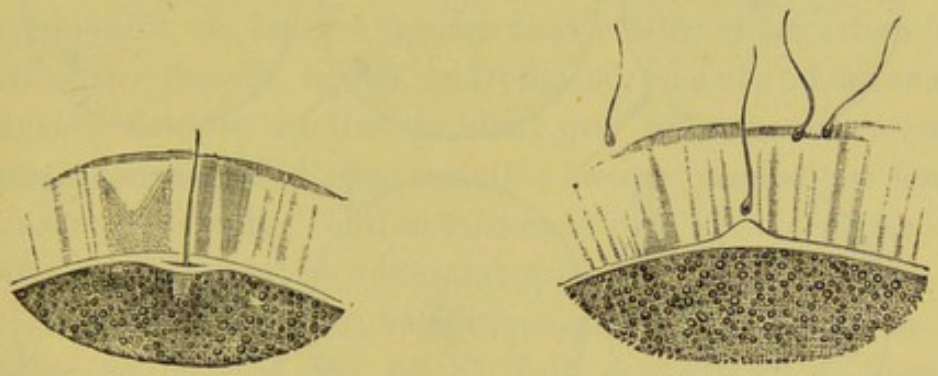


Fig. 64. — Arrivée des spermatozoïdes (figure de droite) et pénétration de l'un d'eux (figure de gauche) dans l'œuf de l'*asterias glacialis* (d'après H. Fol).

l'ovule ne se trouve à l'état de cellule dépourvue de noyau.

Pendant ce travail (chez les néphélis, par exemple, fig. 66), ou aussitôt après qu'il est accompli (chez le plus grand nombre des animaux), a lieu la pénétration de l'élément mâle. A ce moment, l'œuf est entouré d'une couche mucilagineuse et dépourvu de membrane vitelline. Les spermatozoïdes qui nagent autour de lui, dans l'eau de mer, pénètrent en grand nombre dans cette couche albumineuse; mais la plupart ne vont pas bien loin, y restent empêtrés, tandis que l'un d'eux, devançant les autres, arrive plus près de la surface du vitellus (fig. 64). Alors, sans doute par un phénomène de la classe de ceux connus sous le nom de tropisme ou taxie (chimiotaxie, p. 44), la partie correspondante du protoplasma de l'œuf forme une légère protubérance qui, sous le nom de *cône d'attraction,*

Pénétration de la tête du spermatozoïde.

se prolonge vers la tête du spermatozoïde (fig. 64; et 65, A); cette tête adhère au sommet du cône d'attraction, qui aussitôt se rétracte et rentre dans l'œuf, entraînant le spermatozoïde, mais pas tout entier : sa queue reste dans l'albumine périphérique, et sa tête seule entre dans le vitellus (fig. 65, B). Cette tête est formée, nous le savons, de chromatine; c'est un noyau réduit; aussi forme-t-elle, dans la périphérie de l'œuf, un corpuscule qu'on a nommé le *pronucleus mâle*, ou noyau spermatique de l'œuf (fig. 65, C; et fig. 66, en S*k*). Ajoutons, fait important,

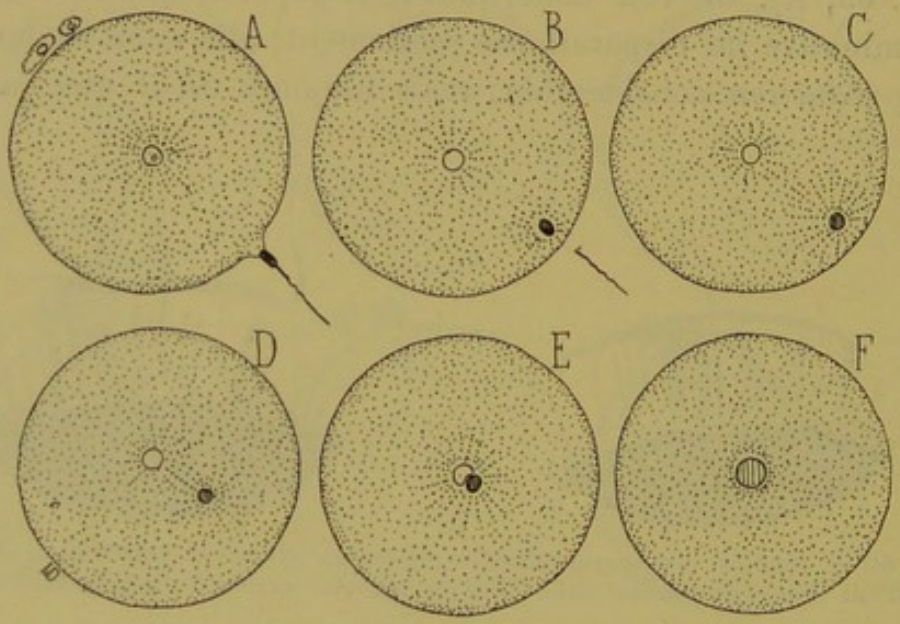


Fig. 65. — Fécondation.

A. Arrivée du spermatozoïde et cône d'attraction.— B. Formation du pronucléus mâle. — C et D. Marche du pronucléus mâle vers le pronucléus femelle. — E. Jonction du pronucléus mâle et du pronucléus femelle. — F. Fusion de l'élément mâle avec l'élément femelle: noyau de l'œuf fécondé (noyau vitellin).

Pronucléus mâle.

que, de suite après la pénétration de ce noyau mâle, la couche périphérique claire du vitellus se condense autour de l'œuf en une membrane, véritable membrane vitelline, impénétrable à tout nouveau spermatozoïde. En effet, la règle générale est que la fécondation s'opère par un seul spermatozoïde; si, dans des cas anormaux, deux ou plusieurs réussissent à pénétrer, s'il y a dans l'œuf plus d'un pronucleus mâle (polyspermie), le développement ultérieur se fait d'une manière anormale, et donne naissance à un *monstre double*. C'est là un des très nombreux processus que présente l'histoire détaillée de la fécondation,

mais dans l'étude desquels, malgré leur immense intérêt, nous ne pouvons entrer ici [1].

On devine, pour ainsi dire *a priori*, ce qui va se passer ensuite : le pronucléus mâle et le pronucléus femelle vont se fusionner et donner lieu à ce qu'on appelait le noyau vitellin, qui est, à proprement parler, le noyau de l'œuf fécondé. A cet effet, les choses se passent comme dans un acte de cinèse, mais en sens inverse, puisque la cinèse a pour résultat de diviser un noyau préexistant en deux parties, et que le processus actuel a pour effet de rapprocher deux parties et de les fondre en un seul noyau résultant. On voit en effet, autour du pronucleus mâle, comme autour du pronucleus femelle, les microsomes du protoplasma de l'œuf se disposer en rangées divergentes, rayonnantes, de façon à figurer deux étoiles, deux asters (*aster mâle*, *aster femelle*, fig. 65, en D; fig. 66, en *c* et *e*). L'aster mâle s'avance dans le vitellus pendant que ses rayons s'étendent dans la direction de l'aster femelle; lorsque pronucleus femelle et pronucleus mâle, celui-ci faisant la plus grande partie ou la totalité du chemin, ne sont plus qu'à une petite distance l'un de l'autre, ils s'attirent réciproquement et paraissent se confondre (fig. 65, E, F; fig. 66, *d*). Telle est l'origine du noyau de l'œuf fécondé; on voit qu'il ne saurait plus être question de production par genèse du noyau vitellin.

Fusion du pronucléus mâle et femelle.

Origine du noyau vitellin.

Avant d'aller plus loin et de préciser quelques détails intimes de ce dernier acte, ajoutons que la série de phénomènes observés chez les échinodermes n'est pas spéciale à ces invertébrés. Il s'agit ici d'un fait de physiologie générale, qui doit être le même dans toute la série, quelque différents que soient les mécanismes qui le préparent. Comme nous l'avons dit dans l'introduction (p. 15), quels que soient les mécanismes de la respiration (jeu du diaphragme et des côtes chez les uns, déglutition de l'air chez les autres, respiration aquatique par des branchies), le phénomène essentiel de l'hématose est chez tous le même; c'est un acte *élémentaire*, se passant dans un *élément anatomique*, dans le globule rouge, qui, grâce à l'hémoglobine qu'il

1. Mathias Duval, *Les monstres par défaut et les monstres par excès de fécondation* (Annales de gynécologie et d'obstétrique, février 1895).

élabore, est capable de fixer l'oxygène. De même pour la physiologie de la reproduction : les actes mécaniques préparatoires de la fécondation présentent des variétés innombrables dans la série animale : chez les uns, la fécondation est externe, les produits mâle et femelle étant abandonnés dans le milieu ambiant, où se fait leur rencontre; chez les autres, elle est interne, le

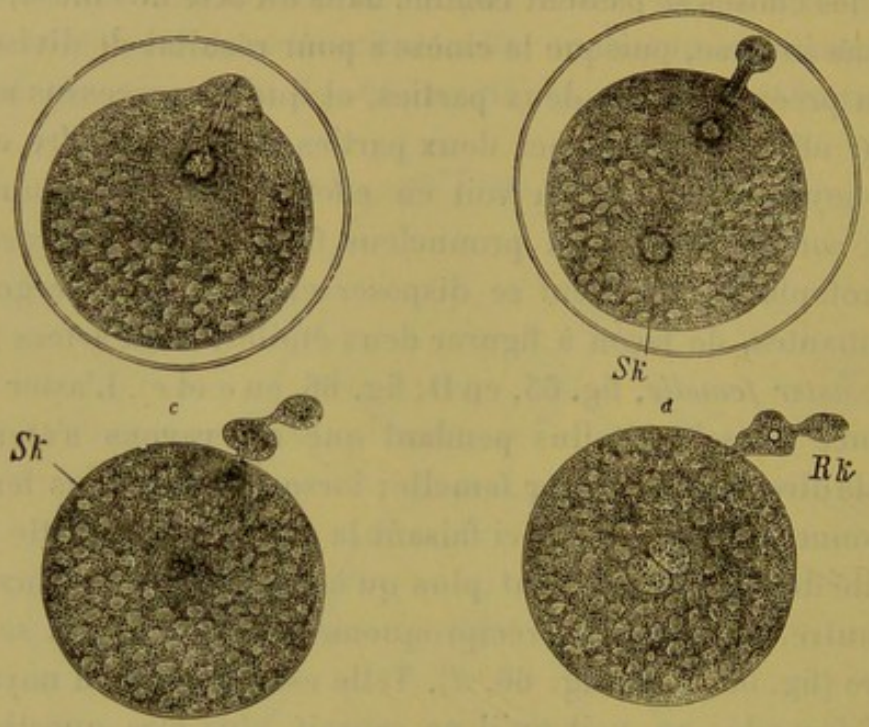


Fig. 66. — Œuf de néphélis, d'après O. Hertwig.

a. L'œuf une demi-heure après la ponte ; le protoplasma se soulève en un point de sa périphérie pour former le premier globule polaire, et à ce niveau s'est formé un *fuseau de direction*. — *b*. Une heure après ; un spermatozoïde a pénétré et donné lieu à la formation du pronucléus mâle (SK), pendant que se détache le premier globule polaire. — *c*. Le même œuf, dépouillé de sa membrane d'enveloppe, deux heures après ; pendant que se forme le second globule polaire, le pronucléus mâle (SK) a marché vers le centre de l'œuf. — *d*. Le même après trois heures : le pronucléus mâle et le pronucléus femelle sont au contact. — RK, globules polaires (figure empruntée à Perrier, *Traité de Zoologie*).

sperme étant déposé dans les organes femelles; nous n'avons pas à examiner ici ces actes. Mais l'acte intime, essentiel, celui qui relève de la physiologie générale et par suite de l'histologie (physiologie des cellules, des éléments anatomiques), ne doit présenter que des variations secondaires, et se ramener toujours à la fusion de deux noyaux, l'un mâle, l'autre femelle; et les faits observés chez les échinodermes doivent être d'une valeur générale. C'est ce que vérifie en effet l'observation.

Valeur générale de ces faits.

Depuis les découvertes de Fol, Hertwig et Selenka, les

recherches ont recommencé de tous côtés pour, en les prenant pour guide, retrouver ces mêmes phénomènes chez les divers animaux. Nous ne saurions non seulement résumer ces résultats, mais même les énumérer. Nous dirons seulement que chez tous les êtres on a retrouvé la formation des globules polaires, avec sa signification de processus de réduction chromatique ; chez les quelques animaux dont les œufs peuvent se développer parthénogénétiquement, il paraît ne pas y avoir de globules polaires ; mais puisque ces cas sont en dehors de la fécondation, il est naturel qu'on n'y retrouve pas un processus qui doit nous apparaître comme lié nécessairement à la fécondation même. De même chez tous on a vu la pénétration de la tête du spermatozoïde et sa fusion, à l'état de pronucléus mâle, avec le noyau femelle. Chez tous on n'a pas suivi toutes les phases de ces actes, mais ce qu'on a pu en voir suffit pour montrer qu'ils sont conformes au type général connu. Les observations ont porté sur les poissons, les batraciens, les reptiles, les oiseaux, et toujours avec les mêmes résultats. Enfin, chez les mammifères, il en a été de même ; ici nous ne saurions nous dispenser de quelques rapides détails.

Études dans toute la série animale.

Études sur les mammifères et les oiseaux. — On sait que, chez les mammifères, les spermatozoïdes, déposés dans le vagin, montent, par leurs mouvements propres, dans l'utérus, et de là dans l'oviducte jusqu'à son pavillon (p. 124). La rencontre du spermatozoïde et de l'ovule pourrait donc se faire sur un point quelconque de ce trajet, depuis le pavillon tubaire jusqu'à l'utérus; mais l'observation a prouvé qu'elle se fait dans le pavillon de la trompe, car en ouvrant des lapines après les avoir livrées au mâle à l'époque du rut (ovulation), tous les ovules qu'on rencontre dans l'oviducte, au-dessous de son pavillon, sont déjà en voie de segmentation, c'est-à-dire se trouvent avoir été fécondés plus haut; d'autre part, si, à l'époque du rut, on ouvre une lapine sans l'avoir livrée au mâle, les ovules qu'on rencontre dans l'oviducte, au-dessous de son pavillon, sont déjà en voie de régression, de décomposition ; c'est-à-dire que, non seulement la fécondation se fait dans la portion externe (pavillon) de la trompe, mais que de

Fécondation interne, tubaire.

plus elle ne pourrait pas se faire plus bas, les œufs qui descendent dans la trompe cessant bientôt d'être vivants, d'être capables de recevoir la fécondation. D'autre part, chez les oiseaux, la fécondation doit semblablement se faire dans la portion initiale de l'oviducte, où l'œuf arrive à l'état nu ; tandis que, en parcourant ensuite l'oviducte, il s'entoure d'une albumine, puis d'une coquille que les spermatozoïdes ne sauraient traverser. Si la fécondation a lieu au niveau du pavillon tubaire, la production des globules polaires doit se faire plus haut encore. L'observation a montré qu'elle se fait déjà dans l'ovaire, au moins pour le premier des deux.

Globules polaires des mammifères.

Déjà, avant 1876, c'est-à-dire avant les recherches de Fol, Hertwig et Selenka, van Beneden avait vu chez la lapine que les globules polaires proviennent de la vésicule germinative ; il avait cru que toute cette vésicule est employée à les former, que son nucléole, sous le nom de plaque nucléolaire, forme le premier globule, puis que la substance même du noyau, sous le nom de plaque nucléoplasmique, forme le second ; puis il avait vu apparaître dans le centre de l'ovule un petit noyau, qu'il avait nommé *pronucléus central*, et, excentriquement, un autre noyau qu'il nomma *pronucléus périphérique*[1]. Est-il besoin de dire que le premier était le pronucléus femelle, le second le pronucléus mâle ? Mais van Beneden n'avait vu ni les rapports génétiques de l'un avec la vésicule germinative, ni ceux de l'autre avec la tête du spermatozoïde. Or, aussitôt après les découvertes de Fol, etc., l'interprétation des faits s'imposait, comme celle d'une inscription antique, qui aurait été trouvée d'abord fruste et incomplète, s'imposerait le jour où cette même inscription serait trouvée ailleurs complète et intacte. Van Beneden adopta immédiatement l'interprétation que dictaient des découvertes récentes ; mais il fit plus ; il institua de nombreuses recherches pour vérifier les faits, et les trouva tels chez le lapin que chez les échinodermes[2]. Rein, en 1882, puis

1. E. van Beneden, *La maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases de développement des mammifères* (Bull. Acad. Roy. de Belgique, 1876).

2. E. van Beneden, *Nouvelles recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire* (Archives de Biologie, tome IV, 1883).

Balbiani ont répété les mêmes observations ; ils ont cru voir que plusieurs spermatozoïdes arrivent jusqu'à l'œuf ; mais il n'y en a qu'un qui pénètre dans le vitellus ; sa queue disparaît, se dissout très rapidement, et sa tête devient le pronucléus mâle, ou noyau spermatique de l'œuf. Le pronucléus femelle se forme de bonne heure dans l'ovule, déjà lorsque celui-ci est encore dans l'ovaire. Les deux noyaux, mâle et femelle, se dirigent l'un vers l'autre, entourés d'un aster, et se fusionnent dans le centre de l'œuf. Chez les cheiroptères, mammifères voisins des primates, van Beneden a retouvé les mêmes processus. Chez la femme on a vu, en étudiant l'ovaire, que c'est dans cet organe que déjà l'ovule émet ses globules polaires. Il est donc certain que, dans l'espèce humaine, le processus commençant de même, doit se continuer et s'achever également de même.

Pronucléus mâle et femelle.

Valeur générale de ces faits. — Enfin, mais ici nous devons nous borner à une simple mention, la fécondation s'opère de même chez les végétaux ; nous ne parlons pas des végétaux cryptogames, parmi lesquels sont les algues, qui nous ont précisément servi à donner les exemples les plus simples de conjugaison (p. 102) ; mais nous parlons même des végétaux phanérogames, chez lesquels on connaît depuis longtemps la formation du boyau pollinique comme acte de la fécondation ; or le boyau pollinique a précisément pour rôle de porter à l'œuf la nucléine mâle, et tout, dans les phénomènes préparatoires et terminaux de la fécondation, se trouve ici comparable à ce qui se passe chez les animaux [1]. Ce résultat était à prévoir ; la physiologie de la cellule végétale n'est pas différente de celle de la cellule animale ; dans l'une et l'autre, la division ou caryocinèse se passe de même ; de même aussi doit se passer dans l'une et l'autre la fécondation qui est une caryogamie.

Mêmes processus chez les végétaux.

Signification de la fécondation ; valeur de la chromatine. — Si nous sommes bien pénétrés de la valeur générale d'un fait observé dans la fécondation d'un animal particulier quelconque, nous serons préparés à comprendre la haute

1. Léon Guignard, *Nouvelles études sur la fécondation chez les plantes et chez les animaux* (Annales des sciences naturelles, botanique, tome XIV, 1891).

portée des observations récemment faites sur un ver intestinal du cheval (*Ascaris megalocephala*). Ces observations précisent quelques détails intimes de l'origine et de la constitution du pronucléus mâle et femelle, de leur manière de se fusionner, et enfin de la manière dont le noyau résultant se comporte dans la segmentation de l'œuf, premier indice de la formation du nouvel être (du nouveau complexus cellulaire).

L'œuf de l'ascaris megalocephala se prête admirablement,

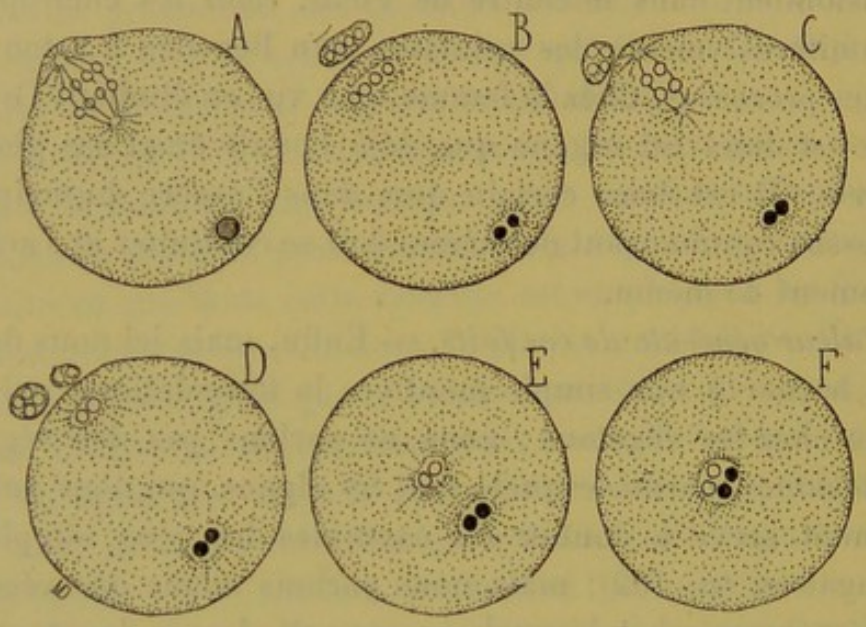


Fig. 67. — Schéma de la fécondation chez l'ascaris. — Les grains de chromatine femelle sont figurés en blanc ; les grains de chromatine mâle, en noir.

A. Fuseau de direction et pronucléus mâle. — B. Production du premier globule polaire. — C. Second fuseau de direction. — D. Second globule polaire. — E. Pronucléus mâle et pronucléus femelle. — F. Jonction du pronucléus mâle et du pronucléus femelle.

Fécondation chez l'ascaris ; nouveaux détails.

par suite de conditions qu'il serait trop long d'énumérer, à l'étude des parties chromatiques des noyaux mâle et femelle, de sorte qu'on peut obtenir, de tous les stades, des préparations où cette chromatine est nettement mise en évidence par les réactifs qui la colorent. Dans ces conditions, voici successivement ce qu'on observe, et que nous figurons ici d'une manière légèrement schématique (fig. 67 et 68).

La vésicule germinative de l'œuf renferme la chromatine sous la forme de *huit grains très nets ;* lorsqu'elle se dirige vers la périphérie, formant le fuseau de direction, et se prépare ainsi à donner lieu à la production du premier globule polaire,

ses huits grains se disposent régulièrement en deux rangées de quatre (fig. 67 en A); la figure ainsi produite répond à la phase de la caryocinèse dite phase du dédoublement de la plaque équatoriale, et en effet la rangée de quatre grains la plus voisine de la surface est éliminée de l'œuf avec le premier globule polaire (fig. 67 en B). Tout aussitôt les quatre grains restants ne demeurent pas sur une seule rangée, mais se placent sur deux rangs de deux grains chacun (fig. 67, C), en même temps que se forme un second fuseau de direction qui aboutit à l'élimination des deux grains les plus voisins de la surface, pour la formation du second globule polaire (fig. 67 en D). Ainsi lorsque, décrivant les processus de même ordre sur l'œuf des échinodermes, nous disions (p. 159) que la vésicule germinative se réduit des *trois quarts* de sa substance, cette évaluation, qui pouvait alors paraître plus ou moins approximative, se trouve actuellement très exactement justifiée, et doit s'entendre de la chromatine même du noyau. En effet chez l'ascaris, on peut compter les grains de chromatine : il y en a huit, puis quatre, et il n'en reste définitivement plus que deux dans l'œuf; les six autres ayant passé dans les globules polaires.

Réduction chromatique évidente.

Le pronocléus femelle de l'œuf de l'ascaris est donc composé de deux grains de chromatine. Or, pendant la formation des globules polaires, le pronucléus mâle, dérivant de la tête du spermatozoïde, est apparu dans l'œuf (fig. 67, A); sa chromatine se dispose sous la forme de deux grains, de même volume que ceux du pronucléus femelle (fig. 67, B), et lorsque pronucléus mâle et femelle se rapprochent et s'accolent (fig. 67, C, D, E, F), le noyau résultant (noyau de l'œuf fécondé) se trouve composé de *quatre grains*, dont *deux de chromatine mâle* et *deux de chromatine femelle*. Les chromatines mâle et femelle sont donc en quantité équivalente dans la constitution du nouveau noyau ; on comprend donc que, la vésicule germinative ayant subi des actes de réduction, le noyau (tête du spermatozoïde) a dû en subir aussi; ce sont précisément ces actes de réduction de la chromatine mâle que nous avons étudiés, lorsque, dans la spermatogénèse, nous avons insisté sur ce fait que la division successive des cellules de Kölliker, aboutissant à donner les

spermatoblastes, se fait sans phase quiescente, de sorte qu'à chaque cinèse la chromatine est réduite de moitié (p. 152). Si, comme on l'admet généralement, il y a deux actes de cinèse sans quiescence interposée, avant la production du spermatoblaste, on voit que la réduction de la chromatine mâle est déjà réalisée dans le spermatoblaste, et que cette réduction est des trois quarts, exactement comme pour le noyau de l'œuf. Il était vraiment difficile d'espérer des rapports si mathématiques entre les divers phénomènes cellulaires qui correspondent à la fécondation.

Équivalence des chromatines mâle et femelle.

En parlant du rapprochement, chez l'ascaris, des pronucléus mâle et femelle, nous venons de dire qu'ils s'accolent, et nous avons évité de dire qu'ils se fusionnent ; c'est que, en effet, et c'est ici que les détails vont redoubler d'intérêt, il n'y a pas fusion ; dans la masse commune du noyau résultant, quatre grains restent visibles et distincts, deux de chromatine mâle et deux de chromatine femelle (fig. 67, F). Or la segmentation de l'œuf, la cinèse de son noyau, va se faire de suite, sans phase de repos ; de même qu'on trouve deux actes de cinèse se succédant sans quiescence interposée, de même, dans l'œuf, on trouve un acte de caryogamie (fécondation) et un acte de caryocinèse (segmentation) se succédant sans phase de repos. Le premier phénomène qui, dans l'œuf de l'ascaris, marque le début de la segmentation, c'est que les chromatines du noyau, au lieu de rester sous la forme de grains, prennent (fig. 68, G) celle d'anses chromatiques (de V chromatiques ; relire la description de la caryocinèse). Ces anses se disposent, comme pour toute caryocinèse type, en une plaque équatoriale (fig. 68 en G) ; puis elles se dédoublent longitudinalement (chaque V devient un W), et chacune de leur moitié longitudinale s'écartant de sa congénère, il en résulte le dédoublement de la plaque équatoriale (fig. 68 en H). On voit donc que vers chaque nouveau centre polaire (car il s'est formé deux asters achromatiques, futurs centres de chacune des deux futures cellules filles, comme dans toute caryocinèse) va se diriger la moitié de chaque anse chromatique primitive, c'est-à-dire quatre demi-anses, puisqu'il y avait quatre anses primitivement, et ces demi-anses seront, de

Répartition égale de ces deux chromatines.

chaque côté, deux demi-anses de chromatine mâle et deux demi-anses de chromatine femelle, puisque des quatre anses primitives, deux étaient mâles et deux femelles. (Voir la fig. 68 en I.) La reconstitution des noyaux filles s'achevant d'après le processus ordinaire, à chaque nouveau noyau arrive donc une quantité exactement égale de chromatine mâle et de chromatine femelle (fig. 68, J). Comme il y a une période de repos entre la première segmentation et la seconde, les noyaux filles se

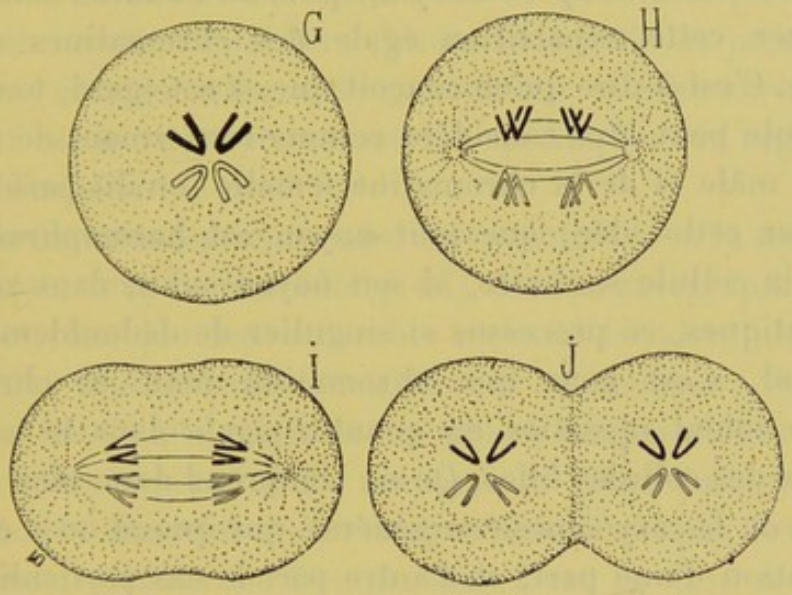


Fig. 68. — Schéma de la segmentation, succédant à la fécondation, sans phase de quiescence du noyau, chez l'ascaris (suite de la figure précédente).

G. Anses chromatiques mâles (en noir) et anses chromatiques femelles (en blanc). — H. Dédoublement longitudinal des anses de chromatine mâle et femelle. — I. Transport, vers chaque nouveau centre (futur noyau), de quatre demi-anses chromatiques, dont deux mâles et deux femelles. — J. Segmentation ; deux cellules filles ; le noyau de chacune est formé moitié de chromatine mâle, moitié de chromatine femelle.

reconstituent en aster chromatique, par soudure des extrémités libres des anses, puis en spirème et enfin en réticule nucléaire (mitome chromatique) ; mais on voit que le mitome de chaque nouveau noyau est formé exactement moitié de chromatine mâle et moitié de chromatine femelle, et que chacun de ces noyaux contient, de ces deux chromatines, exactement la même quantité que l'autre.

Parallèle de la caryocinèse et de la fécondation.

C'est maintenant seulement, de par ces faits si précis, que nous apparaît la *signification de la caryocinèse, de la fécondation et de la chromatine elle-même*. La caryocinèse a pour but de répartir également la chromatine de la cellule mère dans

les deux cellules filles (p. 64); la fécondation a pour but, inversement, d'accumuler en une seule cellule une quantité égale de deux chromatines, l'une provenant de l'organisme mâle, l'autre de l'organisme femelle, et de faire qu'ensuite, lors de la segmentation de l'œuf, chacune de ces chromatines se trouve représentée en quantité égale dans les deux premières cellules du nouvel être. Il est probable que, dans les divisions cellulaires qui se succèdent ensuite, pour aboutir à la production de toutes les cellules de l'embryon, puis de l'adulte, tout tend à continuer cette répartition égale des chromatines mâle et femelle. C'est-à-dire qu'on conçoit que, à cet égard, tout noyau de cellule peut être considéré comme renfermant de la chromatine mâle et de la chromatine femelle (on dit parfois, pour exprimer cette idée, que tout noyau est hermaphrodite), et quand la cellule se divise, si son noyau subit, dans ses anses chromatiques, ce processus si singulier de dédoublement longitudinal, c'est pour que chromatine mâle et chromatine femelle soient réparties en quantité égale dans le noyau de chacune des cellules filles. On ne comprend donc bien la signification de la caryocinèse en général, que quand on a étudié la fécondation d'une part, et d'autre part le cas particulier de la caryocinèse de l'œuf fécondé.

Hermaphrodisme des noyaux.

Mais pourquoi ces précautions merveilleuses pour arriver à une répartition égale de la chromatine? Quelle est donc la haute signification et la merveilleuse importance de la chromatine? Lorsqu'une cellule se divise, les deux cellules filles ressemblent à la cellule mère; elles héritent de ses caractères morphologiques et physiologiques; de même, dans la génération sexuée, le sujet produit ressemble à ceux qui l'ont procréé par fécondation, et si ses deux parents sont un peu différents, il a des caractères intermédiaires entre eux, il hérite par moitié des caractères de chacun d'eux. C'est la chromatine qui est la matière par laquelle se font ces transmissions; elle est *le substratum matériel de l'hérédité*. Un exemple suffira à le démontrer. Qu'on accouple un coq et une poule de races différentes : le produit sera métis, c'est-à-dire présentera un type intermédiaire entre celui du coq et celui de la poule, héritera par

Chromatine et hérédité.

moitié des caractères des deux. Or ces deux parents ont fourni, pour la génération, l'un un œuf énorme, une masse de protoplasma immense (le jaune d'œuf de la poule), l'autre simplement la tête d'un spermatozoïde. Si c'était le protoplasma qui fût le siège des caractères transmis, la substance de l'hérédité, les caractères de la poule seule devraient se retrouver dans le produit, car ce que le coq a fourni est, comme masse, d'une valeur absolument insignifiante; mais il est une substance que le père et la mère ont chacun fournie en quantité équivalente, c'est la chromatine nucléaire (pronucléus mâle et pronucléus femelle); c'est donc bien cette chromatine, et cette chromatine seule qui est le siège des caractères spécifiques et l'organe de leur transmission[1].

Centrosomes (spermocentre et ovocentre). — A la suite de la caryocinèse, nous avons étudié (p. 66), dans un paragraphe à part, le rôle nouveau que des recherches récentes faisaient jouer aux corpuscules dits *sphères attractives* et *centrosomes*. Puisque, dans tous les détails, nous avons trouvé un parallèle complet entre la caryocinèse et la caryogamie (fécondation), nous devons nous demander si ces centrosomes n'ont pas été également retrouvés dans la fécondation. C'est ce que nous ont révélé en effet les recherches de H. Fol (1891)[2]. A côté du pronucléus mâle, il a constaté la présence d'un corpuscule dit *spermocentre*, qui est l'équivalent du centrosome accolé à un noyau quelconque; quelle est l'origine de ce spermocentre? on l'ignore; peut-être provient-il du grain ou corpuscule qu'on trouve, sur le spermatozoïde, à la jonction de la tête avec le segment intermédiaire (globule caudal). Toujours est-il que ce spermocentre est le centre de la figure rayonnée (aster) qui se dessine au niveau du pronucléus mâle lorsque celui-ci se dirige vers le pronucléus femelle (fig. 69, A). Ce dernier est aussi flanqué d'un corpuscule semblable, l'*ovocentre*, qui probablement préexistait dans l'ovule, puisqu'on tend généralement aujourd'hui à

Spermocentre ou centrosome mâle.

Ovocentre ou centrosome femelle.

1. Y. Delage, *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité, et les grands problèmes de la biologie générale*. Paris, 1895.

2. H. Fol, *Le quadrille des centres, un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation* (Arch. des sciences phys. et nat. de Genève, 1891).

admettre que le centrosome est un organe permanent de toute cellule (p. 67). Dans la marche du pronucléus mâle vers le pronucléus femelle (fig. 69 en A, B), il semble que le pronucléus mâle est traîné à la remorque par son spermocentre. Si les choses demeuraient en l'état, ce spermocentre serait donc, au moment de la jonction, placé entre le pronucléus mâle et le pronucléus femelle ;

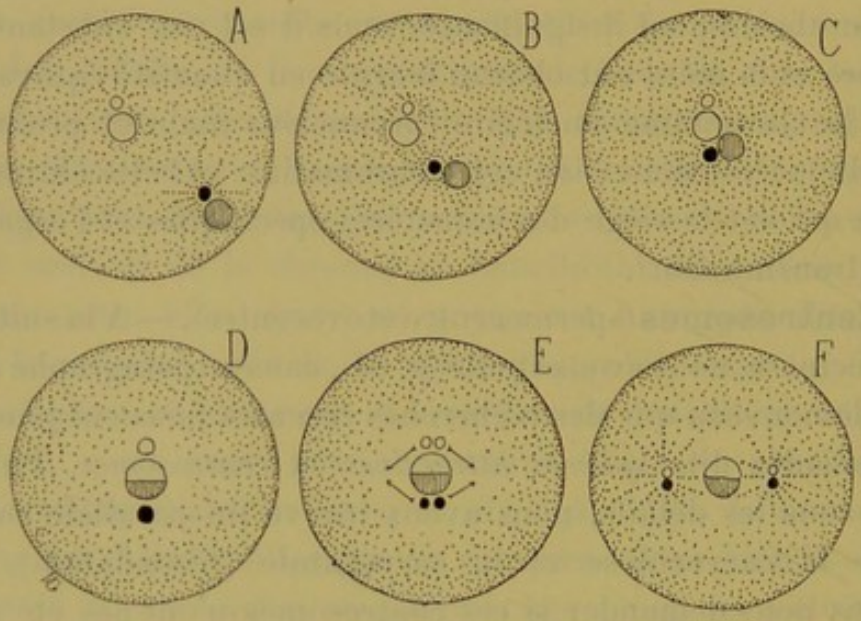


Fig. 69. — Schéma du quadrille des centres (division et conjugaison du spermocentre et de l'ovocentre). — Le pronucléus femelle et l'ovocentre sont en blanc ; le pronucléus mâle est ombré de traits verticaux, et le spermocentre est en noir.

A. Ovocentre et spermocentre pendant la marche du pronucléus femelle et du pronucléus mâle vers le centre de l'ovule. — B, C. Jonction du pronucléus mâle et du pronucléus femelle, et nouvelle orientation du spermocentre. — D. Noyau vitellin (moitié de chromatine mâle et moitié de chromatine femelle) avec spermocentre et ovocentre, placés sur des points diamétralement opposés. — E. Division du spermocentre et de l'ovocentre ; les flèches indiquent la marche que suivra chaque demi-centrosome, pour se joindre à un centrosome de sexe opposé. — F. Jonction, par la marche dite en quadrille, des demi-spermocentre et demi-ovocentre ; formation des centrosomes directeurs de la segmentation.

mais il n'en est rien ; à ce moment, le spermocentre s'écarte du plan de jonction, se rejette latéralement, et de telle manière qu'il se trouve situé sur le côté opposé à celui occupé par l'ovocentre (fig. 69 en B et C). Le noyau de l'œuf fécondé est donc non seulement formé de la jonction de chromatine mâle et femelle, mais il est encore flanqué (fig. 69 en D) de deux centrosomes, l'un mâle (spermocentre), l'autre femelle (ovocentre).

Ces deux centrosomes, situés sur des points diamétralement opposés, ne se fusionnent pas, pas plus du reste que les grains

chromatiques mâles et femelles d'après ce que nous avons vu sur l'Ascaris, et la manière dont ils vont se comporter pendant la première segmentation qui succède à la fécondation est un phénomène du plus haut intérêt. Pendant que se fait cette caryocinèse, ou plutôt comme acte préparatoire de sa production, on voit chacun de ces centrosomes se diviser, et alors, chaque demi-centrosome s'écartant de son congénère, il se fait, entre les quatre demi-centrosomes, un changement de positions tel que chaque demi-spermocentre va rejoindre un demi-ovocentre (fig. 69, E, F). Fol a comparé ces séparations, suivies de jonctions croisées, aux figures que décrivent les quatre personnages dansants d'un quadrille, où un couple se sépare, et ses éléments vont chacun reconstituer un nouveau couple avec l'élément inverse de l'autre couple, et il a donné à ce processus le nom de *quadrille des centres*. Il résulte de ces échanges que, à chaque pôle du fuseau de segmentation se trouve en définitive un demi-spermocentre et un demi-ovocentre (fig. 69, F). C'est la jonction de ces deux demi-centrosomes de sexualité inverse qui constitue le centrosome autour duquel se forment les rayons protoplasmiques de chacun des asters de l'amphiaster achromatique de la première segmentation de l'œuf; c'est donc cette jonction de deux demi-centrosomes, l'un mâle, l'autre femelle, qui donne naissance au centrosome définitif de chaque cellule fille.

Quadrille des centres.

D'après cela, les centrosomes partagent sans doute, avec la chromatine proprement dite, la propriété d'être le substratum de l'hérédité; mais on ne saurait pour le moment préciser la part qui revient à cet égard à chacune de ces parties de la cellule, ni si ces parts sont exactement de même nature et de même rôle. Toujours est-il que la fécondation consiste, non seulement dans l'addition de deux fractions de noyaux provenant de sujets de sexe différent, mais encore dans la fusion deux à deux de quatre demi-centrosomes provenant les uns du père, les autres de la mère, en deux centrosomes combinés; et que, les centrosomes des générations de cellules qui se succèdent ensuite, étant dérivés par divisions successives des centrosomes primitifs (p. 66), se trouvent provenir à la fois et par

Centrosomes et hérédité.

moitié du père et de la mère. Ce sont exactement les mêmes conclusions auxquelles nous étions arrivés relativement à la chromatine.

CHAPITRE IX

SEGMENTATION ET BLASTODERME

Division de l'ovule fécondé.

L'œuf fécondé se segmente, et les deux cellules filles ainsi produites continuant à se diviser, il en résulte un complexus cellulaire qui forme un nouvel être, une différenciation régulière se produisant entre certains groupes de cellules qui deviennent ainsi les éléments anatomiques caractéristiques de chaque tissu. Mais dès le début de la segmentation les cellules nouvellement formées se disposent dans un ordre régulier; elles figurent, par leur juxtaposition côte à côte, des sortes de lames ou feuillets, dont l'ensemble prend une disposition membraneuse complexe : on appelle cette membrane le *blastoderme* (βλαστος, germe; δερμα, membrane; *membrane germe*) et ses lames constituantes sont dites *feuillets du blastoderme*. Ensuite les feuillets blastodermiques présentent des plicatures, des épaississements saillants, des végétations diverses, et ainsi prennent naissance les divers organes, dont les éléments essentiels, caractéristiques, ne proviennent en général que d'un seul feuillet blastodermique, mais qui présentent cependant souvent, comme parties accessoires, des éléments empruntés à divers feuillets.

Blastoderme ou *membrane germe*.

La segmentation, qu'on nommait d'abord *fractionnement* du vitellus, a été observée pour la première fois par Prévost et Dumas sur les œufs de grenouilles; Coste la constata sur l'œuf de poule, puis Bischoff sur l'ovule de la lapine; et on reconnut alors, surtout grâce aux travaux de Kölliker, que ce fractionnement est un cas particulier de *division cellulaire*, et que les segments de l'œuf sont de jeunes cellules[1].

1. Prévost et Dumas, *Mémoire sur la génération* (Annales des Sciences naturelles, t. II, 1824). — Coste, *Histoire générale et particulière du développement*

L'étude de la manière dont les éléments des tissus proviennent de la cellule originelle, de l'ovule, comporte donc deux divisions : 1° segmentation de l'œuf et formation du blastoderme; 2° dérivations blastodermiques, c'est-à-dire recherche de l'origine, dans un ou plusieurs feuillets du blastoderme, des éléments qui entrent dans la constitution des tissus. — Ce double programme est celui de l'*embryologie*, branche bien distincte des sciences anatomiques; mais l'embryologie a surtout à s'occuper des transformations successives des organes pendant leur évolution, c'est-à-dire d'*organogénèse;* l'évolution des éléments anatomiques, ou *histogénèse*, est pour elle relativement secondaire; c'est au contraire cette histogénèse qui doit uniquement nous occuper ici, et nous devons la faire d'une manière aussi générale que possible, souvent schématique, sans nous préoccuper des détails de formes, de rapports, de dimensions des masses cellulaires en voie de production.

Organogénèse et histogénèse.

1° SEGMENTATION ET FORMATION DES TROIS FEUILLETS BLASTODERMIQUES

Les stades successifs que présente l'œuf, depuis le début de la formation du blastoderme, peuvent être ainsi divisés : 1° du début de la segmentation à la formation de la *blastula;* 2° transformation de la blastula en *gastrula,* ou blastoderme à deux feuillets primaires (didermique); 3° apparition du feuillet moyen, blastoderme tridermique.

Classification des stades.

C'est surtout dans l'examen de ces stades que nous devons nous garder d'entrer dans trop de détails d'embryologie proprement dite, pour nous occuper essentiellement d'histogénèse. Nous nous efforcerons donc de présenter un exposé qui ne fasse pas double emploi avec ce qu'on trouve dans les traités d'embryologie; ce que nous dirons pourra servir à condenser et à schématiser les faits dans l'esprit de ceux qui auront déjà étudié l'embryologie; et pour ceux qui ne l'ont pas fait encore, ce leur sera une introduction à cette étude.

des corps organisés. Paris, 1848. — Bischoff, *Entwicklungsgeschichte des Kanincheneie,* 1842. — Kölliker, *Ueber die ersten Vorgänge im befruchteten Ei* (Archives de Muller, 1843).

Segmentation et formation de la blastula. — Nous avons précédemment (p. 107) classé les œufs, d'après leur richesse en provision nutritive ou lécithe, en trois classes principales, les œufs *alécithes, panlécithes* et *télolécithes,* et nous avons dit par avance que dans chacune de ces classes la segmentation se faisait d'une manière différente, en raison même de la pauvreté ou de l'abondance du vitellus de nutrition, de sorte que les œufs alécithes sont à *segmentation totale et égale*, les œufs panlécithes à *segmentation totale et inégale*, et enfin les télolécithes à *segmentation partielle.* Ce sont ces trois types de segmentation que nous allons étudier; nous verrons que chaque type aboutit à une blastula légèrement différente [1].

Œuf de l'amphioxus.

Œufs à segmentation totale et égale. — Le type nous en est donné par l'œuf de l'amphioxus (*A*, fig. 70), qui est classiquement considéré comme un ovule *alécithe* (mieux dit *oligolécithe*) quoiqu'il n'y ait pas réellement d'œuf complètement dépourvu de vitellus nutritif, ni par suite à segmentation parfaitement égale ; mais l'œuf en question se rapproche sensiblement de ce type idéal (p. 107).

La segmentation de l'œuf se fait par les processus de la caryocinèse; ceci étant dit une fois pour toutes, nous n'avons plus à nous occuper ici de ce qui se passe dans l'intérieur de la cellule pendant cette division, mais seulement du résultat de cette division, c'est-à-dire de ce fait que deux cellules se produisent aux dépens d'une cellule préexistante, et que les deux cellules filles se montrent bien distinctes, séparées par un léger écartement qu'on appelle plan de segmentation ou sillon de segmentation.

Cette segmentation est très simple chez l'amphioxus : un premier sillon de segmentation sépare deux cellules provenant de la division de l'œuf (fig. 70, en B) ; aussitôt ces deux cellules se divisent à leur tour, mais le plan de cette nouvelle segmentation est perpendiculaire à celui de la première, c'est-à-dire que l'œuf se trouve divisé en quatre segments égaux, ayant chacun la valeur d'une cellule, comme le montre la fig. 70 en C.

1. A. Prenant, *Éléments d'embryologie de l'homme et des vertébrés*, t. I, Embryogénie. Paris, 1891.

Puis chacun de ces segments se divise à son tour, et ainsi de suite, de façon qu'il se produit une masse composée successivement de huit, de seize, de trente-deux, de soixante-quatre cel- Régularité de la dichotomie.

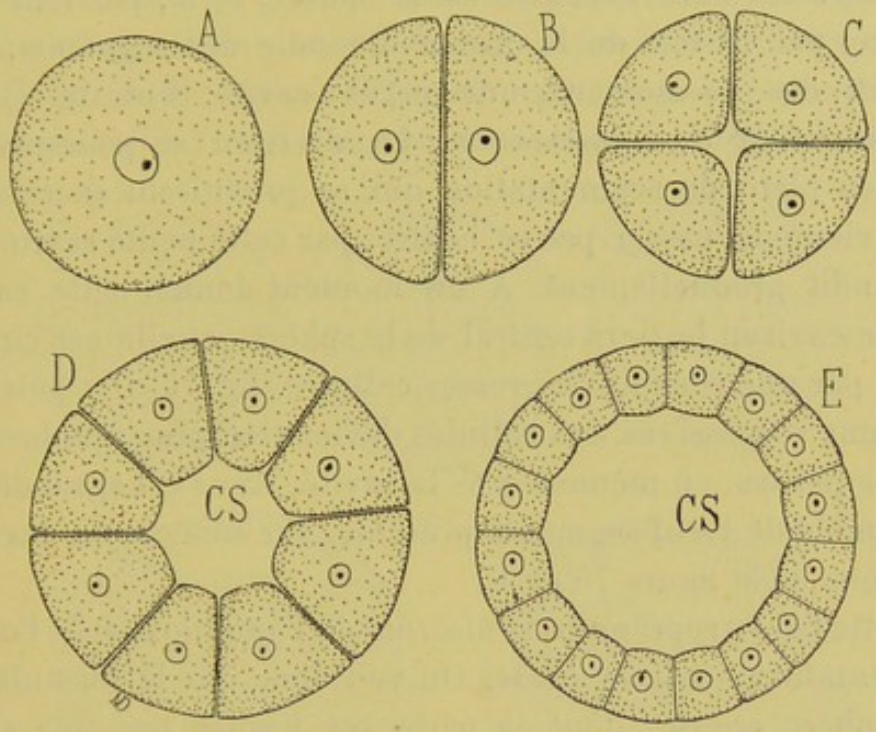


Fig. 70. — Segmentation et blastula de l'œuf de l'amphioxus (type d'œuf alécithe, *archiblastula*).

A. L'œuf fécondé. — B. Début de la segmentation : stade de deux segments. — C. Stade de quatre segments. — D. Suite de la segmentation ; CS. Cavité de segmentation. — E. Stade de la blastula (*archiblastula*), avec la large cavité de segmentation (CS).

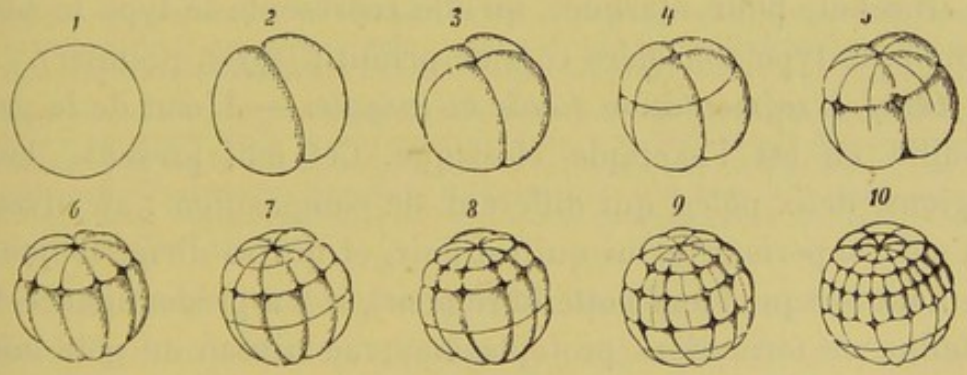


Fig. 71. — Aspect, en surface, des stades de la segmentation inégale (à dispositions géométriques) de l'œuf de la grenouille. (Perrier, *Traité de Zoologie.*)

lules, etc., le processus marchant avec une dichotomie régulière, de manière à produire toujours un nombre pair de cellules.

Les cellules, à mesure qu'elles augmentent en nombre, restent groupées en une masse sphérique ; mais elles s'écartent graduellement du centre de cette sphère, pour se tasser à la

périphérie. On voit en effet, sur la fig. 70, que lorsqu'il n'y avait encore que quatre segments ou cellules, les deux plans ou sillons de segmentation perpendiculaires l'un à l'autre se rencontraient dans le centre de la sphère, et là, par leur confluence, par le fait de la forme arrondie des segments, formaient, dès ce moment, une petite cavité centrale. On la nomme *cavité de segmentation*. La division se poursuivant, tous les plans de segmentation qui se produisent successivement viennent passer par ce centre, par cette petite cavité qui s'agrandit graduellement. A un moment donné, cette cavité occupe environ le tiers central de la sphère, et elle est circonscrite par une couche de grosses cellules (fig. 70, D) ; puis, par divisions successives, ces cellules deviennent plus nombreuses et plus petites, en même temps la cavité (CS) s'est agrandie, et l'ensemble de l'œuf segmenté présente, sur une coupe, les dispositions de la figure 70 en E.

Cavité de segmentation centrale.

Cette figure représente la *blastula* de l'amphioxus, de l'œuf à segmentation totale et égale. On voit donc que la blastula est une sphère creuse, dont la paroi est formée par une seule couche de cellules et dont la cavité centrale doit porter, de par ses origines, le nom de *cavité de segmentation*. On donne à la blastula de l'amphioxus le nom d'*archiblastula* (nomenclature de Hæckel) pour marquer qu'elle représente le type le plus simple, le type considéré comme primitif (αρχος, premier).

Archiblastula.

Œuf à segmentation totale et inégale. — L'œuf de la grenouille en est l'exemple classique. Cet œuf présente deux régions, deux pôles qui diffèrent de composition : au niveau du pôle supérieur (celui qui est noir, et qui se dirige toujours en haut lorsque l'œuf flotte librement), il y a prédominance du vitellus de formation (protoplasma) ; au niveau du pôle inférieur (centre de l'hémisphère blanc qui est tourné en bas quand l'œuf est libre), il y a prédominance du vitellus de nutrition (deutoplasma), et dans les régions intermédiaires, le vitellus de nutrition va en diminuant à mesure qu'on se rapproche du pôle supérieur[1]. Le noyau de l'œuf fécondé est placé dans le

Œuf de la grenouille.

1. Mathias Duval, *Segmentation et globules polaires chez les batraciens* (Bull. de la Soc. de biologie, février 1883).

protoplasma du pôle supérieur (fig. 72, A). Les deux premiers sillons de segmentation sont verticaux (nous supposons l'œuf flottant dans sa position normale), perpendiculaires l'un à l'autre, et divisent l'œuf en quatre segments égaux, comme une pomme qu'on partagerait en quatre parties, de façon à avoir quatre quarts égaux (fig. 71, 3) ; mais le sillon de segmentation qui se produit en troisième lieu est horizontal, et passe non plus par le milieu

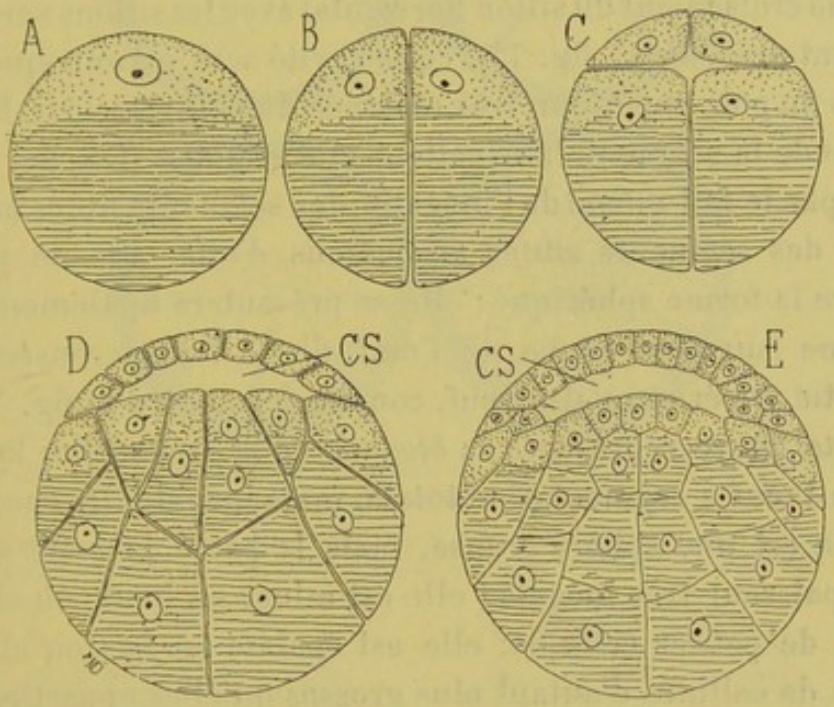


Fig. 72. — Segmentation et blastula de l'œuf de la grenouille (type de l'œuf à segmentation totale mais inégale : œuf panlécithe ; *amphiblastula*). — Les parties plus chargées de vitellus nutritif (lécithe) sont ombrées de traits horizontaux.

A. L'œuf fécondé, riche en vitellus nutritif, surtout dans ses trois quarts inférieurs. — B. Début de la segmentation ; stade de deux segments égaux. — C. Stade de huit segments inégaux (quatre sur la vue en coupe ; comparer avec la fig. 71 en 4) ; les supérieurs plus petits, les inférieurs plus volumineux (chargés de vitellus nutritif). — D. Suite de la segmentation. — E. Stade de la blastula (*amphiblastula*), avec cavité de segmentation (CS) excentrique et aplatie (plus large que haute).

de l'œuf, mais n'intéresse que l'hémisphère supérieur, tout près du pôle correspondant (fig. 71, en 4 ; fig. 72, en C) ; il en résulte que l'œuf est divisé en huit segments, quatre petits en haut, et quatre gros correspondant aux régions moyenne et inférieure de l'œuf. Dès que cette inégalité est apparue, elle s'accentue de plus en plus, car la segmentation marche plus vite au pôle supérieur que dans les parties sous-jacentes, c'est-à-dire que les quatre petits segments d'en haut se sont déjà subdivisés en huit ou même en seize, alors que les parties sous-

Inégalité de la dichotomie.

jacentes sont encore à l'état de quatre segments, ou commencent à peine à se diviser (fig. 71, en 5, 6, 7, 8; fig. 72, en D). On voit donc que, si la segmentation est totale, puisque aucune partie de l'œuf ne lui échappe, elle est inégale, puisqu'elle donne de plus petits segments en haut qu'en bas, elle marche plus rapidement en haut qu'en bas. Par suite, la *cavité de segmentation* (C S, fig. 72), dont la première indication correspond au point de croisement du sillon horizontal avec les sillons verticaux qui l'ont précédé (C, fig. 72), cette cavité sera excentrique, très proche du pôle supérieur, très éloignée du pôle inférieur. Par les progrès de la segmentation, cette cavité grandira (C S, fig. 72 D), mais, par le fait même de l'inégalité des segments situés au-dessus et des segments situés au-dessous d'elle, elle ne pourra prendre la forme sphérique ; elle se présentera finalement sous la forme (sur une coupe de l'œuf) d'une fente creusée dans la moitié supérieure de l'œuf, comme le montre la fig. 72, E.

Cavité de segmentation excentrique.

Cette figure représente la *blastula* de la grenouille, la blastula de l'œuf à segmentation totale, mais inégale. Ici encore, la blastula est une sphère creuse, mais la paroi de cette sphère est d'épaisseur très inégale ; elle est mince en haut, où elle est formée de petites cellules; elle est épaisse en bas où elle est formée de cellules d'autant plus grosses qu'elles appartiennent à une région plus voisine du pôle inférieur ; enfin la cavité de cette blastula n'est ni sphérique, ni centrale ; elle est aplatie en fente et se trouve reportée près du pôle supérieur. On donne à cette blastula le nom d'*amphiblastula*, pour indiquer que, comme on va le voir, ses dispositions sont intermédiaires entre celles de la précédente et celles de la suivante.

Amphiblastula.

Œuf à segmentation partielle. — L'œuf télolécithe, dont l'œuf d'oiseau est le type (jaune de l'œuf de la poule), peut être considéré comme un ovule qui, dans la plus grande partie de sa masse, n'est formé que de vitellus nutritif ; il n'y a, comme représentant le vitellus formatif, qu'un petit disque large de deux à trois millimètres, épais à peine d'un millimètre, formé de protoplasma pur, et se montrant comme une petite tache blanche au centre de l'hémisphère supérieur de la sphère du jaune (quand le jaune obéit à l'orientation que lui donne son

Œuf d'oiseau.

centre de gravité, cette tache, dite *cicatricule*, est toujours tournée en haut [1]). C'est dans ce petit disque, de forme lenticu- Cicatricule.

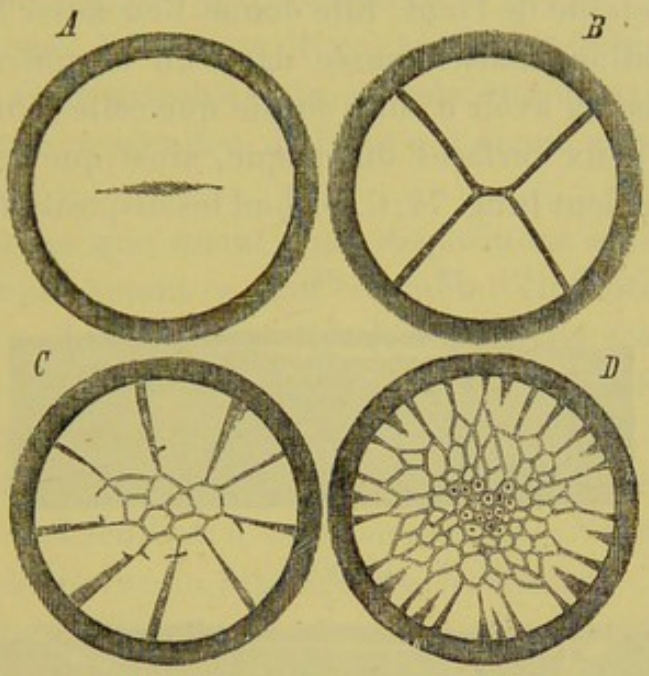


Fig. 73. — Vue en surface des sillons de segmentation sur la cicatricule de l'œuf de poule, d'après Coste (faible grossissement).

A. Cicatricule avec le premier sillon. — B. Deux sillons se coupant à angle droit. — C et D. phases plus avancées ; les segments sont plus petits au centre qu'à la périphérie.

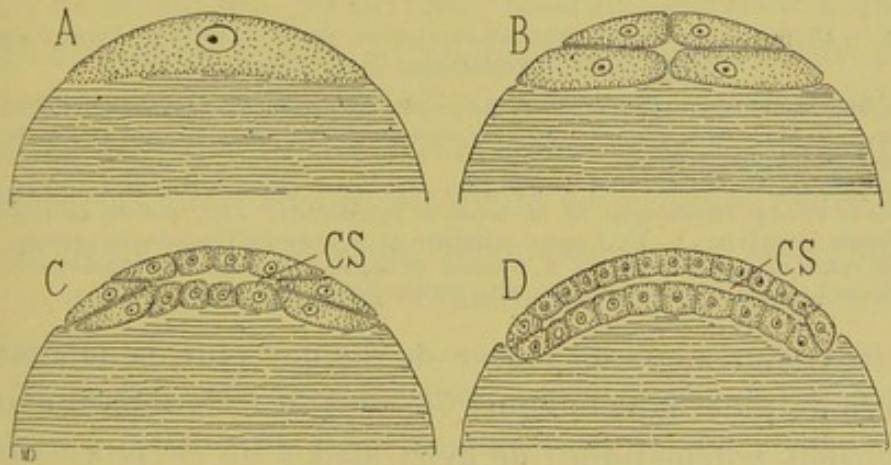


Fig. 74. — Segmentation et blastula (vue en coupe) de l'œuf d'oiseau (type d'œuf à segmentation partielle ; œuf télolécithe ; *discoblastula*).

A. L'hémisphère supérieur de l'œuf, avec la cicatricule ; le reste, ombré de traits horizontaux, est le vitellus nutritif, qui ne se segmente pas (voir la fig. 73). — B. Début de la segmentation. — C, D. Stade de la blastula (*discoblastula*), en forme de calotte à double paroi, entre lesquelles est la fente CS représentant la cavité de segmentation.

laire, que siège le noyau (fig. 74, A). Il est donc facile de prévoir que c'est ce disque seul qui se segmentera (fig. 73), toute

1. Mathias Duval, *De la formation du blastoderme dans l'œuf d'oiseau.* (Annales des Sciences naturelles. Zool. 1884.) — *Atlas d'Embryologie*, Paris, 1889.

la masse du jaune n'étant traversée par aucun sillon de segmentation (fig. 74, B). La segmentation est donc tout à fait partielle, quant à la totalité de l'œuf. Elle donne lieu aussi à une cavité de segmentation, mais, creusée dans un disque aplati, cette cavité ne pourra avoir d'autre forme que celle d'une fente parallèle aux deux surfaces du disque, ainsi que le représente schématiquement la fig. 74, C, D, dont les dispositions sont assez

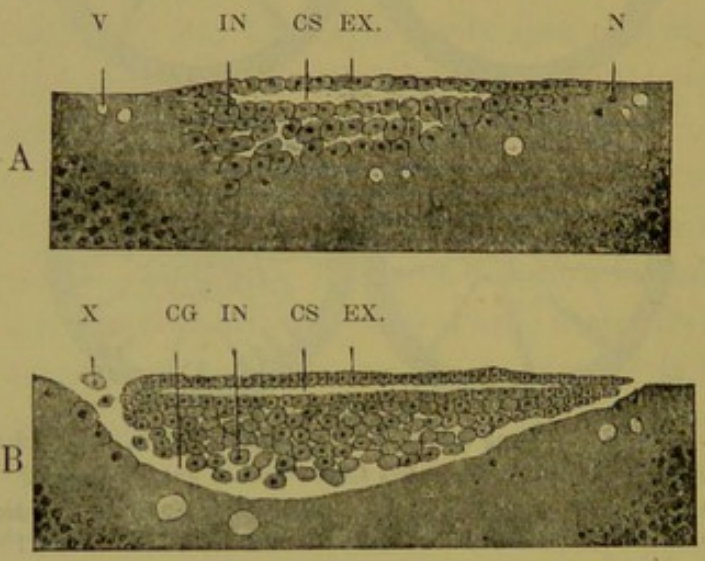


FIG. 75. — Dispositions réelles (non schématiques) de la blastula de l'œuf d'oiseau : Coupes antéro-postérieures de la cicatricule.

A. Stade dans lequel la partie profonde du germe ne s'est pas encore séparée du vitellus sous-jacent. — B. Stade où le germe (cicatricule segmentée) s'est complètement séparé du vitellus sous-jacent (*discoblastula*).

CS. Cavité de segmentation. — CG. Cavité sous-germinale : elle sera plus tard (voir les schémas de la fig. 78) l'homologue de la cavité de la gastrula. — EX. Couche cellulaire qui représente l'ectoderme. — IN. Couche cellulaire qui représente l'endoderme primitif. — N. Noyau épars dans le vitellus. — X. Sphères de segmentation (endodermiques) erratiques (déplacées). (D'après Mathias Duval ; *Atlas d'Embryologie.*)

explicites pour nous dispenser de donner plus de détails ; on trouvera de plus, dans la figure 75, en A et B, la représentation exacte (non schématique) de deux stades de ce processus de segmentation.

La figure 74 (en D) représente donc la *blastula* de l'œuf d'oiseau, de l'œuf à segmentation partielle. Ce n'est plus une sphère creuse ; c'est un disque creusé d'une fente qui s'étend horizontalement. On donne donc à cette blastula le nom de *discoblastula*. La discoblastula est superposée, comme une calotte à double paroi, à la sphère de vitellus nutritif, laquelle, répétons-le, n'a pas pris part à la segmentation, est restée à l'état de masse

Discoblastula.

nutritive indivise, qui ne prendra pas non plus part à la formation du corps de l'embryon, mais servira seulement à la nutrition des cellules qui formeront ce corps. On voit donc quelles grandes différences il y a entre l'archiblastula, l'amphiblastula et la discoblastula, et cela uniquement en raison de la constitution primitive de l'œuf qui donne naissance à chacune d'elles.

Mais quelles que soient leurs dispositions spéciales, toutes ces *blastula* présentent ce plan commun d'être formées par des couches de cellules circonscrivant une cavité (cavité de segmentation). La couche de cellules en question, cellules grosses ou petites, sur un seul rang ou sur deux, mérite déjà le nom de feuillet blastodermique; à cet état le blastoderme est donc formé d'un seul feuillet; il est *monodermique*. Voyons comment de la blastula dérive un blastoderme *didermique*.

La blastula est un blastoderme monodermique.

Transformation de la blastula en gastrula : Blastoderme à deux feuillets. — Les transformations que subit la blastula se produisent d'une manière différente selon le type de la blastula, tout en obéissant à un plan d'ensemble commun, de même que les diverses blastula obéissent à une formule commune (cavité de segmentation circonscrite par un blastoderme monodermique). Ces transformations ont pour objet de donner un blastoderme composé de deux feuillets, et le processus qui y aboutit est dit de *gastrulation*, parce que la forme finale est la *gastrula*, dénomination qui sera expliquée par ce qui va suivre. Nous étudierons donc trois modes de gastrulation.

Trois modes de gastrulation.

Gastrulation de l'archiblastula (œuf à segmentation totale et égale). — Dans la paroi monodermique de l'archiblastula (fig. 70, E), les cellules continuent à se diviser, à augmenter de nombre, et la sphère tend ainsi à grandir. Mais au lieu de subir uniquement un mouvement d'expansion, elle change de forme; l'un de ses hémisphères, celui qui regarde en bas (*b b*, fig. 76 en A), s'aplatit, puis devient convexe vers le haut, et, pour cela, est obligé d'entrer dans la cavité de la blastula (fig. 76 en B), dans la concavité de l'hémisphère supérieur; ce processus prend le nom d'*embolie* ou d'*invagination*. L'hémisphère inva-

Gastrulation par invagination.

giné pénètre de plus en plus dans la cavité de segmentation (fig. 76 en C), se rapproche ainsi de l'hémisphère supérieur, à la face interne duquel il vient s'appliquer en le doublant (fig. 76 en D). Dès ce moment, la cavité de segmentation (CS) est transformée en une simple fente qui sépare le feuillet cellulaire de

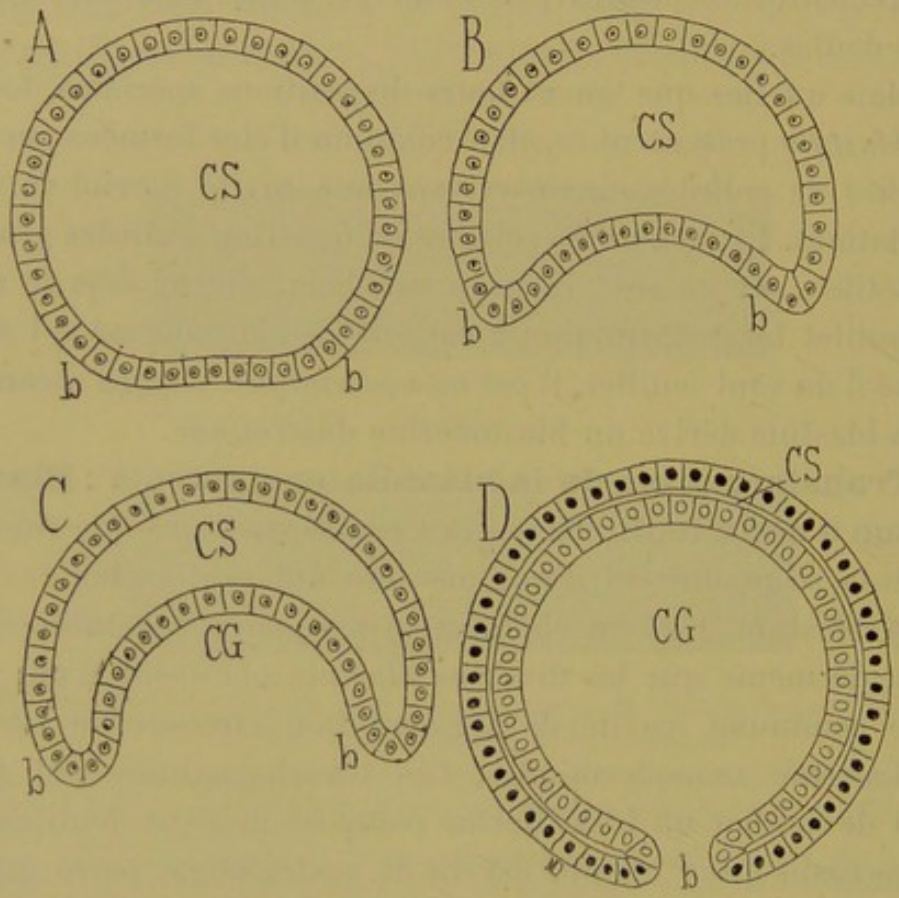


Fig. 76. — Schéma de la gastrulation chez l'amphioxus ; transformation de l'*archiblastula* (A) en *archigastrula* (D).

A. L'archiblastula (voir fig. 70 en E). — B. Début de l'invagination ou embolie ; *b*, *b*, orifice de l'invagination. — C. L'invagination se poursuit, et la cavité de segmentation (CS) se réduit. CG, cavité d'invagination. — D. Archigastrula ; sa cavité (CG) résulte de l'invagination ; cette gastrula a pour parois un double feuillet cellulaire ; le *feuillet externe* est figuré schématiquement par des cellules à noyaux en noir ; le *feuillet interne* par des cellule à noyaux clairs. (Cette manière de désigner ces feuillets sera employée dans les figures suivantes pour les divers types de gastrula.) — La fente qui sépare ces deux feuillets représente l'ancienne cavité de segmentation (CS). — *b*. Bouche de la gastrula.

l'hémisphère supérieur (appelons-le dès maintenant *feuillet externe*) du feuillet cellulaire de l'hémisphère inférieur ou invaginé (nous dirons dès maintenant *feuillet interne*). En même temps le large orifice d'invagination se rétrécit ; au début de l'invagination, il répondait à peu près à l'équateur de la sphère de la blastula, et, par le fait du début de l'invagina-

tion, l'œuf avait pris la forme d'une demi-sphère (fig. 76, B); mais à mesure que l'invagination se poursuit, les bords de la base de cette demi-sphère se rapprochent du centre, l'orifice d'invagination se rétrécit, et l'œuf en voie de développement revient à la forme de sphère complète, avec un petit orifice à son pôle inférieur. C'est ce que représente la figure 76, D. Or cette figure représente la *gastrula* de l'amphioxus, la gastrula de l'œuf à segmentation complète et égale, la gastrula dérivée de l'archiblastula; on lui donne donc le nom d'*archigastrula*. *Archigastrula.*

On voit que cette gastrula est encore une sphère creuse; mais la paroi de cette sphère n'est plus simple, formée d'un seul feuillet; elle est double, formée de deux feuillets, qu'on nomme *les deux feuillets primaires du blastoderme*, à savoir le feuillet externe, ou *ectoderme*, et le feuillet interne ou *endoderme primitif*. Dans la figure 76, D, les éléments de ces deux feuillets sont représentés selon un mode schématique qui sera employé pour les mêmes parties dans les figures qui vont suivre, sur chaque sorte de gastrulation. D'autre part, la cavité de cette sphère n'est pas la même que celle de la blastula; la cavité de la blastula s'est réduite à une simple fente (C S) séparant l'ectoderme et l'endoderme primitif; la cavité centrale actuelle (C G) est une formation nouvelle; elle est le résultat du processus d'invagination; aussi la nomme-t-on *cavité d'invagination*, ou *cavité de la gastrula*. Cette cavité de la gastrula communique avec l'extérieur par un petit orifice, qui est l'orifice d'invagination graduellement rétréci, et qu'on nomme la *bouche de la gastrula* (*b*, fig. 76, D). C'est qu'en effet, chez nombre d'animaux, cet orifice formera plus tard l'orifice buccal de l'être complètement développé; il est vrai que chez d'autres il deviendra l'anus. Mais en tout cas, la cavité de la gastrula deviendra la cavité digestive. Nous avons donc l'explication de ce terme de *gastrula*, puisque cette cavité est la future cavité intestinale, stomacale (γαστηρ, estomac). Ses deux feuillets. Cavité de la gastrula ou cavité digestive.

Disons tout de suite que, en embryologie proprement dite, l'étude de la signification de cette bouche de la gastrula, de ses rapports avec les feuillets blastodermiques, et notamment de ses relations avec l'apparition du feuillet moyen, est une

question de premier ordre, dont les solutions ont motivé d'innombrables recherches, de longues théories, de vives controverses; mais c'est là précisément un des sujets que nous devons laisser entièrement de côté; ne nous occupant pas ici d'organogénie, mais seulement d'histogénèse. Nous éviterons donc, autant que possible, à propos des types suivants de gastrulation, de rechercher et de définir la bouche de la gastrula, nous contentant de préciser le mode de formation des deux feuillets blastodermiques primaires.

Définition de la gastrulation.

En effet, pour nous, la gastrulation doit être définie, en partant du type de l'amphioxus : le processus par lequel la cavité de segmentation se réduit à une fente séparant l'ectoderme de l'endoderme primitif, ce processus ayant en effet pour résultat de transformer le blastoderme monodermique de la blastula en un blastoderme didermique. Nous venons de voir que pour l'archiblastula tous ces processus s'accomplissent par le mécanisme de l'invagination (*archigastrulation*).

Gastrulation de l'amphiblastula (œuf à segmentation totale et inégale). — La gastrulation de l'amphiblastula ne peut se faire par une véritable embolie ou invagination. Considérons en effet que l'hémisphère inférieur de cette blastula (fig. 72 en E; et fig. 77 en A) forme une épaisse masse de gros segments; une pareille masse ne peut s'invaginer, rentrer dans la cavité de la blastula (C S); elle y est réellement déjà, car elle forme une forte saillie vers le haut, repoussant de ce côté la cavité de segmentation (C S). Celle-ci d'autre part n'a pas grand'chose à faire pour se réduire à une fente; déjà sa disposition est celle d'une fente, à parois un peu écartées. Il se fait donc quelque chose qui n'est pas réellement l'invagination, mais qui la rappelle. La masse qui forme l'hémisphère inférieur de la blastula se creuse; à partir d'un point (*b*, fig. 77 en A et B) de sa surface il s'y forme une fente; cette fente pénètre peu à peu dans la masse, s'y dilate, s'y creuse en une cavité centrale (CG, fig. 77, en C), qui, par son mouvement d'expansion, réduit de plus en plus la cavité de segmentation à l'état de fente. Alors la couche de cellules qui est au-dessus de cette fente CS, est le *feuillet externe* (ectoderme), la couche qui est au-dessous est le *feuillet*

Impossibilité d'une invagination type.

interne (endoderme primitif), et la cavité centrale CG, limitée par ce feuillet interne, est la *cavité de la gastrula*. On voit donc que les dispositions aboutissent bien en définitive à celles d'une gastrula; mais par un procédé qui, différant de l'invagination type, n'est cependant pas sans analogie avec elle. A mesure que

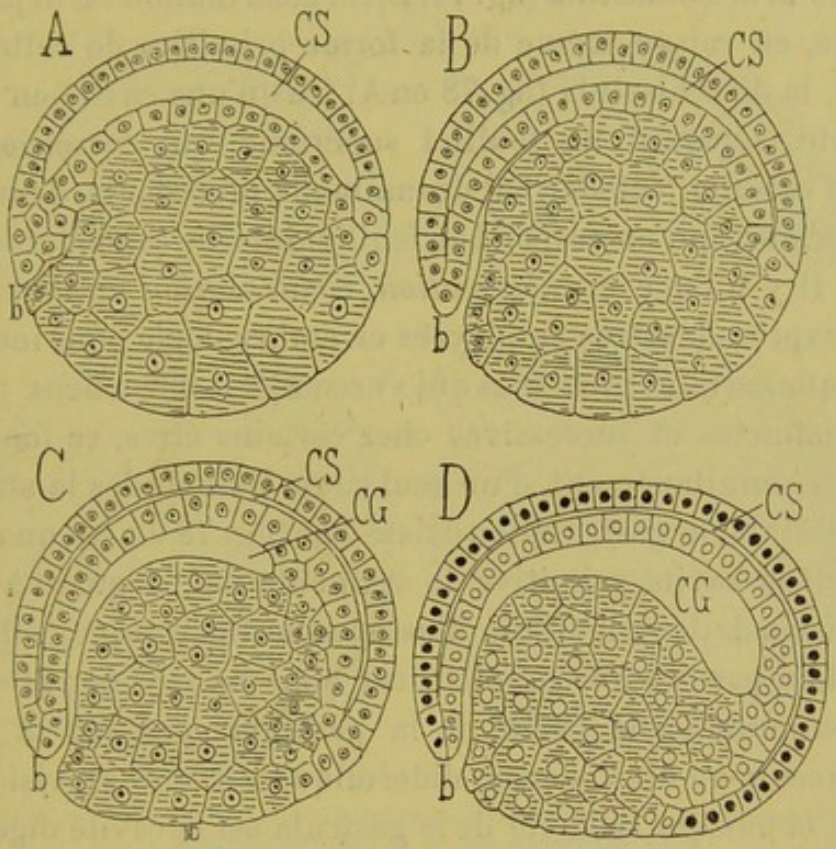


Fig. 77. — Schéma de la gastrulation chez la grenouille ; transformation de l'*amphiblastula* (A) en *amphigastrula* (D).

A. L'amphiblastula, avec sa cavité de segmentation (CS, voir la fig. 72 en E). — B. La masse inférieure de l'amphigastrula se creuse, d'abord par une fente partant du point *b*. — C. Cette fente se développe en une cavité (CG), cavité de la gastrula, tandis que la cavité de segmentation se réduit de plus en plus à l'état de fente (CS). — D. Amphigastrula ; le feuillet externe et le feuillet interne schématiquement désignés comme dans la fig. 76. — CG. Cavité de la gastrula. — *b*. Son orifice ou bouche primitive. — CS. Fente, entre le feuillet externe et le feuillet interne, représentant l'ancienne cavité de segmentation.

la masse inférieure se creuse d'une cavité, les cellules de l'hémisphère supérieur descendent sur cette masse et la recouvrent, de sorte que, s'il n'y a pas embolie (invagination) de l'endoderme dans l'ectoderme, il y a une véritable *épibolie* de ce dernier sur la masse endodermique. On donne à ce processus et à la disposition définitive qui en résulte, les noms d'*amphigastrulation* et d'*amphigastrula* (fig. 77, D). *Amphigastrula.*

Gastrulation de la discoblastula (œuf à segmentation partielle). — Puisque la gastrulation, d'après ce qui précède, consiste en la transformation de la cavité de segmentation en une fente qui sépare le feuillet interne du feuillet externe, on voit que, sur l'œuf d'oiseau, dans sa cicatricule, dès l'achèvement de la discoblastula (fig. 74, D), la gastrulation est déjà faite, puisque, en raison même de la forme primitive de cette cicatricule, la discoblastula (fig. 78 en A) n'a qu'une cavité en forme de fente, séparant un feuillet supérieur, qui correspond au feuillet externe (ectoderme) des animaux précédents, d'un feuillet inférieur, qui correspond au feuillet interne (endoderme primitif). Il y a donc eu *abréviation, condensation du développement*, expressions très employées en embryologie pour indiquer ce fait que certains processus qui s'accomplissent en deux phases bien distinctes et successives chez certains êtres, se font chez d'autres simultanément, d'un seul coup. Mais si, dès le stade de discoblastula, la gastrulation existe déjà (fig. 78 en A), quant à la forme de la cavité primitive de segmentation, et quant à la superposition de deux feuillets (blastoderme didermique), elle n'est cependant pas encore complète, car nous ne voyons pas ce qui représenterait ici la cavité de la gastrula ; puisque la masse sous-jacente au blastoderme didermique est une provision nutritive, et puisque la cavité de la gastrula est la cavité digestive, intestinale, c'est en elle que devrait être placée cette provision alimentaire. Et c'est ce qui a lieu en effet : la gastrulation va s'achever par un processus qui aboutit à l'enveloppement du jaune par le blastoderme, de sorte que le blastoderme circonscrira une cavité occupée par le jaune.

Abréviation de développement.

Cet enveloppement du jaune se produit de la manière suivante : au niveau des bords de la discoblastula, le feuillet externe (supérieur) et le feuillet interne (inférieur) qui se continuaient d'abord l'un avec l'autre, se séparent (fig. 78 en B), et, s'étendant sur le jaune, par multiplication de leurs cellules, opèrent graduellement son enveloppement. Mais, par le fait même de l'indépendance acquise par ces feuillets à la suite de leur séparation, ils ne procèdent pas tous deux aussi rapidement à cet enveloppement ; c'est toujours le feuillet externe qui

Mais enveloppement du jaune.

marche le plus vite, qui est en avance sur l'autre ; il a atteint le centre de l'hémisphère inférieur, le pôle inférieur, alors que le feuillet interne n'est encore arrivé qu'à l'équateur (fig. 78 en C), et ce n'est que très tardivement que ce dernier arrive à ce même pôle inférieur c'est-à-dire finit par doubler entièrement le premier (fig. 78 en D) ; cet achèvement ne se produit que lors-

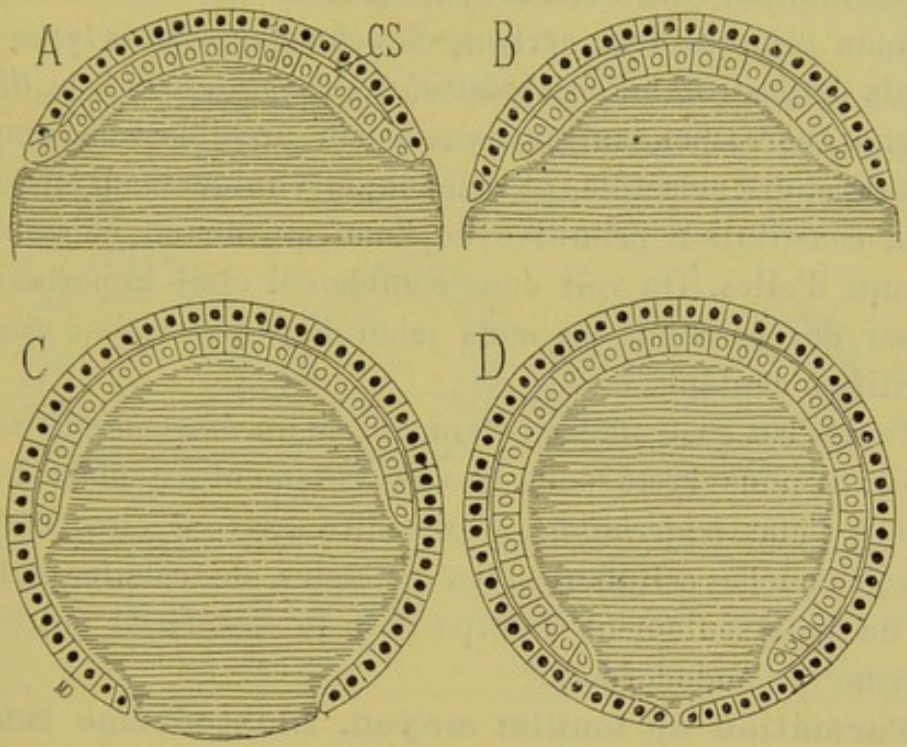


Fig. 78. — Schéma de la gastrulation chez les oiseaux ; transformation de la *discoblastula* (A) en *discogastrula* (D).

A. Discoblastula (voir la fig. 74 en D) ; déjà à ce stade le feuillet interne et le feuillet externe sont bien distincts ; la cavité de segmentation (CS) est réduite à une fente entre ces deux feuillets ; les processus ultérieurs de la gastrulation ont seulement pour but d'envelopper la masse du vitellus nutritif (figuré par des traits horizontaux.) — B, C, D. Phases successives de cet enveloppement. — D. Son achèvement : le feuillet interne est en retard sur l'externe.

que déjà, au pôle supérieur de l'œuf, l'embryon a commencé à se dessiner sur le blastoderme (voir plus loin la figure 81). Quoi qu'il en soit, on voit que dès lors la blastula s'est transformée en une véritable gastrula, avec cavité centrale entourée par le feuillet interne et ayant bien la signification d'une cavité digestive, alimentaire, puisque précisément elle renferme la provision alimentaire de l'œuf. On voit de plus qu'ici cette cavité s'est produite par un processus qui, à aucun égard, ne rappelle l'invagination ou *embolie*, qui est même l'opposé de l'embolie,

Pas d'invagination.

puisque, au lieu que la cavité résulte d'un refoulement d'une moitié de la blastula dans l'autre, c'est la blastula qui s'est étendue autour d'une cavité représentée par son futur contenu, par la masse du jaune. On donne à ce processus d'extension du blastoderme (et tout d'abord de l'ectoderme) autour d'une cavité idéale, le nom d'*épibolie*, et on dit que la *discogastrula* achève sa gastrulation, chez l'oiseau, par épibolie.

Gastrulation par épibolie : *discogastrula.*

Nous sommes donc arrivés, en définitive, à trois types différents de gastrula: l'*archigastrula*, l'*amphigastrula*, la *discogastrula*, correspondant chacune à son archiblastula, amphiblastula et discoblastula, et cela toujours uniquement en raison de la constitution primitive de l'œuf qui donne naissance à chacune d'elles. On voit donc combien il était important de classer dès le début les œufs selon leur teneur en vitellus nutritif ou deutoplasma.

Toutes ces gastrula sont formées par un *blastoderme didermique;* il nous reste donc à voir comment ce blastoderme passe à l'état *tridermique*, c'est-à-dire arrive à être composé de trois couches cellulaires bien distinctes, de trois feuillets au lieu de deux seulement (interposition du *mésoderme* entre l'ectoderme et l'endoderme).

Formation du feuillet moyen. Blastoderme tridermique. — Le stade tridermique se produit alors que les premiers linéaments du corps de l'embryon commencent à se dessiner, et que certains de ses organes sont déjà indiqués par leurs ébauches primitives aux dépens de l'un des feuillets primaires, le feuillet externe ou ectoderme. Ces processus n'ont pas à être étudiés ici, ils sont du ressort de l'embryologie proprement dite, de l'organogénie ; et cependant il faut que nous en disions quelques mots, exactement ce qui est indispensable pour nous fournir des points de repère dans les études qui vont suivre, et puis aussi parce que nous avons à poursuivre l'indication des différences qui continuent à se présenter, selon que l'œuf est à segmentation totale et égale, ou à segmentation totale et inégale, ou enfin à segmentation partielle.

Ébauche de l'embryon. — Dans les œufs à segmentation totale et égale (*archiblastula, archigastrula*), la gastrula entière,

le sac gastruléen dans sa totalité se transforme en embryon : à cet effet ce sac (fig. 79 en A) cesse d'être sphérique ; il s'allonge en fuseau (fig. 79 en B, C) : ce fuseau est creux (cavité de la gastrula), ouvert à une de ses extrémités où se trouve la bouche de la gastrula ; cette extrémité sera l'extrémité postérieure du corps, et la bouche primitive de la gastrula (*b*, fig. 79 en A) deviendra l'orifice anal (ce n'est que chez les invertébrés que cette bouche primitive conserve définitivement son rôle d'orifice buccal, d'orifice d'ingestion, au lieu de devenir orifice d'éjection) ; mais il se forme à l'autre extrémité une ouverture nouvelle (B, fig. 79 en C), qui sera la vraie bouche, la bouche définitive, et alors cette ébauche d'embryon réalise le schéma le plus simple d'un être pourvu d'un tube digestif (cavité de la gastrula : CG, puis IN, fig. 79), avec un orifice à chaque extrémité de ce tube (*b* et B, fig. 79 en C).

L'archigastrula entière devient embryon.

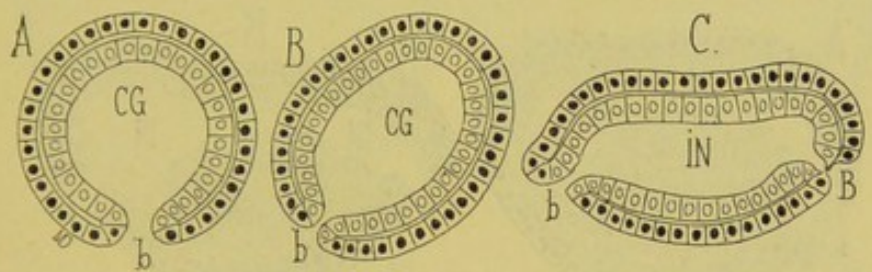


Fig. 79. — Transformation de l'archigastrula en embryon (amphioxus).

La bouche primitive (*b*) de la gastrula (A) devient l'orifice anal de l'embryon (C) ; la cavité CG de la gastrula (A) devient cavité intestinale (IN), et un orifice buccal (B) se produit à l'extrémité antérieure de l'embryon.

Le feuillet externe et le feuillet interne sont schématiquement rendus bien distincts par la manière dont sont figurés les noyaux de leurs cellules ; noyaux en noir pour le feuillet externe.

Dans les œufs à segmentation totale, mais inégale (*amphiblastula*, *amphigastrula*), les choses se passent à peu près de même. L'œuf entier, la totalité de la gastrula (fig. 80 en A) s'allonge en un corps fusiforme, acquiert bouche et anus à ses extrémités, et la cavité de la gastrula devient la cavité du tube digestif (fig. 80 en B) ; mais la paroi inférieure de ce tube digestif (IN) est épaisse, renferme de grosses cellules (sphères de segmentation encore volumineuses à ce stade), de sorte que des provisions nutritives sont contenues non dans la cavité digestive, mais dans l'épaisseur de sa paroi ventrale.

De même pour l'amphigastrula.

Dans les œufs à segmentation partielle (*discoblastula*, *disco-*

gastrula), les choses se passent d'une manière tout à fait différente, et la différence est toujours la conséquence de ce que cet œuf était primitivement composé de deux parties bien distinctes, le vitellus formatif (germe, cicatricule) et le vitellus nutritif (jaune). C'est la région supérieure de la gastrula, celle qui répond à la place primitive de la cicatricule, qui seule se transforme en embryon. A cet effet, il se forme (fig. 81 en A), sur le sac gastruléen, un étranglement qui, graduellement, le divise en deux parties bien distinctes, mais d'inégal volume, l'une supérieure, ou *ébauche de l'embryon* (fig. 81 : *ep*, extrémité postérieure ; *ea*, extrémité antérieure du corps de l'embryon),

Une partie seulement de la discogastrula devient embryon.

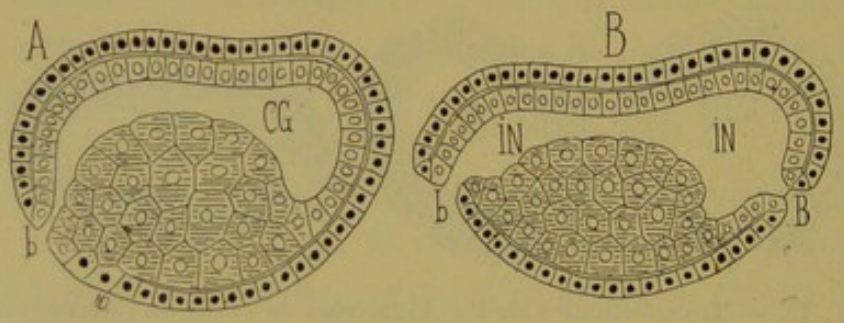


Fig. 80. — Transformation de l'amphiblastula (A) en embryon (B ; têtard de grenouille). Lettres comme dans la figure précédente.

l'autre inférieure ou *sac vitellin* (VO). La partie supérieure se comporte alors comme se comportait, dans les types précédents, l'œuf entier; elle s'allonge en un corps fusiforme, creusé d'une cavité, qui est la partie supérieure de la cavité de la gastrula, et qui prend les caractères d'un tube digestif (IN) en acquérant un anus (*b*) à l'une de ses extrémités, une bouche (B) à l'autre (fig. 81, D). La partie inférieure (VO) reste à l'état sphérique; sa cavité, qui est la partie inférieure, de beaucoup la plus grande, de la cavité gastruléenne, renferme le vitellus nutritif, d'où son nom de *sac vitellin;* comme l'étranglement qui a séparé ces deux parties n'est pas complet, n'est pas allé jusqu'à les détacher l'une de l'autre, le sac vitellin communique avec la cavité intestinale par un orifice étroit, dit orifice ombilical (qui correspond à la région du futur ombilic du sujet complet), et c'est pourquoi ce sac vitellin porte aussi le nom de *vésicule ombilicale*. Ainsi tout peut se résumer en

disant que l'embryon des œufs à segmentation partielle ont une annexe, la vésicule ombilicale, appendue à leur face ventrale, tandis que les embryons des œufs à segmentation totale, qu'elle soit inégale ou égale, n'ont pas d'annexe, pas de vésicule ombilicale, par suite pas d'ombilic. Vésicule ombilicale.

Quoi qu'il en soit, dans tous les œufs, nous voyons se former Ébauche de l'embryon.

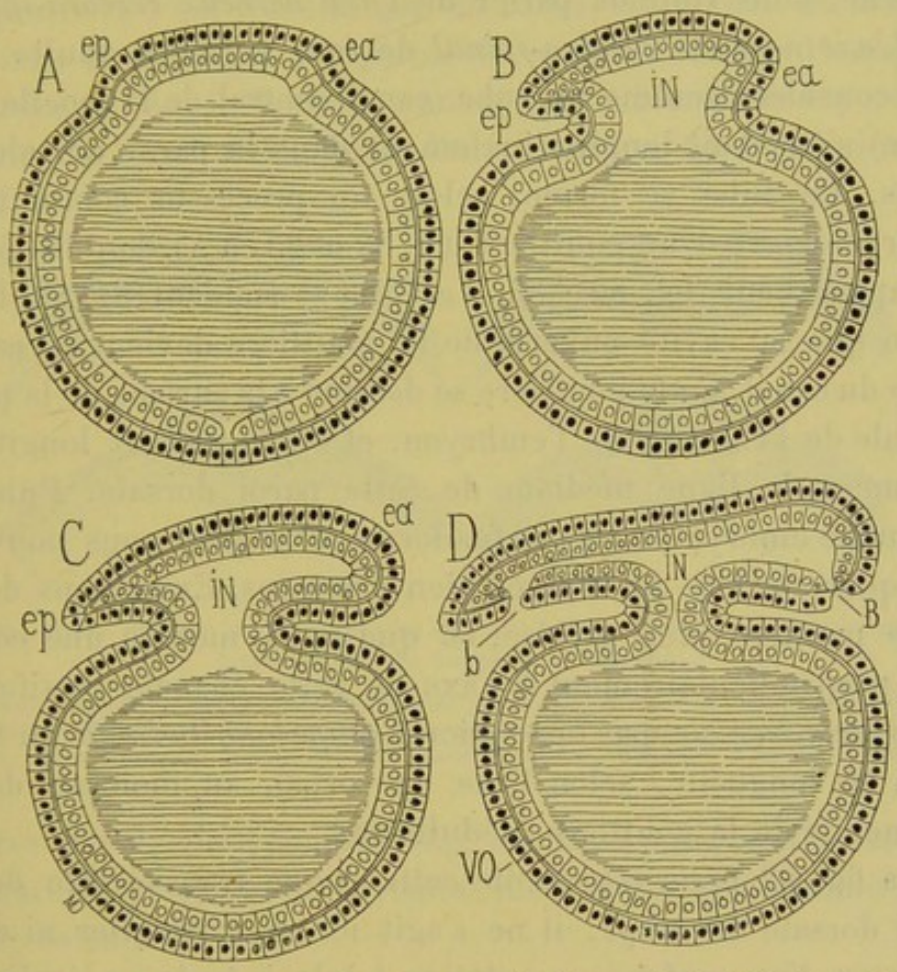


Fig. 81. — Production de l'embryon sur la discogastrula (développement de l'oiseau).

A. Le corps de l'embryon indiqué par le soulèvement en *ep* (extrémité postérieure) et *ea* (extrémité antérieure).

B, C, D. L'embryon se sépare de plus en plus du reste de l'œuf : — VO, vésicule ombilicale; — IN, intestin; — *b*, Anus; — B, Bouche.

une ébauche embryonnaire se présentant comme un corps fusiforme, auquel on peut distinguer une extrémité antérieure, une extrémité postérieure, une cavité intestinale, une paroi dorsale du corps, une paroi ventrale et deux parois latérales. On comprendra que nous avions besoin d'établir ces faits, si rapidement et si schématiquement que nous les ayons esquis-

sés, lorsque nous dirons que le troisième feuillet, le feuillet moyen (mésoderme), dont il nous reste à étudier l'apparition, se produit d'abord dans la paroi dorsale du corps. Mais avant de l'étudier, il nous faut, pour arriver à une orientation suffisante, indiquer encore une formation qui, dans cette paroi dorsale du corps, apparaît de très bonne heure, aux dépens du feuillet externe, nous voulons parler de l'*axe nerveux cérébro-spinal*.

Apparition précoce de l'axe nerveux cérébro-spinal.

L'*axe nerveux cérébro-spinal* de tout vertébré adulte peut être considéré comme un tube (canal central de la moelle épinière) s'étendant longitudinalement dans la paroi dorsale du corps. Ce tube se forme, selon un processus commun en embryologie, par un gouttière (fig. 82 et 85 en A), dont les bords se rapprochent (fig. 82 et 85, B et C) et se soudent (fig. 82, D) de façon que la cavité ouverte de la gouttière devient la cavité close du canal. Cette gouttière se dessine à la surface de la paroi dorsale de l'ébauche de l'embryon, et elle parcourt longitudinalement la ligne médiane de cette paroi dorsale. Puisque l'ébauche embryonnaire est fusiforme, allongée, nous pouvons pratiquer sur elle des coupes bien orientées. Examinons donc, d'une manière plus précise, ce que nous montre une coupe faite perpendiculairement à l'axe de cette ébauche fusiforme (*coupe transversale*, par opposition à *coupe longitudinale* ou faite selon la longueur, selon l'axe du corps), au moment de la production de la gouttière médullaire.

La fig. 82 nous représente cette coupe transversale de la paroi dorsale du corps; il ne s'agit ici en particulier ni d'un embryon d'un œuf à segmentation totale inégale ou égale, ni d'un œuf à segmentation partielle; le processus, que nous devons seulement indiquer, est à peu près le même chez tous ; la figure est d'une valeur générale, schématique. La gouttière, qui doit donner le tube nerveux central, étant coupée perpendiculairement à son axe, se présente sous la forme de la dépression figurée en GM ; cette dépression est formée par une partie épaissie de l'ectoderme, dite *lame médullaire* (future *moelle épinière*), et comme cette dépression est symétrique, on peut distinguer une lame médullaire droite et une lame médullaire gauche. Or, en examinant, sur des coupes transversales, l'état

des choses sur des embryons de plus en plus avancés, on voit que le bord externe de chaque lame médullaire se soulève (fig. 82 B et C), et leur ensemble, c'est-à-dire la *gouttière médullaire*, se creuse de plus en plus; en même temps ces bords se rapprochent de la ligne médiane, c'est-à-dire se rapprochent l'un de l'autre, arrivent au contact et finalement se soudent. La gouttière s'est transformée en *canal*. Au niveau de la ligne médiane de soudure, les parois de ce canal adhèrent encore à l'ectoderme, dont elles proviennent; mais bientôt la séparation se fait; le canal médullaire, l'axe nerveux cérébro-spinal se

Gouttière puis canal médullaire.

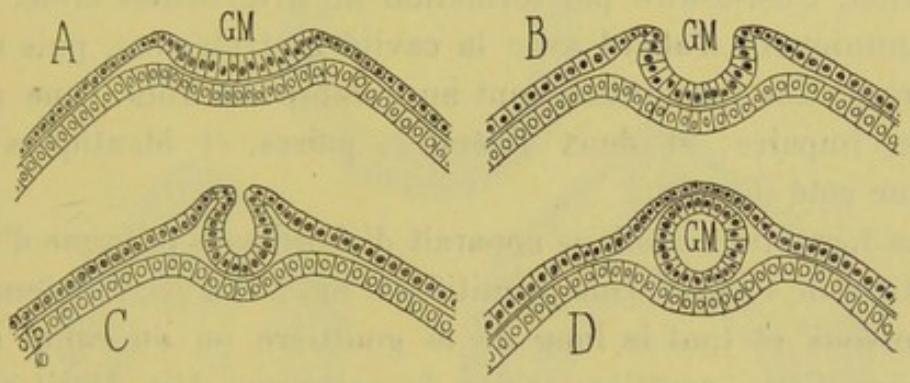


Fig. 82. — Schéma de la formation de l'axe nerveux cérébro-spinal (coupes transversales du corps de l'embryon).

De A à D, la gouttière médullaire (GM), formée par le feuillet externe seul, se transforme en canal médullaire (CM), par rapprochement, puis soudure de ses bords, et ce canal médullaire s'isole du feuillet externe qui lui a donné naissance (voir aussi la fig. 85, p. 200).

trouve devenu indépendant (fig. 82, D), appliqué à la face inférieure ou profonde de la région médiane de l'ectoderme de la paroi dorsale du corps.

Nous venons ainsi d'assister à un premier exemple de dérivation blastodermique des éléments anatomiques; nous venons de constater que les cellules du tube nerveux, c'est-à-dire toutes les cellules nerveuses qui en proviendront ultérieurement, sont d'origine ectodermique. Mais pour le moment nous n'insistons pas sur cette question. L'essentiel c'est que nous pouvons, par la connaissance de la situation du canal ou tube médullaire, nous orienter dans une coupe transversale de la paroi dorsale de l'ébauche embryonnaire.

Premier exemple de dérivation blastodermique.

Origines du feuillet moyen ou mésoderme; corde dorsale. — C'est pendant la production du canal médullaire

qu'apparaît le mésoderme, ou tout au moins peut-on dire que lorsque les *formations mésodermiques* sont nettement différenciées, on ne peut les étudier qu'en précisant leurs rapports avec le canal médullaire. Pour ces formations mésodermiques, il faut encore distinguer selon que les embryons appartiennent à un œuf à segmentation totale et égale, ou inégale, ou partielle.

a. Pour l'*œuf à segmentation totale et égale* (*archigastrula*) c'est-à-dire chez l'amphioxus, les formations mésodermiques proviennent de l'endoderme primitif, par un processus d'évagination, c'est-à-dire par formation de diverticules creux qui communiquent d'abord avec la cavité gastruléenne, puis s'en séparent. Ces formations sont au nombre de trois : une médiane, impaire; et deux latérales, paires, et identiques de chaque côté (fig. 83).

La formation médiane apparaît d'abord sous la forme d'une gouttière de l'endoderme primitif (*ch*, fig. 83 en A), exactement au-dessous et tout le long de la gouttière ou du canal médullaire. Cette gouttière, selon le processus déjà décrit pour celle qui donne naissance à l'axe nerveux, se ferme par rapprochement (fig. 83, A, B), puis soudure de ses bords, et enfin se sépare de l'endoderme dont elle provient (fig. 83, C). On a alors, dans l'axe de l'embryon, exactement le long de la paroi inférieure du tube médullaire, un petit tube, dont la lumière très étroite disparaît de bonne heure et qui se transforme ainsi en un mince cordon cellulaire régnant sur presque toute la longueur de l'embryon; c'est ce qu'on nomme la *corde dorsale* (*chorda dorsalis*) ou *notochorde* (νοτος, dos).

Corde dorsale de l'archigastrula.

Les formations latérales apparaissent de même comme des évaginations (*sm*, fig. 83 A) de l'endoderme primitif, de chaque côté de l'évagination qui forme la corde dorsale. Ces évaginations se présentent d'abord comme de vastes sacs creux, interposés entre l'ectoderme et l'endoderme primitif des régions dorsales et latérales de l'embryon, et communiquant avec la cavité gastruléenne (cavité intestinale); puis, toujours par le même mécanisme de rapprochement et soudure des bords de l'orifice de communication, ces sacs s'isolent et deviennent indépendants

de l'endoderme primitif (fig. 83, C). Celui-ci, ayant fourni les principaux dérivés auxquels il doit donner naissance, cesse dès lors de porter le nom d'*endoderme primitif,* qui signifiait endoderme contenant en lui les formations mésodermiques, et prend celui d'*endoderme définitif,* ou d'*endoderme* tout court. Quant aux sacs en question, ils s'étendent de plus en plus

Mésoderme et ses deux lames.

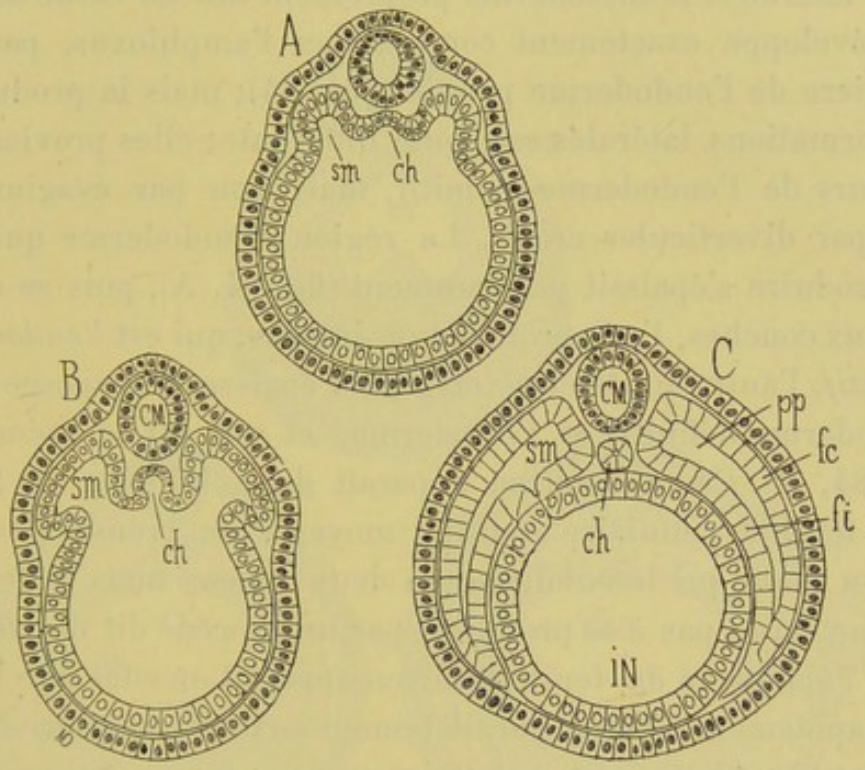


Fig. 83. — Formation du feuillet moyen chez l'amphioxus (archigastrula).

A et B : — *ch*. Formation de la corde dorsale. — *sm*. Formation des sacs mésodermiques.

C : — La corde dorsale (*ch*) est formée et isolée de l'endoderme. — *pp*. Cavité pleuro-péritonéale du mésoderme. — *fc*. Lame fibro-cutanée. — *fi*. Lame fibro-intestinale. — IN, cavité intestinale.

A partir du schéma C (ainsi que dans les figures suivantes), les cellules du mésoderme sont représentées sans noyaux, pour rendre évidente la distinction de ce feuillet blastodermique d'avec l'ectoderme (noyaux foncés) et l'endoderme définitif (noyaux clairs).

sur les parties latérales et jusqu'à la région ventrale de l'embryon (fig. 83, C), s'interposant entre l'ectoderme et l'endoderme, et ils ne sont autre chose que le *mésoderme* proprement dit, ou *feuillet moyen*. On voit que ce feuillet moyen est composé de deux lames, l'une appliquée contre l'ectoderme (*fc*, fig. 83, C) et qu'on nomme *lame fibro-cutanée* (à cause des tissus qu'elle formera plus tard), et l'autre (*fi*) appliquée contre l'endoderme, et qu'on nomme *lame fibro-intestinale*. Quant à la cavité qui existe entre ces deux lames, comme elle représente

la grande cavité séreuse du corps, c'est-à-dire la future cavité de la plèvre et du péritoine, on lui donne le nom de *cavité pleuro-péritonéale*, ou *fente pleuro-péritonéale* (*pp*, fig. 83 C).

b. Pour l'*œuf à segmentation totale et inégale* (*amphigastrula,* batraciens), les formations mésodermiques sont également au nombre de trois, une médiane, la corde dorsale, et deux latérales, le mésoderme proprement dit. La corde dorsale se développe exactement comme chez l'amphioxus, par une gouttière de l'endoderme primitif (fig. 84); mais la production des formations latérales est toute différente; elles proviennent toujours de l'endoderme primitif, mais non par évagination, non par diverticules creux. La région d'endoderme qui doit les produire s'épaissit puissamment (fig. 84, A), puis se divise en deux couches, l'une profonde ou interne, qui est l'*endoderme définitif,* l'autre supérieure (*ms*), plus épaisse, interposée entre l'endoderme définitif et l'ectoderme, et qui est le *mésoderme* (fig. 84, B). Ce mésoderme apparaît donc ici sous la forme d'un feuillet cellulaire (feuillet moyen), non creusé d'une cavité ou fente qui le subdivise en deux lames; mais cette division ne tarde pas à se produire, par un procédé dit de *clivage*. Dans l'épaisseur du feuillet moyen apparaît en effet une fente, qui rapidement s'étend parallèlement aux deux surfaces de ce feuillet (fig. 84, C), et le subdivise en deux lames, qui prennent également ici les noms de *lame fibro-cutanée* (*fc*) et *lame fibro-intestinale* (*fi*). La fente située entre ces deux lames devient pareillement la *cavité pleuro-péritonéale* (*pp*).

Mésoderme et son clivage.

Cette substitution de la formation d'une cavité par clivage d'une masse pleine, à la formation par évagination, invagination ou diverticule creux, est un fait très commun en embryologie. Nous en avons vu déjà un exemple dans la gastrulation : lorsque dans l'œuf à segmentation totale, mais inégale (grenouille, amphiblastula), nous avons vu la cavité de la gastrula se produire par une fente qui apparaît dans la masse des grosses cellules de la paroi inférieure de l'amphiblastula (p. 186), nous avons assisté à un véritable clivage de cette masse, et ici le procédé de clivage se substituait à l'invagination qui produit la cavité gastruléenne dans l'archigastrula de l'amphioxus. A

Équivalence de l'invagination creuse et du clivage d'une masse pleine.

chaque instant, lorsque nous étudierons l'histogénèse des glandes, nous verrons celles-ci provenir d'un épithélium, mais tantôt par la production d'un bourgeon creux, c'est-à-dire par évagination, tantôt par production d'un bourgeon primitivement plein et massif qui ne se creuse qu'ultérieurement par l'apparition d'une fente en son centre, c'est-à-dire par clivage.

Productions mésodermiques de la discogastrula.

c. Pour l'œuf à *segmentation partielle* (*discogastrula*,

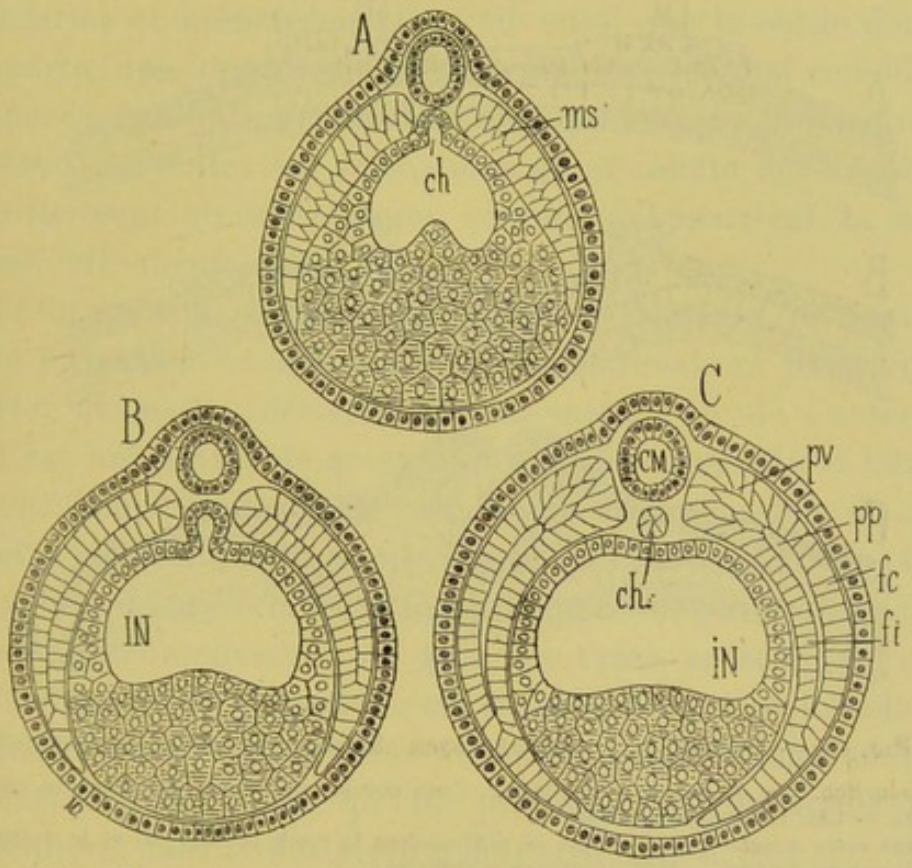


Fig. 84. — Formation du feuillet moyen chez la grenouille (amphigastrula).

A. Apparition du mésoderme (*ms*) et de la corde dorsale (*ch*) aux dépens de l'endoderme.
B. Isolement du mésoderme.
C. Isolement de la corde dorsale ; clivage du mésoderme en lame fibro-cutanée (*fc*) et lame fibro-intestinale (*fi*). — *pp*. Fente pleuro-péritonéale. — *pv*. prévertèbre.. — IN, cavité intestinale.

oiseaux) ce processus de production par une masse pleine qui se clive ensuite, s'étend à toutes les formations mésodermiques, si bien que, au début, il n'y a pas à distinguer une formation médiane et deux formations latérales. Sur toute l'étendue de la région dorsale de l'ébauche embryonnaire, aussi bien au-dessous de la gouttière médullaire que sur ses côtés, l'endoderme s'épaissit (fig. 85, A), puis se divise en deux couches, l'une inférieure ou *endoderme* définitif, l'autre supérieure (*ms*

qui est le *mésoderme* sous la forme d'un épais feuillet de cellules (feuillet moyen). Alors dans ce mésoderme massif, qui contient en puissance à la fois la corde dorsale et le mésoderme proprement dit, les cellules se distribuent, se groupent en trois formations distinctes, une médiane et deux latérales. La formation médiane, axiale, est un cordon (*ch*, fig. 85, B)

Corde dorsale.

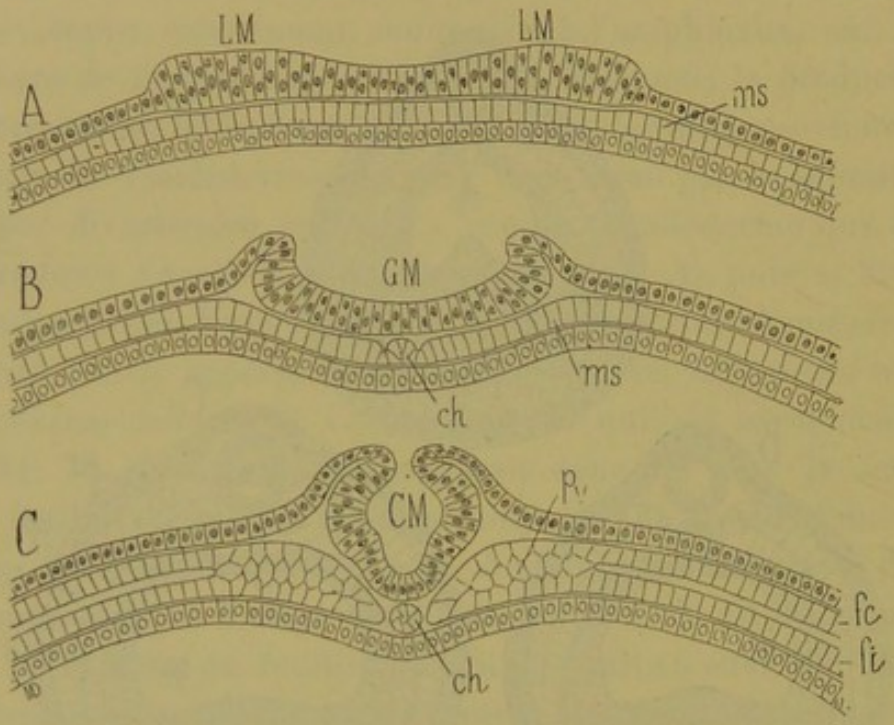


Fig. 85. — Formation du feuillet moyen chez les oiseaux (discogastrula).

A. Production, aux dépens de l'endoderme, d'une couche mésodermique commune, continue (*ms*). — LM, LM, lames médullaires.

B. Dans cette couche mésodermique se différencient la corde dorsale (*ch*) et le mésoderme proprement dit (*ms*). — G M. Gouttière médullaire.

C. Clivage du mésoderme en lame fibro-cutanée (*fc*), et lame fibro-intestinale (*fi*), séparées par la fente pleuro-péritonéale — *pv*, prévertèbre. — CM, canal médullaire.

qui peu à peu se sépare des masses latérales, devient indépendant, situé exactement au-dessous de la gouttière médullaire; c'est la corde dorsale (*ch*, fig. 85, C), qui se creuse d'une cavité très peu accentuée et destinée à disparaître bientôt. Les formations latérales sont le mésoderme proprement dit (feuillet moyen) qui est constitué exactement comme il l'était, à son apparition, dans le type précédent; mais presque aussitôt il se clive (fig. 85, C) et se divise en deux lames, la *fibro-cutanée* (*fc*) et la *fibro-intestinale* (*fi*), entre lesquelles est la cavité pleuro-péritonéale.

Clivage mésodermique.

On voit donc que, quels que soient les procédés particuliers d'apparition des formations mésodermiques, leur dérivation est toujours la même : elles dérivent de l'endoderme primitif, se séparent de lui, et alors le feuillet le plus interne de l'œuf, celui qui formera l'épithélium intestinal, prend le nom d'*endoderme définitif;* c'est là le seul et véritable endoderme; le premier était une masse commune destinée à se subdiviser en endoderme et mésoderme. On voit aussi que la corde dorsale fait partie des formations mésodermiques; elle est considérée comme le squelette primitif, la tige squelettique provisoire du vertébré; or toutes les formations du squelette des vertébrés appartiennent au mésoderme, comme y appartient la corde dorsale elle-même.

Lois générales de la production du mésoderme.

Enfin on voit que les divers types de blastula, de gastrula et de formation du mésoderme, s'enchaînent, se lient l'un à l'autre, disons-le, dérivent certainement l'un de l'autre, et qu'il est impossible de comprendre la discogastrula si l'on ne connaît l'amphigastrula, de même qu'il est impossible de comprendre celle-ci quand on ne connaît pas l'archigastrula. Or il est un type de blastula et de gastrula qu'on ne peut comprendre qu'avec la connaissance de tous les types précédents; nous voulons parler de la *gastrula des mammifères*, dont l'étude est la plus essentielle pour nous et dont cependant nous n'avons pas encore parlé; c'est qu'elle présente des processus tout particuliers, dont la description doit être faite à part.

Segmentation, blastula, gastrula et mésoderme de l'œuf des mammifères. — L'œuf des mammifères est d'un volume relativement petit; il est très peu chargé de vitellus nutritif, sa segmentation est totale et a longtemps été considérée comme égale. On peut donc s'étonner, puisque ce sont là aussi les caractères de l'œuf de l'amphioxus, que, en étudiant l'archiblastula et l'archigastrula de celui-ci, nous n'ayons pas dit que les mêmes types de processus se produisent aussi pour l'œuf des mammifères. C'est que l'œuf des mammifères, s'il ressemble, par son volume et son aspect, à l'œuf de l'amphioxus, en diffère complètement par les tendances, par les influences héréditaires qu'il porte en lui, et qui déterminent en lui une

Conditions spéciales de l'œuf des mammifères.

évolution dans laquelle on retrouve les traces des évolutions subies par les ancêtres des mammifères. Quelques mots d'explications suffiront pour faire comprendre qu'il ne s'agit pas, par ces expressions, de conceptions métaphysiques, mais bien de faits réels.

L'amphioxus est placé tout au bas de l'échelle des vertébrés; les mammifères occupent au contraire le sommet de cette échelle, et la grande loi de l'évolution des êtres nous montre que les vertébrés dérivent d'ancêtres qui ont été représentés, en remontant de plus en plus vers les origines, par des formes analogues à celles des oiseaux, des batraciens, et, tout au début, à celle de l'amphioxus, pour ne citer que quelques-uns des échelons de cette évolution. C'est-à-dire que si l'œuf du mammifère ressemble en apparence à l'œuf de l'amphioxus, il n'en dérive pas directement; entre les deux se trouvent, pour nous en tenir aux types sus-indiqués, l'œuf des batraciens et celui des oiseaux. Les ancêtres directs des mammifères ont un œuf à segmentation partielle, avec discoblastula et discogastrula; ceux-ci ont à leur tour eu pour ancêtres des êtres dont l'œuf était à segmentation totale, mais inégale, avec amphiblastula et amphigastrula; et enfin ces derniers ont compté, parmi leurs ancêtres, des êtres qui avaient sans doute l'œuf le plus simple, l'œuf à segmentation totale et égale, avec les formes typiques primitives d'archiblastula et d'archigastrula.

Cet œuf est devenu secondairement alécithe.

En d'autres termes, l'ovule des mammifères n'est pas primitivement alécithe ou oligolécithe; il représente un œuf télolécithe, qui a graduellement perdu sa provision nutritive, n'en ayant plus besoin, puisqu'il se développe en se greffant sur le terrain maternel, qui lui fournit en abondance les matériaux nutritifs; il a donc fait retour à la segmentation totale, mais, dans cette segmentation et dans la gastrulation qui suit, il présente encore des détails qui rappellent notamment la discogastrula ancestrale. C'est pour indiquer que la gastrula des mammifères, quoique produite par un œuf à segmentation totale, n'est pas une forme primitive, qu'on lui a donné le nom de *métagastrula*. Ceci va être justifié par l'exposé des faits.

L'œuf des mammifères (fig. 86 en A; lapin, cheiroptères [1]) se divise d'abord en deux segments superposés, l'un supérieur, l'autre inférieur; ces deux segments (fig. 86, en B) ne sont ni égaux ni de même signification : le supérieur est plus petit, moins granuleux, et c'est de lui que proviendront tous les éléments ectodermiques du blastoderme; l'inférieur est un peu plus gros, plus granuleux, et sera l'origine de tous les éléments de l'endoderme. On voit donc tout d'abord que la segmentation n'est pas égale. Elle se poursuit en accentuant de plus en plus cette inégalité, car elle marche beaucoup plus vite pour le segment supérieur ou *ectodermique*, que pour l'inférieur

Segmentation inégale.

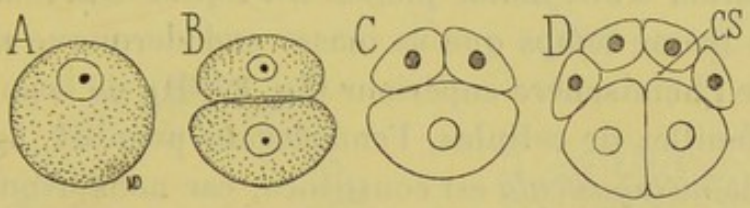


Fig. 86. — Segmentation et blastula de la chauve-souris, prise comme type de mammifère (*métablastula*)

A. L'ovule fécondé.
B. Division en deux segments inégaux, le supérieur dit *ectodermique*, l'inférieur dit *endodermique*.
C. La division du segment ectodermique marche plus vite que celle du segment endodermique. — A partir de ce stade, et dans les figures suivantes, les éléments ectodermiques sont figurés avec noyaux foncés, les endodermiques avec noyaux clairs.
D. Stade de la blastula (*métablastula*). — CS, cavité de segmentation.

ou *endodermique*, le premier pouvant être déjà divisé en quatre ou six cellules, alors que le second est encore intact ou divisé seulement en deux ou quatre (fig. 86; C, D). Il se forme ainsi une blastula (*métablastula*) dont la cavité (cavité de segmentation; CS; fig. 86, D) sépare les éléments ectodermiques des endodermiques; cette métablastula rappelle à la fois l'amphiblastula des amphibiens et la discoblastula des oiseaux; c'est une sorte de discoblastula qui, n'ayant plus à s'étaler sur le pôle supérieur d'une grosse éphère de vitellus nutritif, a quitté la forme discoïde pour reprendre elle-même la forme sphérique.

Métablastula.

Alors se produit un processus qui rappelle l'épibolie de l'œuf

1. E. van Beneden, *La formation des feuillets blastodermiques chez le lapin* (Archives de biologie, 1880); — *Recherches sur la formation des annexes fœtales chez les mammifères, lapin et cheiroptères* (Arch. de biologie, 1884). — Mathias Duval, *Études sur l'embryologie des cheiroptères* (Journal de l'Anat. et de la Physiol., 1895).

des oiseaux (p. 189) : les cellules ectodermiques se multiplient plus activement que les endodermiques, s'étendent à la surface de celles-ci, en marchant de l'hémisphère supérieur de l'œuf vers son équateur (fig. 87, E), puis vers son hémisphère inférieur, puis enfin vers le pôle inférieur (fig. 87, F et G). Quand l'occlusion de cette enveloppe ectodermique va s'accomplir, au niveau de ce pôle inférieur, la masse des cellules endodermiques est entrée tout entière dans la cavité ainsi circonscrite, et s'est accumulée à sa partie supérieure. Il y a donc, en même temps qu'épibolie de l'ectoderme, embolie de la masse endodermique, c'est-à-dire quelque chose qui rappelle une invagination, mais l'invagination d'une masse pleine. Du liquide s'accumule dans l'œuf, en même temps que sa masse endodermique s'étale au niveau de l'hémisphère supérieur (fig. 87, H), de façon à y former un feuillet de cellules, l'endoderme primitif (fig. 87, I). Dès lors la *métagastrula* est constituée, car nous avons tout ce qui doit former une gastrula.

Métagastrula.

En effet, d'une part nous avons une cavité gastruléenne (CG) qui est circonscrite en haut par le blastoderme à deux feuillets, et sur le reste de son étendue par la couche ectodermique seulement (fig. 87, H et I) ; mais nous avons vu que la cavité gastruléenne de la discogastrula des oiseaux était ainsi limitée (fig. 78, C), puisque l'ectoderme entoure la masse du jaune bien avant d'être doublé d'endoderme sur toute sa face interne. On ne sera pas tenté de prendre cette cavité de la métagastrula pour une cavité de segmentation, puisque celle-ci est maintenant représentée, comme du reste dans tous les types de gastrula, par la fente qui sépare l'ectoderme de l'endoderme (CS, fig. 86 et 87). Nous avons d'autre part deux feuillets blastodermiques, un blastoderme didermique; il n'est d'abord didermique que dans sa partie supérieure, comme pendant un temps assez long chez les oiseaux (p. 189) ; mais l'endoderme primitif continue à s'étendre à la surface interne de l'ectoderme (fig. 87, I), le double dans toute son étendue, et finalement le blastoderme de la métagastrula devient didermique dans toute son étendue.

Apparition de l'embryon.

L'apparition de la *première ébauche de l'embryon* ne se fait pas, quoique la segmentation ait été totale, comme dans l'ar-

chigastrula ou l'amphigastrula. Elle se fait comme dans la discogastrula (voir fig. 81 ci-dessus, p. 193), c'est-à-dire que la sphère blastodermique, le sac gastruléen, se divise, par un étranglement, en deux parties inégales, l'une supérieure plus petite, qui s'allonge en corps fusiforme (embryon), l'autre inférieure plus grande (vésicule ombilicale) qui forme une annexe appendue à la face ventrale de l'embryon (voir la

Existence d'une vésicule ombilicale.

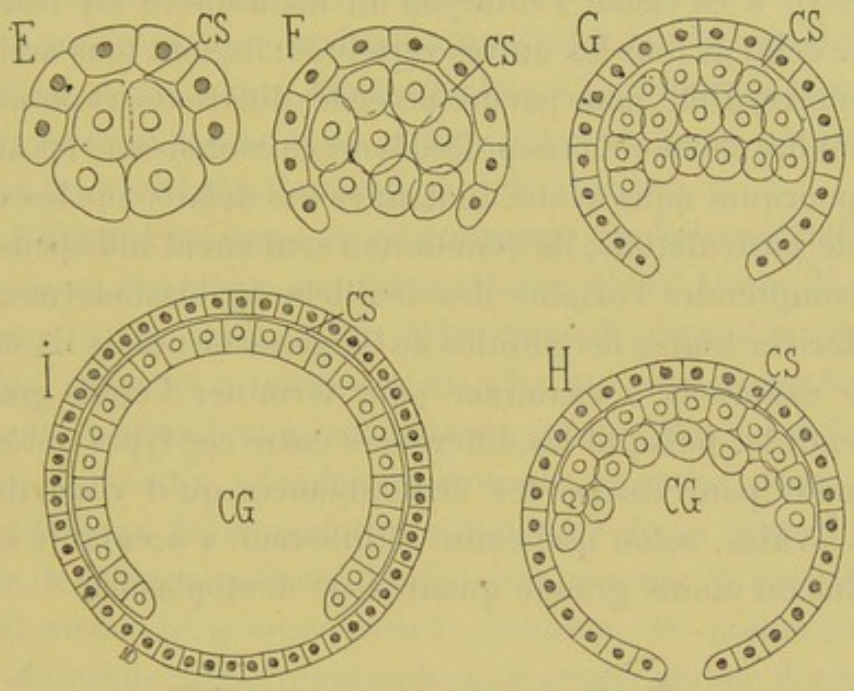


Fig. 87. — Gastrulation chez la chauve-souris : transformation de la *métablastula* (E) en *métagastrula* (H).

E. Début de l'épibolie des cellules ectodermiques sur les endodermiques (voir la fig. 86, D). — F, G. Suite de l'enveloppement de la masse endodermique par les cellules ectodermiques. — H. Achèvement de ce processus. — I. Étalement de la masse des cellules internes en un feuillet endodermique : *métagastrula*, avec ses deux feuillets primaires.
CS. Cavité de segmentation à l'état de fente. — CG. Cavité de la gastrula. — Comparer avec la figure 78, p. 189.

description donnée ci-dessus pour la transformation du sac gastruléen des oiseaux, p. 192).

Lorsque, presque aussitôt, dans la paroi dorsale de l'ébauche du corps de l'embryon, a lieu l'apparition des *formations mésodermiques*, celles-ci se produisent par des processus qui rappellent en partie ceux de l'archigastrula et de l'amphigastrula d'une part, et d'autre part ceux de la discogastrula. En effet, après apparition du tube médullaire selon le mode ordinaire (fig. 82 et 85), la corde dorsale se forme par une gouttière creuse qui se ferme en canal, comme chez les embryons d'ar-

Corde dorsale et mésoderme en général.

chigastrula et d'amphigastrula (fig. 83 et 84), tandis que le mésoderme proprement dit se forme comme pour les embryons d'amphigastrula et de discogastrula (fig. 84 et 85), par dédoublement de l'endoderme primitif, production d'une masse mésodermique qui se creuse ultérieurement d'une fente pleuro-péritonéale, d'où sa division en une lame fibro-cutanée et une lame fibro-intestinale.

Résultats communs.

Arrivé à ce stade, l'embryon du mammifère est constitué comme celui de tous les autres vertébrés ; ils sont tous arrivés à un même résultat, mais par des procédés différents, et on ne peut comprendre chacun de ces procédés qu'en connaissant les autres. C'est pourquoi nous avons dû donner ces détails sur les divers types de gastrulation ; ils étaient non seulement indispensables pour comprendre l'origine des feuillets du blastoderme, dont vont dériver toutes les cellules de l'organisme ; mais ils étaient encore essentiels à examiner pour terminer l'étude générale de la cellule, puisque les différences entre ces types ont essentiellement pour causes les dissemblances qu'il y a entre les divers ovules, selon que cette cellule-œuf a accumulé en elle une plus ou moins grande quantité de deutoplasma.

2° DÉRIVATIONS BLASTODERMIQUES

Connaissant le blastoderme et sa constitution en trois feuillets, il ne nous reste plus qu'à indiquer les dérivations cellulaires, les diverses espèces d'éléments anatomiques et de tissus auxquels donne naissance chacun de ces feuillets. Ici nous pourrons nous borner à une simple énumération, puisque, plus tard, à propos de chaque tissu, nous devrons entrer dans les détails de son origine blastodermique[1].

1° **Feuillet externe ou ectoderme.** — Il a aussi reçu les noms d'*épiblaste* et d'*ectoblaste*. Il donne naissance aux cellules de revêtement de la surface du corps, c'est-à-dire à l'épiderme et à tous ses dérivés, les uns superficiels (poils, ongles), les

1. A. Prenant, *Éléments d'embryologie de l'homme et des vertébrés* ; tome I. Embryogénie. Paris, 1891. — P. Gilis, *Précis d'embryologie adapté aux sciences médicales*. Paris, 1891.

autres profonds (glandes sébacées, glandes sudoripares). Il donne de plus naissance aux éléments de l'axe nerveux cérébro-spinal, ainsi que nous l'avons déjà vu (p. 195), c'est-à-dire à la moelle épinière (axe cérébro-spinal) et par suite aux ganglions spinaux (G, fig. 90 en A et B), aux ganglions du sympathique, lesquels se détachent des ganglions spinaux. Enfin il donne naissance aux organes des sens, ou, pour parler plus exactement, aux éléments essentiels des organes des sens (rétine, épithélium acoustique, épithélium olfactif, bourgeons du goût, cristallin). Aussi a-t-on donné parfois à l'ectoderme le nom de *feuillet nervoso-sensoriel* ou *cutané sensoriel* pour résumer en un mot les plus importantes de ses dérivations.

L'ectoderme est le feuillet cutané et nervoso-sensoriel.

2° **Feuillet interne ou endoderme** (endoderme définitif). — Il a aussi reçu les noms d'*hypoblaste*, d'*endoblaste*. Il donne naissance à l'épithélium du tube digestif, depuis le pharynx jusqu'à l'anus, et à toutes les glandes qui sont annexées à ce tube, soit qu'elles demeurent dans ses parois (glandes de Lieberkuhn de l'intestin, glandes de Brunner, glandes stomacales), soit qu'elles se développent en s'éloignant de ce tube et allant former de grosses masses glandulaires, comme le pancréas, le foie, et même le poumon ; car le poumon, au moins par son mode de production, représente une grosse glande dérivée de la portion pharyngienne de l'endoderme. Pour résumer, en un mot, ces divers dérivés, on a aussi donné à l'endoderme le nom de *feuillet intestino-glandulaire*.

L'endoderme est intestino-glandulaire.

Ces dérivations de ces deux feuillets sont pour ainsi dire logiques, et se conçoivent *a priori*. L'ectoderme étant le feuillet externe, le plus superficiel, de la gastrula, il est naturel qu'il donne l'épiderme, revêtement de protection, écorce de l'organisme, et, comme c'est cette écorce qui se trouve directement exposée à l'action des agents extérieurs, il est naturel qu'elle reçoive la première les impressions de ces agents, qu'elle forme les organes des sens et le système nerveux. — L'endoderme étant le feuillet interne de la gastrula, c'est-à-dire tapissant la cavité où s'accumulent les provisions nutritives, à l'absorption desquelles il préside chez l'embryon, il est naturel qu'il continue ce rôle chez l'être achevé, c'est-à-dire forme l'épithélium

qui préside à l'absorption des produits de la digestion et donne naissance aux glandes dont les sécrétions accomplissent cette digestion. — D'autre part, il semble naturel que les éléments de remplissage (tissu conjonctif), de soutien (squelette), qui relient entre elles les formations ectodermiques et endodermiques et qui les meuvent (muscles), se développent en dérivant du mésoderme, comme nous allons précisément le voir.

3° **Feuillet moyen ou mésoderme**. — Il a aussi reçu le nom de *mésoblaste*. Les dérivés auxquels il donne naissance sont plus nombreux et plus compliqués; on pourrait dire en bloc qu'il produit tout ce qui n'est pas dérivé de l'ectoderme ou de l'endoderme; mais il nous faut spécifier.

Complexité des dérivés mésodermiques.

Somatopleure et splanchnopleure. — Nous savons que le mésoderme est divisé en deux lames, séparées par la cavité pleuro-péritonéale, dite aussi *cœlome* (κοῖλωμα, cavité) ou *cavité cœlomique*. — L'une de ces lames, doublant l'ectoderme, est dite lame fibro-cutanée (*fc*, fig. 83, 84, 85) ou *lame somatique*, ou *somatopleure*, dénominations qui indiquent qu'elle produira tous les tissus qui soutiennent la peau, qui forment l'épaisseur de la paroi du tronc. Et en effet les couches externes des cellules de cette lame donnent le tissu conjonctif, le squelette (cartilage ou os) des parois du corps et des membres, car les membres ne sont que de gros bourgeons de ces parois. — L'autre lame, doublant l'endoderme, est dite *lame fibro-intestinale* (*fi*, fig. 83, 84, 85) ou *lame splanchnique* ou *splanchnopleure*, dénominations qui indiquent qu'elle produira tous les tissus qui soutiennent l'épithélium intestinal, et en effet les couches les plus internes de cette lame s'adjoignent à cet épithélium pour former sa musculature (*muscles lisses*) et toute la charpente de ses parois et de ses annexes (villosités d'une part, glandes d'autre part), c'est-à-dire le tissu conjonctif, les couches de muscles lisses, et même le squelette de ces organes, quand ils ont un squelette (cartilages de la trachée et des bronches).

Lames fibro-cutanée et fibro-intestinale.

Mais, de la lame fibro-cutanée, comme de la lame fibro-intestinale, il est une couche, la plus interne de la première, la plus externe de la seconde, en un mot la couche limitant directement, sur chacune d'elles, la cavité pleuro-péritonéale (en *a*, fig. 90, B).

qui ne s'organise pas en tissus de soutien, mais reste à l'état de membrane formée de cellules juxtaposées, à l'état d'*épithélium*, et qui deviendra l'épithélium des deux grandes séreuses du corps, des cavités pleurale et péritonéale. Chacune de ces séreuses présente, en anatomie descriptive, un feuillet viscéral et un feuillet pariétal. L'épithélium du feuillet viscéral sera formé par la couche la plus externe des cellules de la *lame splanchnopleurique;* l'épithélium du feuillet pariétal le sera par la couche la plus interne des cellules de la *lame somatopleurique*.

Épithélium de la séreuse viscérale.

Si le feuillet externe et le feuillet interne donnent surtout naissance à des épithéliums et à leurs dérivés (glandes), on voit que le feuillet moyen donne aussi, entre autres formations, un épithélium, celui des séreuses thoracique et abdominale. Or cet épithélium a aussi des dérivés glandulaires, ou glanduloïdes, car les organes qu'ils forment ne fonctionnent pas exactement comme les autres glandes : ces organes sont le rein d'une part, et d'autre part les glandes sexuelles, l'ovaire chez la femelle, le testicule chez le mâle. Nous avons déjà dû donner quelques indications très écourtées sur ce sujet en étudiant l'ovogénèse et la spermatogénèse (*épithélium germinatif*, qui n'est qu'une région de l'épithélium péritonéal différenciée en vue de produire les tubes de Pfluger, c'est-à-dire d'une part les ovules primordiaux, et d'autre part les cellules pariétales des tubes testiculaires; voir p. 116 et 139). Le mésoderme est donc l'origine des éléments anatomiques essentiels de l'appareil génito-urinaire. Nous compléterons ces indications en étudiant l'histogénèse du rein. (Voir : *Troisième partie;* chap. XII).

Prévertèbres. — Mais ce n'est pas tout. En décrivant la formation de la fente ou cavité pleuro-péritonéale (p. 198 et 200), nous avons, avec intention, négligé de parler de sa partie la plus interne, celle qui, de chaque côté, confine immédiatement au tube médullaire (fig. 84 et 85).

Or cette partie présente des dispositions particulières.

Chez l'amphioxus, où la cavité pleuro-péritonéale se forme comme un diverticule, par une évagination de la cavité gastru-

Prévertèbres de l'amphioxus.

léenne, on la voit, après qu'elle s'est isolée de celle-ci (fig. 83,C), se diviser (côté gauche de la fig. 88) en deux parties inégales, par un étranglement (*e*) : une partie inférieure ou ventrale plus grande, qui est la cavité pleuro-péritonéale proprement dite (*pp*), la seule à laquelle nous ayons fait allusion jusqu'ici ; et une partie supérieure ou dorsale moins considérable (*pv*, fig. 88), adjacente immédiatement au tube médullaire, qui est la *prévertèbre*.

Prévertèbres des autres vertébrés.

Chez les batraciens et les oiseaux, où le mésoderme se présente d'abord sous la forme d'une couche massive, qui se creuse ultérieurement, par clivage, d'une fente ou cavité pleuro-péritonéale (fig. 84), ce clivage ne porte pas sur toute l'étendue transversale de la masse mésodermique (fig. 85, page 200) ; il porte seulement sur la partie externe, la plus considérable, qui se creuse ainsi de la cavité pleuro-péritonéale à laquelle seule il a été fait allusion jusqu'ici, et respecte une petite partie adjacente immédiatement au tube médullaire (*pv;* fig. 85, C; et fig. 90) ; il est vrai que bientôt cette partie elle-même se creuse à son tour d'une cavité indépendante, de sorte que les choses arrivent à être disposées semblablement chez tous les embryons (fig. 88 et 90), mais y arrivent par des procédés différents, toujours conformes au plan que suit le développement de cet embryon, selon qu'il est d'une archigastrula, ou bien d'une amphi ou discogastrula. Chez l'embryon de mammifère, à métagastrula, les choses se passent comme chez les oiseaux.

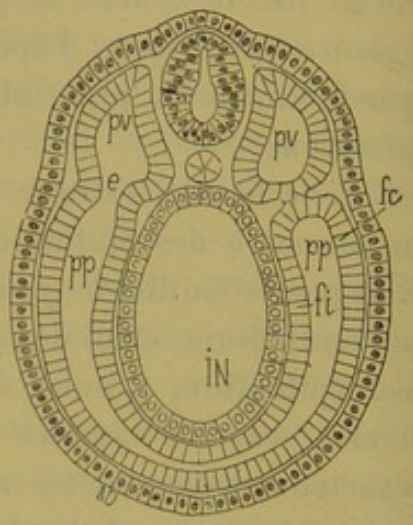


Fig. 88. — Formation des prévertèbres chez l'amphioxus. (Cette figure fait suite au schéma C de la fig. 83.)

Sur le côté gauche de la figure, début de l'étranglement (*e*) qui va séparer la prévertèbre du reste du mésoderme. — Sur le côté droit cette séparation est effectuée.

pv. Prévertèbre. — *pp*. Cavité pleuro-péritonéale. — *fc*. Lame fibro-cutanée. — *fi*. Lame fibro-intestinale.

Cette partie interne, c'est-à-dire adjacente au tube médullaire, sur toute la longueur de celui-ci, se divise en une série de segments disposés les uns à la suite des autres, d'avant en arrière, c'est-à-dire rappelant la segmentation vertébrale du

corps des vertébrés. On a donné à ces segments le nom de *protovertèbres* ou *vertèbres primitives* (Pr; fig. 89); puis, comme on a reconnu que ces segments ne représentent pas chacun réellement une vertèbre, mais bien plutôt les muscles qui seront entre deux vertèbres, on les a nommés simplement *prévertèbres*, pour exprimer qu'ils indiquent déjà la segmentation vertébrale, mais sans correspondre cependant à la pièce osseuse de la vertèbre. On les nomme aussi *segments musculaires*, ou, ce qui est la même chose, *myomères* ou *myotomes*. C'est en effet de cette portion, et uniquement de cette portion du mésoderme, que proviennent tous les *éléments musculaires striés* du corps; les muscles striés, ou leurs cellules formatrices, sont donc d'abord localisés uniquement sur les côtés de l'axe nerveux central; mais bientôt de ces masses musculaires vertébrales se détachent des îlots qui s'insinuent graduellement vers les parties latérales, dans la somatopleure, et y forment les muscles du tronc jusque dans sa paroi ventrale; et lorsque apparaissent les bourgeons des membres, de semblables îlots pénètrent dans ces bourgeons où ils formeront les muscles du squelette des membres. Les muscles du squelette ont donc une origine commune, quelque dispersés et indépendants qu'ils soient ensuite chez l'adulte; ils forment donc bien, au point de vue de l'histogénèse, un *système* (p. 19), tout comme le système nerveux. Insistons sur ce fait que nous parlons uniquement des muscles du squelette (muscles striés, muscles volontaires), les muscles viscéraux ou splanchniques (muscles lisses, muscles involontaires) ne provenant pas des *myotomes*, mais bien de la lame splanchnique du mésoderme (feuillet

Segments musculaires ou myotomes.

Système musculaire.

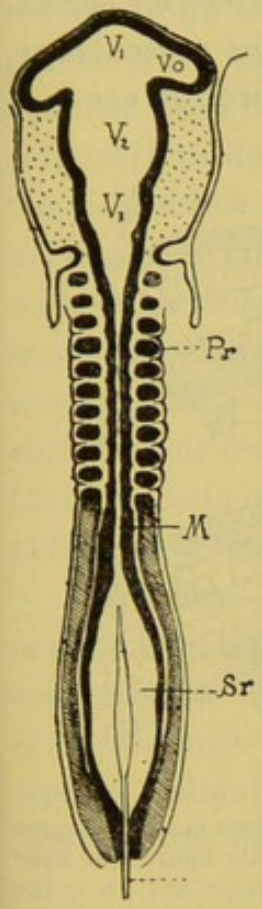


Fig. 89. — Schéma des contours et de la composition du corps d'un embryon de poulet vers la 36e heure de l'incubation.

V1, V2, V3, les trois vésicules cérébrales primitives. — Vo, vésicules oculaires. — Pr. Prévertèbres. — M. Canal médullaire. — Sr. Sa partie postérieure large et encore ouverte à la région supérieure.

fibro-intestinal), ou même de la lame somatique (feuillet fibro-cutané) pour ce qui est des fibres musculaires lisses des vaisseaux.

Résumé des dérivés mésodermiques.

On voit donc combien sont nombreuses et variées les dérivations mésodermiques : tissus du squelette, tissus musculaires, éléments épithéliaux de l'appareil génito-urinaire ; de ces trois

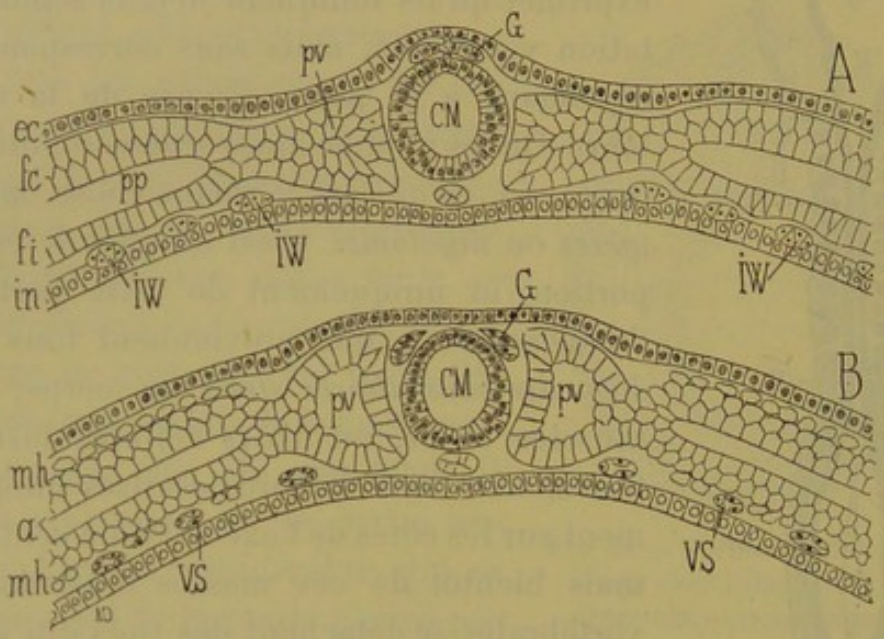


Fig. 90. — Développement des prévertèbres, premières dérivations mésodermiques et îlots de Wolff chez les oiseaux et les mammifères. (Cette figure fait suite au schéma C de la fig. 85, p. 200.)

Fig. A ; en CM, Canal médullaire. — G. Ganglion spinal provenant du tractus de cellules ectodermiques qui joignent le canal médullaire (C M) à l'ectoderme, au moment où ce canal va se séparer de cet ectoderme (*ec*). — *pp*. Cavité pleuro-péritonéale. — *fc*. Lame fibro-cutanée. — *fi*. Lame fibro-intestinale. — *pv*. Prévertèbre. — *in*. Feuillet interne ou endoderme donnant naissance aux îlots de Wolf (IW).

Fig. B. Les ganglions spinaux (G) deviennent indépendants. — Les prévertèbres se creusent (Pv). — Les lames fibro-intestinale et fibro-cutanée donnent, d'une part l'épithélium péritonéal (*a*), d'autre part, le mésenchyme (*mh*). — Les îlots de Wolff se transforment en capillaires sanguins (VS).

principaux dérivés du mésoderme, la principale masse est représentée par les tissus musculaires et les tissus squelettiques ou de soutien ; car, on l'a vu, nous désignons par ce dernier terme les éléments conjonctifs, cartilagineux, osseux, aussi bien que la corde dorsale, premier squelette axial de l'embryon.

Feuillet vasculaire. — Cependant, en récapitulant toutes les dérivations ectodermiques, endodermiques et mésodermiques, pour voir si nous y trouvons, en effet, énumérés tous les tissus

ou éléments des divers organes, nous serons frappés de ce fait que ni le sang, ni les vaisseaux n'ont encore été mentionnés. C'est que le sang et les parties essentielles des vaisseaux (endothélium vasculaire) sont une dérivation blastodermique tout à fait à part. Ces éléments proviennent de l'endoderme définitif, dont ils se détachent sous la forme de petits amas de cellules (îlots de Wolf, IW, fig. 90, A) : ceux-ci se disposent entre l'endoderme et la lame splanchnique du mésoderme, s'anastomosent entre eux en réseaux et forment ainsi, tout au début, une sorte de quatrième feuillet blastodermique, qu'on pourrait nommer le *feuillet vasculaire*. Mais il n'y a pas lieu de modifier la nomenclature classique du blastoderme à trois feuillets; il nous suffit d'avoir indiqué l'origine réelle des éléments du sang, d'autant que cette origine, bien constatée par nous et divers histologistes, n'est cependant pas encore admise par tous[1].

Îlots de Wolff.

Dérivations blastodermiques directes et indirectes. — Ceci nous amène à faire, en terminant cette étude des origines blastodermiques, une remarque importante sur certaines variétés et discordances qu'on peut trouver dans ces origines, selon les espèces animales, et sur la signification de ces discordances. Nous venons de dire que, bien réellement, chez l'embryon, le sang et les vaisseaux proviennent de l'endoderme; mais plus tard, chez le sujet achevé, du sang et des vaisseaux peuvent se développer du mésoderme, et peut-être, déjà chez certains embryons, y a-t-il des formations hémo-vasculaires dans le mésoderme. Or n'oublions pas que le mésoderme dérive de l'endoderme primitif; donc, tout ce qui est d'origine mésodermique est, par le fait même, d'origine endodermique. Il peut se faire que certains éléments qui, dans un cas, se formeront à part, aux dépens de l'endoderme définitif, soient, dans d'autres cas, déjà dérivés de celui-ci par l'intermédiaire du mésoderme, dans lequel ils sont contenus en puissance, et dont ils se sépareront seulement plus tard. En d'autres termes, les contradictions qui apparaissent de ce fait qu'un élément dérive tantôt de l'en-

Contradictions apparentes.

1. L. Vialleton, *Développement des aortes chez l'embryon de Poulet* (Journal de l'Anat. et de la Physiol., janvier 1892, tome VII, n° 19). — Mathias Duval, *Atlas d'embryologie*, Paris, 1889.

doderme, tantôt du mésoderme, ces contradictions ne sont qu'apparentes; dans le premier cas, il y a *dérivation endodermique directe* ; dans le second cas, *dérivation endodermique indirecte*, par l'intermédiaire du mésoderme.

Nous verrons semblablement, à propos de l'origine des épithéliums des organes des sens, que les uns dérivent directement de l'ectoderme, les autres indirectement (la rétine dérive de l'ectoderme par l'intermédiaire des parois épithéliales de l'axe nerveux cérébro-spinal ; voir *Troisième partie*, chapitre XIII, fig. 116 et 118).

Enfin, pour aller au-devant des objections qui pourraient être faites à ces conceptions fondamentales sur les dérivations blastodermiques, nous devons présenter encore une remarque, que nous ferons précéder de la comparaison suivante. Chez tous les mammifères, ce sont les membres thoraciques et abdominaux qui deviennent les instruments de préhension ; cependant, par adaptations spéciales, exceptionnelles, le nez chez l'éléphant, la queue chez certains singes, arrivent à remplir des fonctions semblables; ces exceptions ne nous empêchent pas de continuer à considérer toujours une main comme ne pouvant être autre chose que l'extrémité d'un membre thoracique ou abdominal, et jamais nous ne confondrons avec une véritable main l'extrémité de la trompe de l'éléphant, quelque perfection qu'elle mette à accomplir les actes de préhension. De même nous avons vu que tous les éléments musculaires proviennent du mésoderme, et que notamment les muscles striés ont pour origine exclusive les prévertèbres ou myotomes. Mais cela ne veut pas dire que, dans des organes dérivés d'un autre feuillet que le mésoderme, certaines cellules ne pourront pas, en vue de fonctions tout à fait spéciales, être douées de contractions et jouer un rôle analogue à celui des fibres musculaires proprement dites. La contractilité est une propriété générale du protoplasma ; cette contractilité se localise particulièrement et acquiert son plus haut degré de perfection dans les cellules qui, dérivées du mésoderme, forment les éléments des muscles ; mais d'autres cellules, appartenant soit à l'ectoderme, soit à l'endoderme, peuvent encore conserver et dévolopper cette

Interprétation de certains faits d'adaptation.

propriété et *imiter* par suite des éléments musculaires; c'est ainsi que, dans l'épithélium ectodermique des glandes sudoripares, nous trouverons des cellules contractiles; nous pourrons, avec la majorité des auteurs, leur donner le nom d'éléments musculaires ectodermiques, mais nous ne les confondrons pas avec les véritables fibres musculaires, pas plus que nous ne confondrons la trompe de l'éléphant, ou la queue prenante d'un singe, avec une véritable main.

Plan de l'exposé des tissus. — Devant faire l'étude des éléments anatomiques et des tissus, il serait logique, puisque leurs origines blastodermiques sont bien connues, de suivre un ordre conforme à ces origines, et d'examiner par exemple tout d'abord les éléments et tissus ectodermiques, puis les endodermiques et enfin les mésodermiques. Un tel plan serait certainement très scientifique; mais il ne serait pas didactique. Les divers tissus diffèrent en complexité (voir leur rapide revue, ci-dessus p. 11); les uns sont très simples, composés uniquement de cellules parfois très peu différenciées; les autres sont plus compliqués et renferment à la fois des cellules, des fibres et une substance intercellulaire. Pour les exposer d'une manière vraiment didactique, il faut aller des simples aux composés. D'autre part, certains tissus sont plus répandus, se mêlent partout aux autres, et doivent être exposés aussitôt que possible, car leur notion est nécessaire pour comprendre les autres. C'est pourquoi nous adopterons l'ordre suivant :

Complexité et importance diverses des tissus.

Les *épithéliums* et les *glandes;* là nous verrons les formations épithéliales dérivant aussi bien de l'ectoderme que de l'endoderme et du mésoderme.

Les *tissus dits de substance conjonctive;* avec eux nous serons en présence d'éléments dérivés purement du mésoderme.

Les *tissus musculaires;* ici encore nous n'aurons que des éléments mésodermiques.

Le *sang et les vaisseaux sanguins*, la *lymphe* et les *vaisseaux lymphatiques;* ici nous verrons se combiner divers éléments anatomiques précédemment étudiés et appartenant encore pour la plupart au mésoderme (sauf les germes primitifs des

vaisseaux et du sang, qui forment un feuillet vasculaire particulier, p. 213).

Enfin, avec le *tissu nerveux*, nous reviendrons à des éléments purement ectodermiques, mais que nous verrons se combiner d'une manière singulièrement intime avec des éléments mésodermiques.

TROISIÈME PARTIE

LES TISSUS ÉPITHÉLIAUX ET LES GLANDES

Nous avons vu que les tissus les plus simples sont ceux du type épithélial, en ce sens qu'ils ne sont formés, d'une manière essentielle, que de cellules juxtaposées. Au début de son développement, l'organisme ne présente que des tissus épithéliaux; la blastula, la gastrula, le blastoderme à trois feuillets ne comprennent en effet que des couches épithéliales; mais, tandis que le feuillet externe ou ectoderme et le feuillet interne ou endoderme demeurent à l'état épithélial, les différenciations qui se produisent dans le mésoderme ne laissent plus en cet état primitif que la couche de cellules limitant directement la cavité pleuro-péritonéale (épithélium pleuro-péritonéal auquel il a été fait allusion à plusieurs reprises, p. 115 et 209), ainsi que certaines portions des parois des vaisseaux sanguins et lymphatiques, et enfin les parois de diverses cavités qui se creusent primitivement ou secondairement dans ce mésoderme (cavités des synoviales articulaires, de l'arachnoïde, etc.).

Importance des épithéliums.

En raison de leur constitution simple, qui reproduit les dispositions blastodermiques primitives, les tissus épithéliaux sont ceux que nous devons étudier tout d'abord. Ces tissus forment d'une part des couches de revêtement, disposées soit à la surface externe du corps (ectoderme ou épiderme), soit à la surface interne (endoderme ou épithélium du tube digestif), soit sur les surfaces des cavités creusées dans le mésoderme (revêtement de la cavité pleuro-péritonéale, de la cavité des vaisseaux, de l'arachnoïde, etc.); on donne à ces couches de revêtement le nom d'*épithéliums*. D'autre part, ils sont l'origine de productions

diverses, qui, sous forme de végétations cellulaires, ou bien font saillie vers la surface libre, ou bien se dirigent vers la profondeur, pour aller constituer des organes particuliers en se joignant à d'autres tissus. Ces végétations sont ce qu'on appelle les *dérivés des épithéliums*. Parmi ces dérivés quelques-uns s'éloignent si peu de la constitution de l'épithélium proprement dit et sont si importants que leur étude générale doit être faite à la suite de celle de ces épithéliums; telles sont les *glandes*. C'est pourquoi nous étudierons ici les *épithéliums* et les *glandes en général*, tout en donnant cependant quelques détails sur quelques autres dérivés épithéliaux (*organes des sens*, *cristallin*, *poils* et *ongles*).

Dérivés des épithéliums.

PREMIÈRE DIVISION : LES ÉPITHÉLIUMS

CHAPITRE X

CONSTITUTION DES ÉPITHÉLIUMS

Ce mot remonte à Ruysch.

A. *Définition. Classification.* — Le mot *épithélium* a été introduit en anatomie par Ruysch, anatomiste hollandais (1715), qui désigna sous ce nom « la pellicule fine qui recouvre le mamelon » (επι, sur; θηλη, mamelon); cette pellicule, c'est l'épiderme, qui est un épithélium; ce nom a, par suite, été étendu à toutes les formations analogues.

Définition classique à rectifier.

La définition classique d'un épithélium est la suivante : « tissu formé de cellules soudées par un ciment, formant des couches de revêtement et ne renfermant ni vaisseaux ni nerfs. » Ce dernier détail n'est plus exact aujourd'hui; les moyens perfectionnés de recherches ont montré au contraire que les épithéliums sont extrêmement riches en terminaisons nerveuses; mais celles-ci ne leur appartiennent pas toujours primitivement; elles ont pénétré dans les épithéliums en venant des tissus sous-jacents. Enfin il est reconnu aujourd'hui que, si la plupart des

épithéliums ne possèdent pas de vaisseaux, il en est cependant quelques-uns qui, par des conditions exceptionnelles, renferment des ramifications vasculaires en contact direct avec les cellules épithéliales.

Un premier point de l'étude générale des épithéliums consiste à les classer d'après la forme des cellules et les rapports qu'elles affectent entre elles. A cet égard on distingue deux grandes classes : les *épithéliums simples* et les *épithéliums stratifiés*.

Épithéliums simples. — Ils ne sont formés que par une seule couche de cellules. Selon la forme de ces cellules,

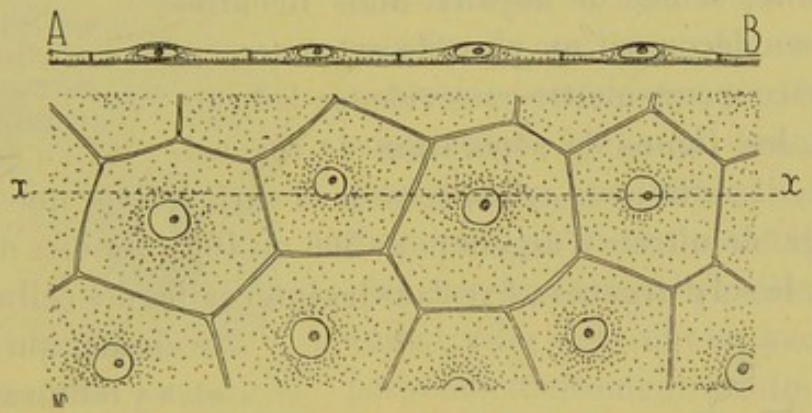


Fig. 91. — Schéma d'un épithélium simple pavimenteux.
En A B. coupe, selon la ligne x x, de l'épithélium qui est vu en surface dans le reste de la figure.

on distingue deux sous-classes : les épithéliums simples pavimenteux, et les épithéliums simples cylindriques.

Les *épithéliums simples pavimenteux* (fig. 91) sont formés de cellules plates et minces placées côte à côte, comme les dalles ou pavés d'un carrelage. Tels sont les épithéliums des séreuses, et en général des cavités creusées dans le mésoderme ; aussi a-t-on donné à ces épithéliums le nom particulier d'*endothélium* (ενδος, en dedans, c'est-à-dire dans des cavités closes), dénomination introduite par His, et adoptée par tous les histologistes, quoique éthymologiquement elle n'ait aucun sens, puisque ce mot voudrait dire en *dedans du mamelon;* mais il peut en effet être conservé en le considérant comme formé par ellipse, par abréviation de *endoépithélium*, ce qui a bien alors la signification d'épithélium d'une cavité interne, close. Les cellules endothéliales

Épithélium simple pavimenteux.

Endothéliums.

(voir le schéma, fig. 91) sont très minces (épaisseur de 1 μ à peine), mais en général très larges (30 à 60 μ). En raclant la surface d'une séreuse ou en examinant une goutte de la sérosité qu'on trouve sur ces surfaces, on peut voir ces cellules sous la forme de larges lambeaux irrégulièrement plissés et déformés. Examinées en place, en surface, ces cellules ne laissent voir que leurs noyaux, et on a cru longtemps que les séreuses et la surface interne des vaisseaux étaient revêtues d'une membrane hyaline, homogène, continue, semée de noyaux. Mais Recklinghausen découvrit un procédé extrêmement précieux pour mettre en évidence les contours, les lignes de séparation de ces cellules[1]. Il suffit pour cela d'arroser la surface avec une solution de 1 gr. de nitrate d'argent pour 300 ou 400 grammes d'eau distillée; le sel d'argent se fixe dans les intervalles des cellules, dans le ciment qui les unit, et, s'y réduisant à l'état métallique, dessine ces lignes limites sous la forme de traits noirs, exactement comme on le ferait sur un dessin à la plume avec l'encre de Chine. On voit alors (fig. 92, 93, 94) que les cellules endothéliales se touchent par leurs bords, qui sont très diversement configurés, selon l'espèce d'endothélium; ainsi, à la surface de la séreuse péritonéale, on peut trouver un revêtement endothélial assez régulier,

Emploi du nitrate d'argent.

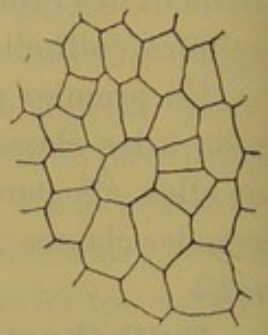


Fig. 92. — Endothélium du mésentère de la tortue moresque, imprégné d'argent. Grossissement de 233 diamètres. (Ranvier.)

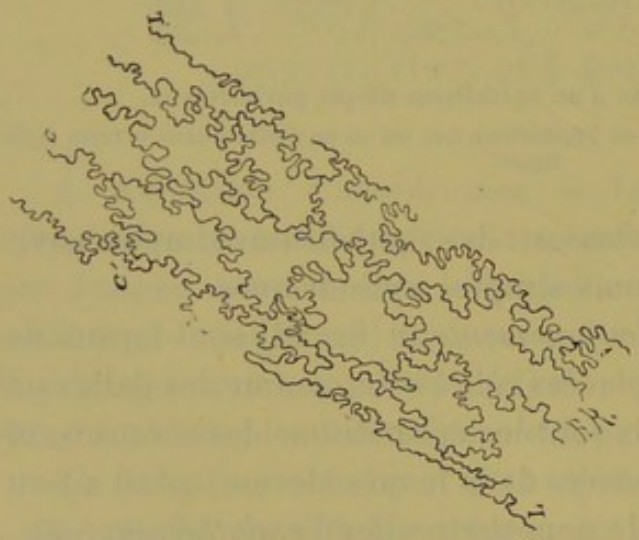


Fig. 93. — Endothélium des capillaires lymphatiques imprégné d'argent, dans l'intestin du lapin. Grossissement de 200 diamètres (Ranvier).

1. Recklinghausen, *Zur Gesichte der Versilberungsmethode* (Arch. de Virchow 1863, vol. XXVIII, p. 419).

dont les cellules figurent des plaques polygonales (fig. 92), avec un nombre variable de côtés; mais le plus souvent, même sur les grandes séreuses viscérales, ces côtés sont ondulés (fig. 94); dans l'endothélium des vaisseaux sanguins et surtout des vaisseaux lymphatiques, ces bords sont capricieusement découpés, et forment un nombre infini de dentelures, qui s'engrènent d'une cellule à sa voisine (fig. 93). Nous décrirons ultérieurement ces détails à propos de chacun des tissus et organes où se rencontrent ces cellules endothéliales.

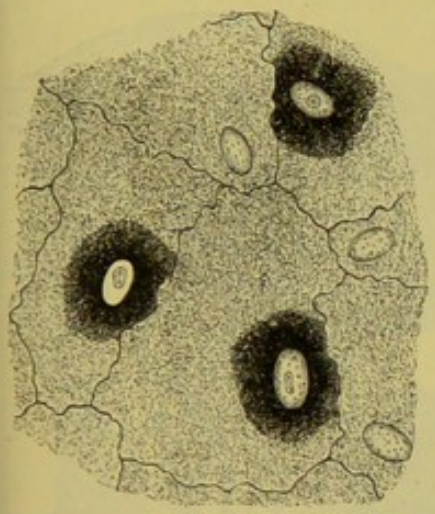


Fig. 94. — Épithélium péritonéal du triton traité par le nitrate d'argent. La portion du corps cellulaire qui entoure certains noyaux a pris, sous l'influence du réactif, une teinte foncée. — Grossissement de 350 diamètres.

Épithélium simple cylindrique.

Les *épithéliums simples cylindriques* sont formés d'une seule couche de cellules qui, à l'inverse des précédentes, sont beaucoup plus épaisses, beaucoup plus hautes que larges, c'est-à-dire que, au lieu de s'étaler à plat sur la surface qu'elles revêtent, elles s'élèvent en hauteur perpendiculairement à cette surface (fig. 22, p. 69; fig. 27, p. 73). Pressées les unes contre les autres, elles affectent donc une forme cylindrique, ou plutôt prismatique; souvent même elles sont plus étroites à leur partie profonde, ou extrémité d'implantation, de telle sorte qu'elles sont coniques. Elles possèdent chacune un noyau rond ou ovoïde; celui-ci tantôt est placé à la même hauteur dans chaque corps cellulaire (fig. 22), de sorte que, sur une coupe, on voit une rangée régulière de noyaux tous sur une même ligne; d'autres fois ce noyau est placé à des niveaux différents, plus loin ou plus près de l'extrémité superficielle ou de l'extrémité profonde de la cellule (fig. 27). Dans ce dernier cas, chaque cellule n'est pas régulièrement calibrée, mais présente un épaississement au niveau du noyau, et un rétrécissement au-dessus et au-dessous de la place occupée par celui-ci; la partie élargie d'une cellule s'engrène et est reçue

dans les dépressions des parties rétrécies des cellules voisines.

Épithéliums stratifiés. — Ils sont formés de plusieurs couches de cellules superposées, et selon que la forme dominante de ces cellules est cylindrique ou plate (pavimenteuse), on a les *épithéliums stratifiés pavimenteux* ou les *épithéliums sratifiés cylindriques*. Insistons sur ce que ces dénominations ne signifient pas que les premiers ne contiennent que des cellules plates, les seconds que des cellules cylindriques, mais

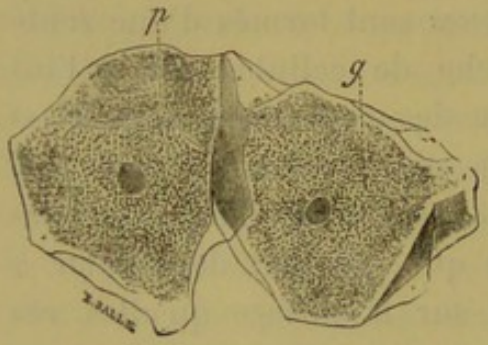


Fig. 95. — Deux cellules superficielles de l'épithélium de la paroi interne de la joue.

p. Lignes d'empreintes, c'est-à-dire crêtes limitant les surfaces par lesquelles la cellule se moule sur les cellules voisines. — *g*. Granulation. — Grossissement de 375 diamètres (Ranvier).

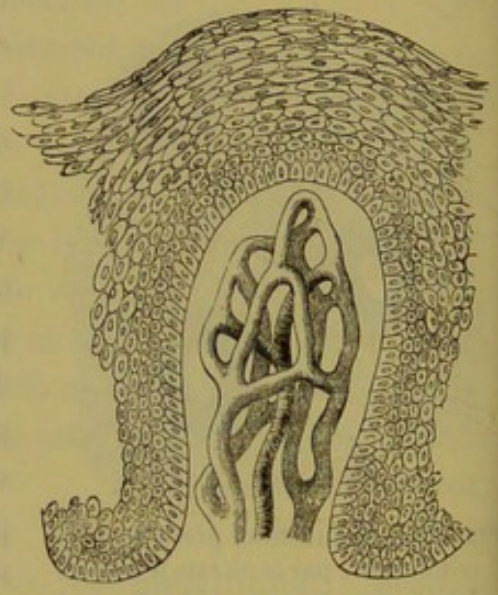


Fig. 96. — Épithélium pavimenteux stratifié recouvrant une papille de la gencive d'un enfant (épithélium buccal). — Grossiss. de 350 diamètres (Kölliker).

seulement que cette forme est celle ou de la majorité des éléments ou de ceux qu'on peut considérer comme les plus importants, les plus caractéristiques. D'autre part, on va voir que dans ces épithéliums stratifiés les cellules dites pavimenteuses ne sont jamais aussi minces et aussi plates que dans les endothéliums.

Épithélium stratifié pavimenteux.

L'*épithélium stratifié pavimenteux* est, d'une manière générale, formé des couches suivantes (fig. 96) : une couche profonde ou *basale* (ou *basilaire*) de cellules cylindriques, placées côte à côte en une seule rangée ; puis une série de stratifications de cellules polyédriques, ayant à peu près les mêmes dimensions dans tous les sens, et qui, de la profondeur vers la super-

ficie, passent graduellement à la forme des éléments de la couche suivante; enfin, en dernier lieu, des stratifications superficielles de cellules plates, faciles à isoler par le raclage, et qui se montrent alors sous la forme de plaques minces (fig. 95), irrégulièrement polygonales, renfermant un noyau atrophié, et quelques rares granulations. Tels sont les revêtements épithéliaux de la cavité buccale (surface de la langue, des joues, des gencives, fig. 96), du pharynx, de l'œsophage, du vagin.

Comme présentant des formes ou des dispositions spéciales

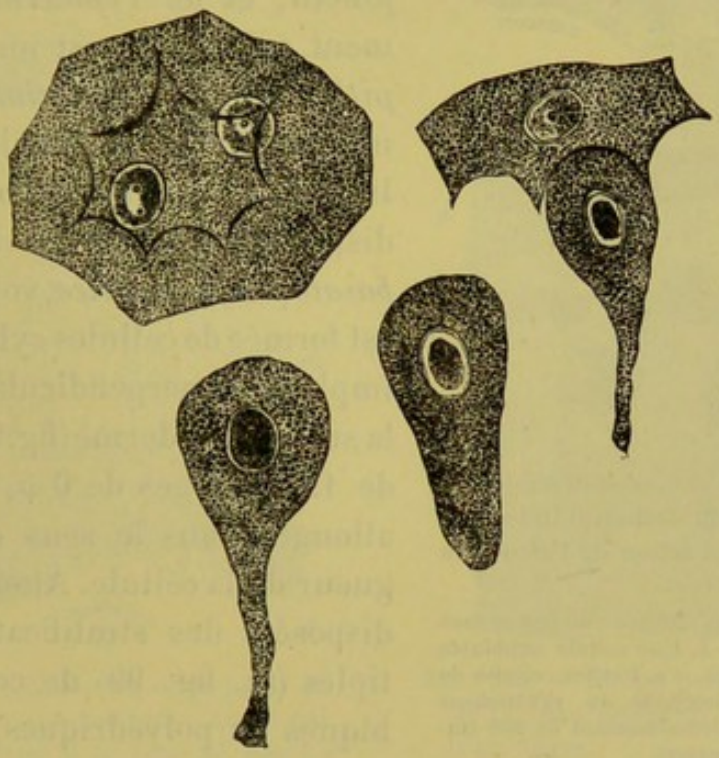


Fig. 97. — Cellules de la couche profonde (cellules en raquette) et de la couche moyenne de l'épithélium de la vessie du lapin ; une de ces dernières est vue à plat. — Grossissement de 600 diamètres.

de leurs cellules, nous devons une mention particulière à l'épithélium pavimenteux stratifié de la vessie et à celui de la peau (épiderme).

Épithélium vésical.

L'*épithélium de la vessie* est remarquable par les formes bizarres de ses cellules : — les cellules profondes sont polyédriques, ou cylindriques, ou en raquette (fig. 97) ; et ces formes diverses se juxtaposent, les plus petites et les plus régulières (fig. 98, *c*) comblant les vides entre les plus volumineuses moins régulièrement configurées ; ainsi les cellules dites en *raquette*

ont une extrémité profonde, effilée (queue ou manche de la raquette) qui s'engage entre les éléments polyédriques les plus profonds; — les cellules superficielles sont de larges plaques, dont la face profonde (fig. 98, *a*) est creusée de dépressions arrondies qui forment autant de loges pour les éléments sous-jacents plus petits et arrondis (fig. 97, 98).

Épiderme.

L'*épiderme* (fig. 99 et 100), qui est l'épithélium de la surface générale du corps (peau, composée du *derme*, membrane de tissu conjonctif, et de l'*épiderme*, revêtement épithélial), est un type d'*épithélium stratifié pavimenteux*, et mérite quelques détails particuliers, vu son importance et ses dispositions spéciales. Sa *couche basale* (ou *génératrice*, voir ci-après) est formée de cellules cylindriques, implantées perpendiculairement à la surface du derme (fig. 99), hautes de 12 μ, larges de 6 μ, à noyaux allongés dans le sens de la longueur de la cellule. Au-dessus sont disposées des stratifications multiples (*m*, fig. 99) de cellules cubiques ou polyédriques, d'un diamètre de 10 à 12 μ, formées d'un protoplasma granuleux, avec noyau volumineux ovoïde. L'ensemble de ces deux premières couches porte le nom de *corps de Malpighi* ou de *réseau muqueux de Malpighi*, parce que, soit par la putréfaction ou l'action de l'eau bouillante sur le cadavre, soit par l'effet de diverses actions irritantes sur le vivant, ces cellules, ou au moins les stratifications de cellules polyédriques, se fondent en un liquide d'aspect muqueux (sérosité des ampoules, phlyctènes des vésicatoires), contenu dans les mailles d'un réseau formé par les débris des cellules [1]. C'est dans les

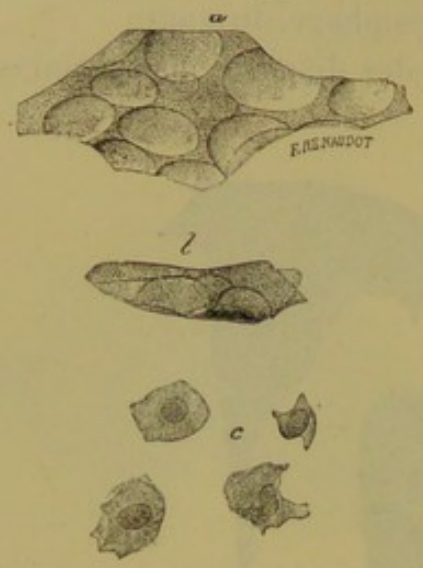


Fig. 98. — Cellules épithéliales de la vessie du cochon d'Inde, isolées après l'action de l'alcool au tiers.

a. Cellule de la surface vue par sa face profonde. — *b*. Une cellule semblable vue de profil. — *c*. Petites cellules de la partie profonde du revêtement épithélial. Grossissement de 300 diamètres (Ranvier).

Couche de Malpighi.

1. Malpighi, en 1664, constata qu'en soumettant l'épiderme à l'action de l'eau bouillante, on voit sa partie superficielle, cornée, tenace, résistante, se soulever en

cellules de ce corps ou couche de Malpighi, et particulièrement dans la couche basale, que sont les granulations pigmentaires (ci-dessus, p. 75) qui, par leur plus ou moins grande abondance, donnent à la peau sa couleur plus ou moins foncée, selon les

Pigment de la peau.

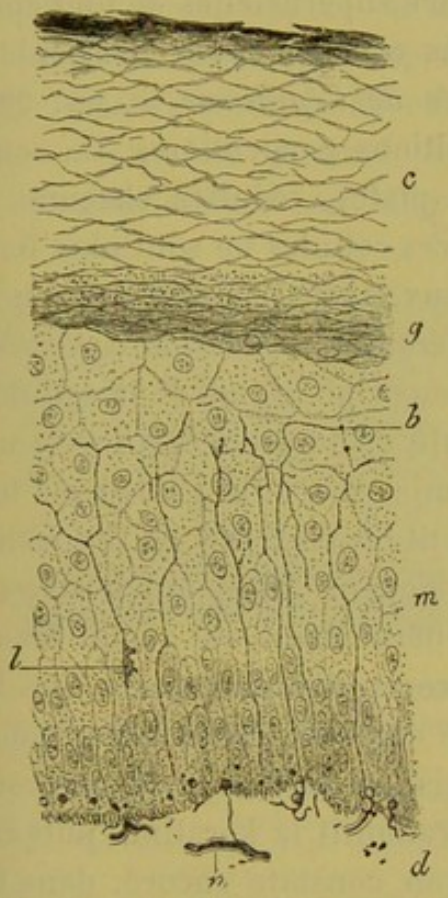


Fig. 99. — Épiderme de la pulpe du doigt (coupe verticale), traité par le chlorure d'or pour révéler les terminaisons nerveuses intra-épidermiques.

d. Région du derme. — *m*. Corps muqueux de l'épiderme. — *g*. Stratum granulosum. — *c*. Couche cornée. — *n*. Nerf afférent. — *b*. Boutons nerveux terminaux. — *l*. Cellules de Langerhans (leucocytes). (Ranvier.)

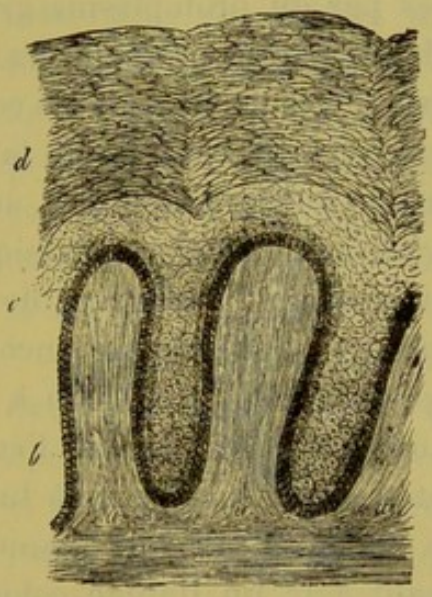


Fig. 100. — Coupe perpendiculaire de la peau (épiderme) de la cuisse d'un nègre.

b. La couche la plus profonde du corps muqueux ; cellules allongées, disposées perpendiculairement à la surface des papilles du derme et fortement colorées par des grains de pigment noir. — *c*. Couche superficielle du corps muqueux. — *d*. Couche cornée. — Grossissement de 250 diamètres. (Kölliker.)

régions (aréole du mamelon, scrotum, etc., chez les races blanches) et selon les races (peau du nègre, fig. 100). Dans les races noires, en effet, la couche basale renferme de si nom-

un lambeau, dont la face profonde est molle et criblée de trous figurant un réseau. Ces trous sont les dépressions dans lesquelles sont logées les papilles du derme (voir ci-après, 4e partie, chapitre XIX). Ce sont ces aspects visibles à l'œil nu, qui lui firent donner à la partie profonde de l'épiderme le nom de *corpus reticulare*.

breuses granulations pigmentaires qu'elle apparaît sur les coupes comme une bande d'un noir intense (*b*, fig. 100)[1].

Au-dessus des couches malpighiennes (couche basale et stratifications de cellules polyédriques) viennent les couches de cellules plates qui forment les zones superficielles de tout épithélium stratifié pavimenteux. Ces couches, dont l'ensemble porte ici le nom de *couche cornée de l'épiderme* (*c*, fig. 99; *d*, fig. 100), présentent des dispositions particulières. Ce sont des assises multiples de cellules plates, réduites chacune à l'état de lame desséchée; en effet, ces cellules ne sont plus formées par du protoplasma granuleux, mais par une substance élaborée par le protoplasma, la *Kératine* ou *substance cornée*, accumulée surtout dans les couches périphériques de la cellule. Dans la partie centrale de la cellule en forme d'écaille, on ne constate généralement pas, au premier abord, la présence d'un noyau; aussi décrit-on classiquement les éléments de la couche cornée comme dépourvus de tout noyau. Cependant Retterer[2] a montré qu'il subsiste encore généralement des restes de ce noyau, lequel est difficile à mettre en évidence parce que le manteau de kératine qui l'entoure empêche les matières colorantes de pénétrer jusqu'à lui; mais, en traitant la couche cornée par un alcali, qui dissout ou ramollit la kératine, puis en faisant agir un liquide colorant, on constate encore, dans la plupart de ces plaques cellulaires, la présence d'un noyau plus ou moins atrophié. Les plus superficielles de ces cellules desséchées, momifiées, réduites à l'état de squelette kératinisé, se détachent en lambeaux feuilletés et forment ce qu'on nomme la surface desquamante de l'épiderme.

Couche cornée.

Entre la formation malpighienne et la formation cornée, se trouve une zone de transition, représentée par ce qu'on nomme le *stratum granulosum* (*g*, fig. 99) et le *stratum lucidum*, parties dont nous parlerons dans un instant à propos de la question générale de la transformation et de l'évolution des cellules dans les épithéliums (p. 233).

Couches de transition.

1. Ed. Retterer, *Sur le lieu et le mode de formation de pigment cutané chez les mammifères* (Soc. de Biologie, 12 mars 1887).

2. Retterer, *Sur la génération des cellules de renouvellement de l'épiderme et des produits épithéliaux* (Compt. rend. Acad. des sciences, 19 février 1883).

L'*épithélium stratifié cylindrique* (fig. 101) est formé de plusieurs couches de cellules, mais les superficielles seules sont cylindriques ou plutôt cylindro-coniques (*e*, fig. 101), et reposent sur des stratifications plus ou moins multiples de cellules cubiques, polyédriques ou fusiformes (*c*, *d*, fig. 101). Le type nous en est fourni par l'épithélium de la trachée. Les cellules superficielles (munies de cils vibratiles) sont de longs cônes, dont l'extrémité profonde s'effile et se bifurque; entre ces extrémités effilées sont disposées des cellules allongées, fusiformes, se moulant dans les intervalles des parties profondes des précédentes (*d*, fig. 101); enfin viennent plus profondément (*c*) plusieurs couches d'éléments arrondis ou polyédriques par pression réciproques. Épithélium stratifié cylindrique.

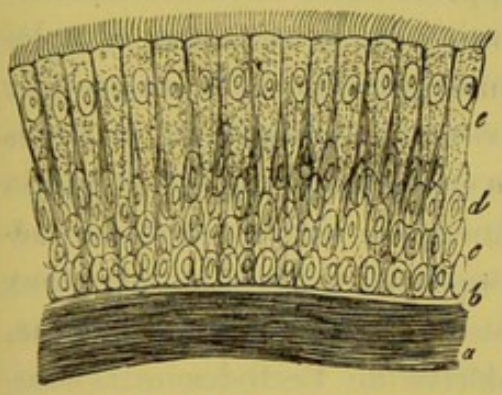


Fig. 101.—Épithélium stratifié cylindrique (et vibratile); muqueuse de la trachée de l'homme.

a. Fibres élastiques superficielles du chorion de la muqueuse. — *b*. Membrane basale homogène. — *c*. Cellules épithéliales profondes, arrondies. — *d*. Cellules de la couche moyenne, allongées. — *e*. Cellules de la surface, cylindriques et pourvues de cils vibratiles. Grossissement de 350 diamètres. (Kölliker.)

Faisons remarquer que, dans cette classification des épithéliums, d'après la forme et la disposition des cellules, nous n'avons pas fait une classe spéciale comprenant les *épithéliums vibratiles*, c'est-à-dire ceux dont les cellules superficielles sont munies de cils vibratiles (voir ci-dessus, p. 79). C'est que les épithéliums vibratiles ne sont pas une classe à part. Le fait de posséder des cils vibratiles est un fait d'adaptation à des fonctions particulières, et peut se produire, d'une espèce animale à l'autre, d'une manière indifférente pour chaque espèce d'épithélium. L'endothélium d'une séreuse peut devenir vibratile, comme on le voit pour l'épithélium du péritoine, chez la grenouille femelle, à l'époque où les œufs tombent de l'ovaire dans la cavité abdominale et doivent être conduits à l'oviducte par le mouvement des cils de l'épithélium; l'épithélium de la trachée est vibratile et appartient à la classe des épithéliums cylindriques stratifiés; mais l'épithélium de la cavité utérine Épithéliums vibratiles.

et de l'oviducte est aussi vibratile, et cependant c'est un épithélium simple cylindrique; de même pour l'épithélium de l'épendyme (ventricules cérébraux). Ce n'est donc pas à propos de la classification, mais plus loin, en faisant l'étude des fonctions des épithéliums, que nous étudierons les épithéliums à cils vibratiles (p. 241).

On ne saurait classer les épithéliums d'après leurs origines.

On a aussi voulu classer les épithéliums d'après leurs origines blastodermiques, parce que, au premier abord, ceux qui proviennent d'un même feuillet paraissent avoir des caractères communs. Mais cette idée de rapports entre la forme et l'origine, soumise à une vérification minutieuse, se trouve complètement inexacte. C'est ainsi qu'on dirait volontiers, au premier abord, que de l'ectoderme dérivent les épithéliums stratifiés pavimenteux, de l'endoderme les épithéliums cylindriques, du mésoderme les épithéliums pavimenteux simples, les endothéliums. Mais l'épithélium de l'œsophage, qui est pavimenteux stratifié, comme celui de la bouche, dérive de l'endoderme, tandis que celui de la bouche dérive de l'ectoderme; l'ectoderme donne aussi bien les très nombreux épithéliums pavimenteux stratifiés de la peau (épiderme), de la bouche, de la conjonctive, etc., que l'épithélium cylindrique, stratifié (et à cils vibratiles) des fosses nasales. Les alvéoles pulmonaires sont revêtus d'un endothélium typique, qui ne dérive pas du mésoderme, mais bien de l'endoderme; enfin, et par contre, le mésoderme, qui donne une nombreuse série d'épithéliums du type endothélial, donne aussi des épithéliums cylindriques simples ou stratifiés et mêmes vibratiles (appareil génito-urinaire, et en particulier épithélium de la trompe de Fallope, du canal déférent, etc.).

Non seulement une classification des épithéliums d'après leurs origines blastodermiques ne conduit à aucune notion générale, tant les conclusions qu'on peut en tirer comportent d'exceptions, mais cette idée qu'un épithélium appartient à telle ou telle classe parce qu'il dérive de tel feuillet, a conduit à des erreurs grossières, dont une notamment, répétée dans un trop grand nombre de traités, doit être relevée ici. De ce que l'épithélium du pharynx et de l'œsophage, jusqu'au cardia, est

pavimenteux stratifié, comme celui de la bouche, on en a conclu qu'il devait être, comme celui-ci, d'origine ectodermique, et on a prétendu que la fosse buccale de l'embryon se prolongerait en arrière, dans le cou, en un long conduit ectodermique qui irait rejoindre l'estomac, lequel est d'une origine endodermique bien connue (voir p. 207). Il n'en est rien; l'embryologie est on ne peut plus explicite à cet égard; l'intestin endodermique se prolonge en avant, depuis la future région stomacale, jusqu'au niveau qui correspond à peu près à celui où sera ultérieurement le voile du palais. C'est donc cette portion de l'endoderme (dite intestin antérieur) qui donne naissance à l'épithélium du conduit pharyngo-œsophagien, et à l'épithélium de la trachée, des bronches, des alvéoles pulmonaires, tous ces derniers organes provenant d'un bourgeon de l'intestin antérieur. Par cette simple énumération, œsophage, bronches, alvéoles pulmonaires, on voit à combien de classes diverses d'épithéliums peut donner naissance l'endoderme de l'intestin antérieur (stratifié pavimenteux dans l'œsophage, cylindrique stratifié dans les bronches, endothélial, c'est-à-dire pavimenteux simple, dans les alvéoles pulmonaires).

Cas de l'épithélium de l'œsophage.

Il faut donc renoncer absolument à établir un rapport quelconque entre la constitution d'un épithélium et son origine blastodermique. La vérité est que les feuillets du blastoderme se copient l'un l'autre dans leurs formations épithéliales, et que telle espèce d'épithélium, qui est le plus généralement d'origine ectodermique, peut aussi être produite par l'endoderme ou le mésoderme, selon les fonctions auxquelles cette partie de mésoderme ou d'endoderme devra présider. Et en effet, selon les conditions dans lesquelles ils sont placés, par exemple accidentellement, les épithéliums peuvent, chez l'adulte, passer d'une forme à une autre. Ainsi quand, par prolapsus, ou bien à la surface d'un polype, une muqueuse à épithélium cylindrique est amenée et demeure quelque temps à l'extérieur, cet épithélium prend les caractères de l'épiderme, se transforme en épithélium pavimenteux stratifié. Si un polype, développé dans le rectum, et par conséquent revêtu d'épithélium cylindrique, vient faire saillie à l'anus, son épithé-

Aucune forme épithéliale n'est propre à tel feuillet du blastoderme.

Métamorphoses épithéliales.

lium devient pavimenteux stratifié et les cellules superficielles subissent même la transformation en couche cornée. Dans les polypes du larynx, la transformation cornée des cellules ciliées est la règle. Bien plus, chez certains animaux, sous la simple influence des alternatives fonctionnelles de l'organe, on voit se produire périodiquement des transformations semblables. C'est ainsi que chez les rongeurs, où les fonctions génitales de la femelle subissent un rythme régulier, on voit, comme l'a montré H. Morau[1], que l'épithélium du vagin ne reste pas fixé dans sa morphologie, suivant que l'appareil génital est dans une phase de repos ou d'activité fonctionnelle. Chez la souris par exemple, à l'époque du rut, l'épithélium du vagin est pavimenteux stratifié, avec une couche cornée très nette; cette couche cornée tombe ensuite, et alors les cellules sous-jacentes se transforment graduellement en cellules cylindriques muqueuses ou caliciformes (voir p. 73 et ci-après), transformation qui est complète au moment de la parturition.

B. Constitution des épithéliums. — Étudier la constitution des épithéliums, c'est rechercher comment leurs cellules se renouvellent, comment elles sont soudées entre elles et attachées aux surfaces qu'elles recouvrent, enfin comment elles peuvent recevoir dans leurs interstices très rarement des vaisseaux et au contraire presque toujours des terminaisons nerveuses.

Rénovation des épithéliums. — Les revêtements que forment les épithéliums ont été longtemps considérés comme des couches de substance exsudée des parties profondes et non comme formés d'éléments vivants. Bichat considère l'épiderme comme une exhalation du derme, exhalation séchée et durcie au contact de l'air; et lorsque, en 1833, Delle Chiaje y vit des éléments figurés, il pensa reconnaître des globules du sang desséchés; même à l'époque où la constitution cellulaire des épithéliums était bien démontrée, lorsque Robin, encore en

1. Henry Morau, *Des transformations épithéliales physiologiques et pathologiques*, Paris, 1889. — Ed. Retterer, *Évolution de l'épithélium du vagin* (Soc. de Biologie, 26 mars, 25 juin et 9 juillet 1892).

1864, appelait les épithéliums des *tissus produits*, les distinguant des *tissus constituants* (tels que les tissus nerveux, musculaires, etc.), c'était là encore un reste des anciennes idées qui ne voulaient voir dans les épithéliums que des dérivés secondaires, à vie peu active, tandis qu'aujourd'hui ce sont à nos yeux des tissus essentiellement vivants, et qui, loin de dériver des autres, sont au contraire l'origine de dérivations aussi nombreuses qu'importantes. Les cellules épithéliales étant vivantes ont, comme toutes les cellules, une vie éphémère; la surface desquamante de l'épiderme laisse partir sans cesse, sous forme de furfur, les débris de ses cellules cornées, et il faut que l'épiderme répare ces pertes; toutes les surfaces épithéliales, par le fait de frottements ou d'autres mécanismes, perdent incessament quelques-uns de leurs éléments qui doivent être remplacés.

Les épithéliums sont essentiellement vivants.

Cette *rénovation* des épithéliums se fait par multiplication de cellules qui ont les caractères d'éléments plus jeunes et qui se divisent par caryocinèse. Le processus est toujours le même, mais la situation de ces cellules jeunes varie, et par suite varie aussi le mode de rénovation, selon l'espèce d'épithélium.

Dans les épithéliums simples, on trouve, parmi les cellules juxtaposées, des éléments plus petits (fig. 102, en *s* et *p*), à protoplasma plus granuleux, et on peut y saisir toutes les phases d'une division caryocinétique. L'observation est surtout facile sur les endothéliums (fig. 102). Entre les grandes plaques endothéliales on voit par exemple une ou deux cellules beaucoup moins étendues, ou une seule cellule renfermant deux noyaux, produits par caryocinèse; ces cellules, après multiplication, s'étalent et deviennent larges et plates comme leurs voisines, mais il en reste toujours une qui continue à être un centre de multiplication, c'est-à-dire de rénovation. A propos des membranes séreuses, nous étudierons ces sortes de nids de jeunes éléments, et nous aurons à exposer toute une série de faits relatifs à la rénovation des revêtements endothéliaux.

Rénovations des épithéliums simples.

Dans les épithéliums stratifiés, les cellules jeunes sont accumulées dans une *couche génératrice* qui est représentée par les éléments les plus profonds. Dans l'épiderme c'est la

Couche génératrice des épithéliums stratifiés.

couche *basale* ou *basilaire* (p. 224) qui joue ce rôle, là on aperçoit de nombreuses figures caryocinétiques; les nouvelles cellules ainsi produites passent de la couche basale dans la couche de Malpighi, puis, en se kératinisant, arrivent à faire partie de la couche cornée (p. 226, et fig. 99); on voit que la rénovation ne se fait plus en surface, comme dans le cas précédent, mais de la profondeur à la superficie. L'épiderme se renouvelle sans cesse et de nouvelles couches émergent de sa pro-

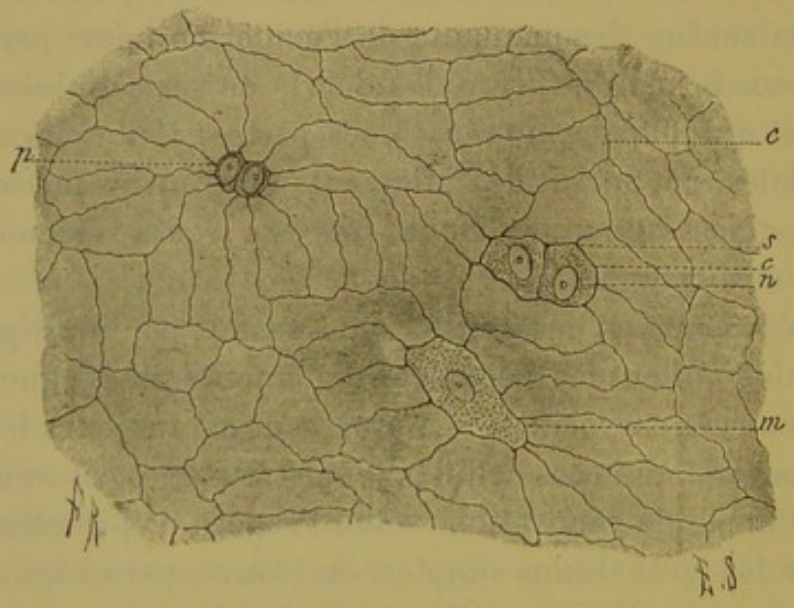


Fig. 102. — Endothélium du mésentère de la grenouille, imprégné d'argent.

c. Cellules endothéliales ordinaires. — *m*. Grande cellule granuleuse. — *s*. Deux cellules granuleuses placées côte à côte. — *p*. Deux cellules analogues, mais plus petites. — *n*. Noyaux. — Grossissement de 300 diamètres. (Ranvier.)

fondeur à mesure que les cellules cornées se desquament et tombent.

Cas de l'épiderme.

Ainsi dans l'épiderme, les cellules du corps de Malpighi sont seules des éléments vivants, capables de se reproduire (de présenter des figures de caryocinèse abondantes surtout dans la couche basale); les cellules de la couche cornée sont des éléments morts, momifiés, transformés en kératine (p. 226). Cette transformation des cellules malpighiennes en cellules cornées ou kératinisées se produit dans une zone intermédiaire, formée de deux couches, dont l'une, dite *stratum granulosum* (fig. 99, p. 225), appartient encore à la formation malpighienne, tandis que l'autre, dite *stratum lucidum*, fait déjà partie de la couche

cornée; nous devons donner à ce sujet quelques détails, qui seront un exemple type des processus d'évolution des cellules épithéliales.

Le *stratum granulosum*, ainsi nommé par Unna[1], est une couche de seulement deux ou trois rangées de cellules légèrement aplaties (*g*, fig. 99) et dont le protoplasma est semé de grosses granulations sphériques, remarquables par l'intensité avec laquelle elles fixent le carmin. Ranvier, qui fit, dès 1879 (*Compt. rend. Acad. des Sciences*, 30 juin 1879), une étude approfondie de ces granulations, montra que ce sont des gouttes, parfois volumineuses, d'une substance liquide, d'aspect huileux, à laquelle il donna le nom d'*éléidine*. — Le *stratum lucidum*, sur lequel Œhl (1857), puis Schrön (1865), attirèrent l'attention, est une couche superposée à la précédente, également constituée par seulement deux ou trois rangées de cellules plus aplaties, à noyau déjà très sensiblement atrophié; ces cellules renferment également de l'éléidine, non plus sous la forme de gouttes ou granulations, mais à l'état de masses volumineuses, qui, sur les coupes, se trouvent même répandues en flaques entre les cellules. Il semble donc que la formation de l'éléidine se fasse d'une manière graduelle, comme une élaboration, commençant dans les couches profondes, pour atteindre son maximum dans les couches superficielles du *stratum granulosum* et enfin infiltrer tout le *stratum lucidum;* enfin la disparition de cette substance dans la couche cornée indiquerait qu'elle joue un rôle important dans le processus de kératinisation de l'épiderme, c'est-à-dire que l'éléidine représenterait un stade de la formation de la kératine. Cette interprétation, indiquée en 1879 par Ranvier, a été admise et développée, en 1882, par Waldeyer et Unna, et ce dernier auteur a proposé, pour exprimer ces rapports, de remplacer le nom d'éléidine par celui de *kératoyaline*[2]. Cependant il ne faudrait pas attribuer à cette interprétation une valeur absolue et générale, car il est

Évolution épidermique; éléidine.

Kératohyaline.

1. Unna, *Beitrage zur Histologie und Entwicklungsgeschichte der menschlichen Oberhaut*, etc. (Arch. f. mikr. Anat. 1876).

2. Ranvier, *De l'éléidine et de la répartition de cette substance dans la peau, la muqueuse buccale et la muqueuse œsophagienne des vertébrés* (Arch. de Physiol. 1884, 1er semestre, page 125).

Réserves à faire au sujet de l'éléidine.

des formations cornées (substance des ongles, sabot des solipèdes) qui ne sont pas précédées par l'apparition d'éléidine; sans doute les productions cornées ne sont pas toutes absolument équivalentes d'un organe à l'autre et d'un animal à l'autre; ainsi Ranvier a signalé ce fait singulier que, parmi tous les vertébrés, ce sont les mammifères seuls chez lesquels on trouve de l'éléidine. (Voir ci-après : *poils* et *ongles*.)

Cellules et ciment intercellulaire (*cuticules* et *membranes basales*). — Les cellules épithéliales jeunes sont réduites à un protoplasma granuleux avec un noyau. Ces corps protoplasmiques sont immédiatement en contact; mais ces éléments produisent des élaborations exoplasmiques (p. 72) dont les unes se déposent entre les cellules (ciment intercellulaire), les autres à la surface libre de l'épithélium (plateau cuticulaire), ou à la face profonde de l'épithélium (membranes basales); d'autres enfin forment des *filaments d'union* (cellules de Malpighi); nous allons passer en revue ces diverses dispositions.

Ciment intercellulaire, cuticules. — Le *ciment intercellulaire* est une substance transparente, hyaline, dont la nature précise est peu connue; en tout cas elle ne donne pas de gélatine par la coction; elle n'est pas de nature *collagène* (voir tissu conjonctif, ci-après : *quatrième partie*), comme on l'avait pensé un instant. Ce ciment, en couche très mince, est rarement à l'état dur et solide, mais d'ordinaire très mou, malléable, pénétrable et il permet à des cellules amiboïdes, migratrices, de se glisser, en le repoussant et le pénétrant, dans les interstices des cellules épithéliales (p. 238). Il est gonflé et ramolli par l'eau. L'alcool étendu de trois fois son volume d'eau produit le même effet, et de plus coagule et raffermit le protoplasma des cellules, de sorte que ce mélange (*alcool au tiers*, de Ranvier) est un précieux réactif pour dissocier et isoler les éléments cellulaires de toutes les formations épithéliales. C'est ce ciment qui, lorsqu'on traite une surface endothéliale par la solution de nitrate d'argent (p. 220), fixe ce sel et, réduisant l'argent à l'état métallique, dessine par un trait noir les interstices, les lignes limites des cellules (fig. 92-94 et 102).

Ce ciment réduit les sels d'argent.

Le *plateau cuticulaire* est une production très fréquente,

à la surface libre des cellules superficielles d'un épithélium. Évidemment il n'y a rien de ce genre sur les épithéliums stratifiés (épiderme, par exemple), dont les cellules superficielles sont réduites à être de minces lamelles, kératinisées ou non. Mais presque toutes les cellules superficielles qui ont un corps protoplasmique vivant, forment, par élaboration de ce protoplasma, le plateau cuticulaire que nous avons déjà signalé en parlant des produits exoplasmiques des cellules (p. 73) ; pareil plateau existe non seulement sur les cellules cylindriques de l'épithélium intestinal, où il a un aspect strié, non seulement sur les cellules cylindriques à cils vibratiles (fig. 31) où il porte les cils, mais encore sur les cellules endothéliales où, comme l'a montré Ranvier, la mince lame de protoplasma qui contient le noyau, est recouverte d'une cuticule très mince (de protoplasma condensé, dit Ranvier)[1] ; ce sont les lignes de séparation de ces cuticules, correspondant chacune à une cellule, que dessine l'action du nitrate d'argent.

Plateau cuticulaire très fréquent.

Membranes basales. — Enfin les cellules épithéliales les plus profondes ne reposent pas directement sur les membranes de tissu conjonctif (derme de la peau, chorion des muqueuses) qu'elles revêtent, mais en sont séparées par une mince couche d'une substance transparente et hyaline. C'est ce qu'on appelle la *formation basale* ou *membrane basale* (*basement membrane*, de Bowman), ou *membrane vitrée* (*b*, fig. 101, p. 227) ; elle est très développée sous les épithéliums qui revêtent l'un la face antérieure, l'autre la face postérieure de la cornée transparente de l'œil. Comme le ciment intercellulaire, la membrane vitrée est molle, pénétrable et se laisse traverser par les cellules migratrices aussi bien que par les ramifications nerveuses (p. 238) qui végètent du tissu conjonctif sous-jacent et pénètrent dans l'épithélium. On discute encore la question de savoir si la membrane vitrée est produite par les cellules épithéliales sus-jacentes, ou par le tissu conjonctif sous-jacent. Pour nous, il n'y a pas de doutes à avoir à cet égard. Dans la vésicule ombilicale de divers mammifères, rongeurs et insectivores, il existe une région où

La membrane basale est produite par l'épithélium.

1. Ranvier, *De l'endothélium du péritoine et des modifications qu'il subit dans l'inflammation expérimentale* (Compt. rend. Acad. des Sciences, 20 avril 1891).

deux épithéliums (l'endoderme de la vésicule ombilicale et l'ectoderme chorial) sont immédiatement en contact, sans interposition d'aucun élément du mésoderme; or, sur la ligne de séparation de ces deux épithéliums, on voit peu à peu apparaître une membrane vitrée qui s'épaissit graduellement; elle ne peut avoir ici d'autre origine que les cellules épithéliales. Les membranes vitrées sont donc analogues au ciment intercellulaire que les cellules épithéliales élaborent et déposent dans leurs interstices.

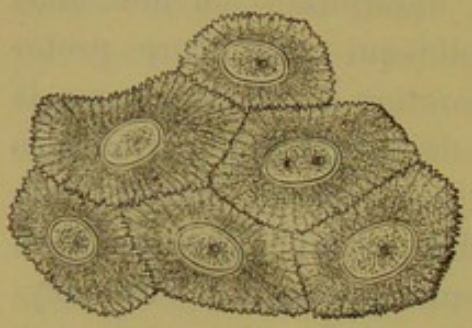


Fig. 103. — Quelques cellules de la couche moyenne de l'épithélium de la langue humaine; elles paraissent s'engrener par de petites épines et par des crêtes. — Grossissement de 570 diamètres. (Kölliker.)

Filaments d'union. — Les cellules des épithéliums stratifiés pavimenteux présentent, au point de vue de leur mode d'union, des dispositions remarquables : il s'agit des cellules des couches profondes et moyennes et non des cellules des couches superficielles, lesquelles sont faiblement adhérentes entre elles et se desquament. Les cellules en question, par exemple dans l'épithélium de la langue (fig. 103), paraissent engrenées les unes avec les autres par de fines denticulations de leur surface. Ces dispositions sont très accentuées dans la couche de Malpighi de la peau (fig. 99, p. 225). Or une étude plus exacte a montré qu'il ne s'agit pas là de petites épines (épines de Schrön) s'engrenant, c'est-à-dire se juxtaposant par leurs bords, mais bien de véritables ponts intercellulaires allant d'une cellule à l'autre (fig. 104), c'est-à-dire que les épines se correspondent et se continuent par leurs sommets d'une cellule à

Apparences d'engrenages entre cellules épithéliales.

Ponts intercellulaires.

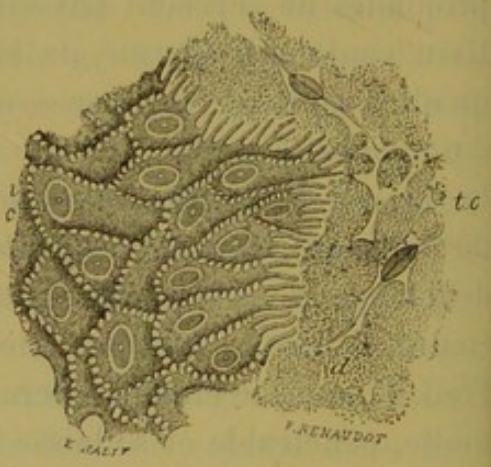


Fig. 104. — Coupe du corps muqueux de Malpighi, faite parallèlement à la surface de la peau, après fixation des éléments par l'acide osmique.

c. Corps muqueux de Malpighi. — *tc*. Tissu conjonctif du derme. (Ranvier.)

l'autre. C'est ce qui résulte des recherches de Bizzozero et de Ranvier[1]. Ce dernier a reconnu qu'il s'agit là de veritables fibres élaborées par le protoplasma de la cellule, et qu'on peut suivre en effet (fig. 105) dans l'intérieur du corps cellulaire (Acad. des Sc., 26 décembre 1882). Ce corps a une structure fibrillaire, et on voit ses fibrilles composantes s'engager dans les filaments ou ponts d'union pour se poursuivre dans les cellules voisines.

Importance morphologique de ces faits.

C'est là un détail d'une haute signification morphologique; nous savons en effet que les éléments du système nerveux sont d'origine ectodermique, comme l'épiderme; cette constitution fibrillaire de cellules épidermiques, et l'existence de prolongements émis par elles sont donc à rapprocher des mêmes dispositions existant dans les cellules nerveuses et les cellules de névroglie (ci-après, *septième partie*, ch. XXXIX). Ces éléments, issus d'une même origine blastodermique, présentent donc tous le caractère commun d'être formés d'une masse protoplasmique traversée par des fibrilles bien différenciées, et les filaments qui unissent les cellules du corps de Malpighi sont des équivalents morphologiques des fibrilles nerveuses et des fibres de la névroglie.

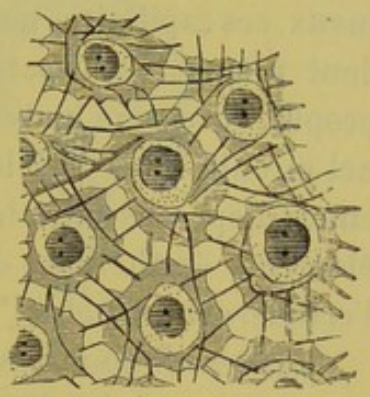


Fig. 105. — Schéma des filaments d'union entre les cellules du corps de Malpighi. (D'après Renaut.)

Vaisseaux, nerfs et cellules migratrices. — La définition classique des épithéliums (p. 218) les indiquait autrefois comme ne renfermant ni vaisseaux ni nerfs. En 1868, Langerhans a montré que des ramifications de cylindre-axe nerveux peuvent pénétrer dans les épithéliums; puis on a vu que, dans des cas tout à fait exceptionnels, il en est de même pour les capillaires sanguins; enfin les recherches récentes ont fait voir que la richesse extrême des ramifications nerveuses est la règle pour les épithéliums.

La présence de vaisseaux est très rare.

La *vascularisation d'un épithélium* est chose rare et exceptionnelle chez l'animal adulte. On n'en cite guère que deux

1. Ranvier, *Nouvelles recherches sur le mode d'union des cellules du corps de Malpighi* (Compt. rend. Acad. des sciences, 20 oct. 1874).

exemples : l'épithélium de la strie ou ruban vasculaire de la paroi externe du canal cochléaire du limaçon (oreille interne), les couches profondes de l'épithélium olfactif (région supérieure des fosses nasales). Mais chez l'embryon, ou, pour mieux dire, dans un organe annexe de l'embryon, le placenta, il nous a été donné de constater que, chez les rongeurs et les carnassiers, la portion principale de cet organe est une formation de cellules épithéliales provenant de l'ectoderme de l'embryon, et dans laquelle viennent se ramifier abondamment les capillaires maternels; chez plusieurs de ces animaux, ces capillaires perdent même toute paroi propre, et le sang maternel circule dans des lacunes disposées entre les éléments épithéliaux de l'ectoderme du fœtus.

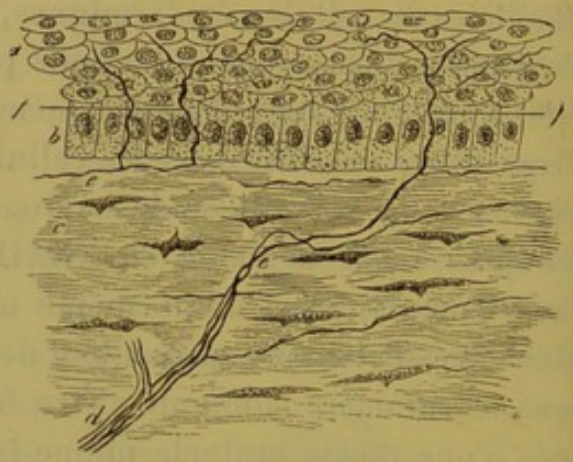


Fig. 106. — Coupe verticale de la cornée du lapin, traitée par le chlorure d'or.

a. Cellules superficielles aplaties. — *b*. Cellules profondes cylindriques. — *c*. Couches conjonctives de la cornée. — *d*. Filet nerveux placé dans ces couches conjonctives, s'y divisant en fibrilles (*e*), qui pénètrent dans l'épithélium et s'y terminent (*f*).

La présence de nerfs est la règle.

Les *terminaisons nerveuses intra-épithéliales* seront étudiées à propos du système nerveux en général. Contentons-nous de dire pour le moment que la membrane vitrée est perforée, traversée par les ramifications nerveuses, qui forment ensuite, en se subdivisant, des plexus très riches entre les cellules épithéliales. La figure 99 ci-dessus p. 225, qui représente ces dispositions pour l'épiderme, montre que les ramifications des fibrilles nerveuses n'atteignent pas la couche cornée; la figure 106 montre ces ramifications dans l'épithélium de la cornée transparente de l'œil.

Enfin les cellules amiboïdes que, sous le nom de *cellules migratrices*, nous étudierons dans le tissu conjonctif (voir *quatrième partie*) passent aussi, du tissu conjonctif qui supporte les épithéliums, dans ces épithéliums eux-mêmes, en traversant la membrane vitrée, comme, du reste, elles traversent les

parois des petits vaisseaux, par diapédèse (p. 41). D'après Ranvier, ces cellules migratrices, qui se trouvent le plus souvent sur le trajet des nerfs intra-épithéliaux (*l*, fig. 99, p. 225), suivraient en effet les petits canaux qui logent ces nerfs. D'autre part, en étudiant l'épithélium intestinal, au point de vue de l'absorption, quelques auteurs ont fait jouer un rôle important à des cellules migratrices qui s'insinuent entre les cellules épithéliales cylindriques pour aller, par leurs pseudopodes,

Cellules migratrices pénétrant les éléments épithéliaux.

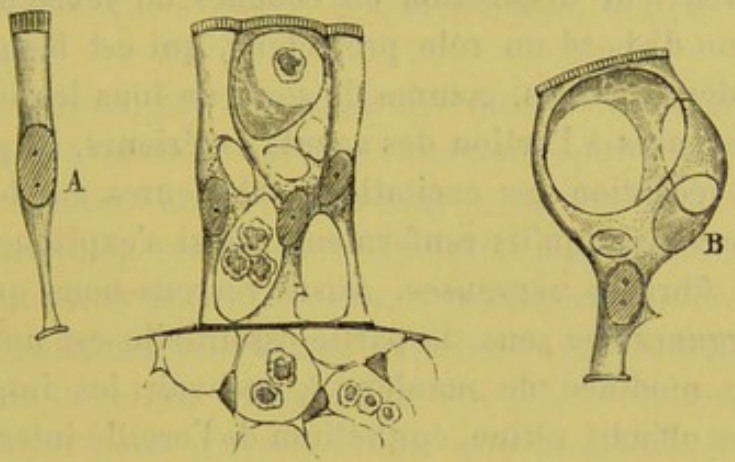


Fig. 107. — Exemples de cellules épithéliales remaniées (perforées) par le passage des cellules migratrices.

A. Cellule épithéliale ordinaire de l'épithélium cylindrique de l'appendice iléo-cæcal du lapin. — B. Une cellule épithéliale cylindrique du même organe déformée et fenêtrée par la pénétration et le passage de cellules migratrices. — C. Épithélium fenêtré par le même processus ; au-dessous est le tissu réticulé du follicule clos sous-jacent. (D'après Renaut.)

puiser dans le contenu intestinal. Bien plus, d'après les observations de Renaut, les cellules migratrices ne se contentent pas de s'insinuer entre les cellules épithéliales, mais dans certaines régions (épithélium cylindrique intestinal, au niveau des saillies des follicules clos de l'appendice iléo-cæcal, chez le lapin), elles repoussent ces cellules, se creusant entre elles des loges où elles peuvent s'accumuler au nombre de deux ou trois, puis elles pénètrent ces cellules, les perforent, les découpent, de sorte que les cellules épithéliales prennent l'aspect de cages fenêtrées (fig. 107).

CHAPITRE XI

FONCTIONS DES ÉPITHÉLIUMS

Les fonctions des épithéliums sont multiples, et toutes en rapport avec leur disposition en couches de revêtement. Ils
Rôle protecteur. jouent donc d'abord un rôle protecteur, qui est bien évident pour l'épiderme; mais, comme ils sont, de tous les tissus, les premiers exposés à l'action des agents extérieurs, ils président
Rôle sensitif. aussi à la réception des excitations extérieures sur les terminaisons nerveuses qu'ils renferment. Ainsi s'explique leur richesse en fibrilles nerveuses. Aussi verrons-nous que, dans tous les organes des sens, la partie essentielle est une couche épithéliale modifiée de manière à recevoir les impressions (épithélium olfactif, rétine, épithélium de l'oreille interne, etc.).

D'autre part, les épithéliums forment une barrière interposée entre le milieu intérieur et le milieu ambiant ou milieu extérieur. Ce sont donc eux qui président aux échanges, soit de dedans en dehors, soit de dehors en dedans. Les passages de dedans en dehors, par lesquels les épithéliums puisent dans le sang des matériaux qu'ils transforment et rejettent à
Sécrétions et absorptions. leur surface, sont des phénomènes de *sécrétion* sur lesquels nous donnerons quelques détails en faisant, dans un instant, l'étude générale des glandes. Les passages de dehors en dedans sont les phénomènes d'*absorption* que nous étudierons à propos des organes qui en sont le siège (muqueuse intestinale, etc.). Nous devons seulement insister ici sur ce fait que certains épithéliums ont pour fonction spéciale de s'opposer à ces échanges; tel est l'épithélium pavimenteux stratifié qui revêt la surface interne de la vessie, la muqueuse vésicale. Tant que cet épithélium est vivant, les matériaux de l'urine ne le traversent pas, et on conçoit qu'il faut qu'il en soit ainsi, puisque l'urine contient des produits excrémentitiels dont le sang s'est débarrassé en traversant les reins; dès que cet épithélium est

détruit ou mort, l'urine s'endosmose à travers les parois vésicales. Depuis que ce fait intéressant a été signalé par Kuss, de Strasbourg, il y a près de quarante ans, il a été de divers côtés successivement contesté ou confirmé. Renvoyant aux traités de physiologie pour l'histoire de cette question, nous dirons seulement que les recherches les plus récentes ont entièrement confirmé les conclusions de Kuss : l'épithélium vésical forme, de par les propriétés spéciales de ses cellules, une barrière infranchissable qui s'oppose à tout passage, à toute résorption de l'urine.

Exemple typique de l'épithélium vésical.

Nous aurons, par la suite, à revenir sur ces divers rôles des épithéliums; mais il est une fonction épithéliale que nous devons examiner une fois pour toutes, car elle est dévolue à des épithéliums disposés dans les régions les plus diverses du corps; c'est la fonction des *épithéliums à cellules vibratiles*.

Épithéliums vibratiles. — Nous avons déjà fait l'étude (p. 79) de la cellule vibratile, de ses cils et de leurs mouvements. Mais nous n'avons étudié que la cellule vibratile en elle-même, isolée, et non l'ensemble formé par une série de cellules semblables, placées côte à côte en couche de revêtement. Nous avons cependant (p. 89) signalé ce fait que l'épithélium vibratile n'est pas une classe à part, mais une disposition particulière qui peut se présenter, selon les animaux, sur toutes les classes d'épithélium.

Nous ne reviendrons pas sur le mécanisme selon lequel se fait le mouvement des cils vibratiles (p. 82). Ce que nous devons étudier ici, c'est le résultat de ces mouvements quand les cellules sont en place, forment un revêtement continu. Les cils accomplissent alors des phénomènes de transports. En effet, étant donné une surface munie de cils vibratiles, par exemple la surface interne de l'œsophage de la grenouille, les cils se meuvent de manière à faire marcher, de l'extrémité buccale vers l'extrémité stomacale, toute particule de substance en contact avec cette surface (fig. 107 *bis*).

Ces phénomènes de transport sont faciles à constater par diverses expériences dont les formes types peuvent être réalisées précisément sur l'œsophage de la grenouille (fig. 107 *bis*) ;

Transports effectués sur les surfaces vibratiles.

Expériences sur le pharynx et l'œsophage de la grenouille.

si, ayant mis ce conduit à nu sur une grenouille vivante, on y introduit, par l'extrémité buccale, une paille qu'on pousse comme une sonde, jusqu'au niveau de l'estomac ouvert, puis qu'on observe cette paille, on voit bientôt qu'elle ne reste pas en place; la portion qu'on avait laissée libre au niveau de l'extrémité buccale s'engage graduellement dans le canal œsophagien, et, par suite, on voit devenir de plus en plus longue la portion qui se montrait dès le début au niveau de l'estomac; et peu à peu toute la paille pénètre ainsi dans l'œsophage et en sort par l'extrémité inférieure; on dirait qu'une force invisible la pousse de la bouche vers l'estomac[1]. Pour

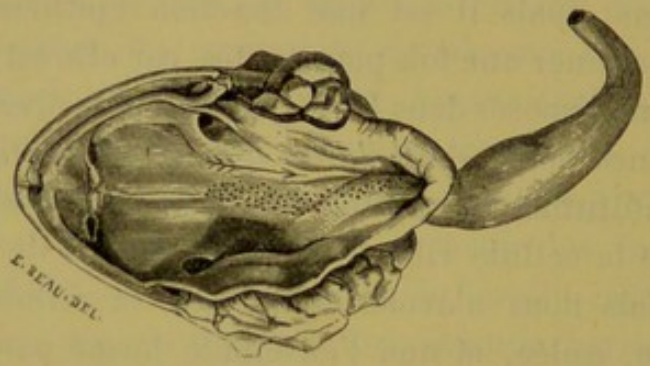


Fig. 107 *bis*. — Grains de charbon déposés sur la muqueuse bucco-pharyngienne d'une grenouille, et entraînés, par le jeu des cils vibratiles, dans le sens marqué par la flèche, c'est-à-dire dans l'œsophage.

se convaincre que cette force réside à la surface même de la muqueuse œsophagienne, il suffit d'inciser longitudinalement l'œsophage et de l'étaler à plat en fixant ses bords avec des épingles. Sur la muqueuse ainsi mise au jour, il est rare que quelque caillot de sang ne soit pas tombé; on voit alors ce caillot se déplacer, en allant vers l'estomac; en arrivant au cardia, il s'arrête, et l'étude microscopique montre en effet que, au niveau du cardia, cesse l'épithélium vibratile.

Une expérience plus frappante encore consiste à saupoudrer cette surface œsophagienne d'une très fine poudre de charbon (fig. 107); alors la surface est noire et souillée; mais on la voit peu à peu se nettoyer; à partir de la région buccale, une bande transversale se dessine sur laquelle la surface muqueuse se

1. Ranvier, *Leçons sur le système musculaire* (31e et 32e leçons : les mouvements vibratiles, Paris, 1880).

montre débarrassée de tout grain de charbon ; cette bande grandit en s'étendant vers l'extrémité stomacale, et finalement toute la surface œsophagienne est nettoyée ; on voit que la poussière de charbon n'a pas été rejetée sur les côtés, mais uniquement repoussée dans le sens de la longueur de l'œsophage, vers son extrémité cardiaque où elle est accumulée ; on dirait le plancher d'une pièce qui viendrait d'être balayée, et dont les balayures seraient accumulées à une extrémité. Cette comparaison nous donne l'expression la plus juste pour exprimer l'action des cils vibratiles ; ils balayent les surfaces qu'ils recouvrent ; au lieu que ce soit ici un balai fait de crins qu'on promène à la surface, toujours dans le même sens, c'est la surface elle-même qui est munie de crins, c'est à-dire de cils vibratiles, qui se meuvent tous dans le même sens, et font marcher dans ce sens tout ce qui vient en contact avec eux.

Action de balayage.

Les cils se meuvent donc tous dans le même sens, il est facile de le constater au microscope sur un fragment de l'épithélium. Non seulement ils se meuvent dans le même sens, mais ils vibrent successivement, c'est-à-dire que le mouvement se propage sous forme d'onde d'une région à la suivante. En observant, au microscope, avec un grossissement moyen, et un fort éclairage à la lumière directe, une surface vibratile, on y constate un aspect moiré qui se déplace dans le même sens que sont déplacées les particules étrangères qu'on dépose sur cette surface. Cet aspect ou reflet moiré ressemble tout à fait à l'aspect d'un champ de blé sur lequel vient à passer une légère brise ; les épis s'inclinent successivement à mesure que le vent les atteint, et cette inclinaison par zones successives donne l'impression d'une vague, d'une onde qui parcourt le champ de blé dans la direction du vent. Lorsque le mouvement se ralentit, on voit les cils s'incurver les uns après les autres, « produisant une apparence analogue à celle que présentent les pages d'un livre que l'on parcourt en l'effeuillant » (Ranvier).

Analyse des mouvements des cils.

Le mouvement des cils est donc coordonné dans une direction définie, toujours la même, et il a un véritable caractère péristaltique. Pour l'exemple choisi de l'œsophage de la grenouille, on dirait que le mouvement des cils de l'extrémité

Coordination des mouvements des cils.

buccale provoque, en se produisant, celui des cils qui succèdent aux premiers dans la direction de la bouche à l'estomac, et que la transmission de l'activité se fait ainsi de proche en proche, comme dans ce jeu familier aux enfants, où, mettant en file des dominos rangés debout, la chute de celui qui est à une extrémité provoque la chute de celui sur lequel il tombe, et ainsi de suite jusqu'à l'autre bout de la file. Et en effet, si l'on détruit l'épithélium sur une petite étendue de la surface œsophagienne, on voit que cette destruction n'exerce aucune influence sur les cellules placées à côté ou au-dessus (du côté buccal) du point détruit; mais au-dessous de ce point (du côté stomacal) l'activité vibratile est diminuée, comme s'il manquait ici l'excitant, l'impulsion résultant de la vibration de parties situées au-dessus.

Marche d'un fragment d'épithélium.

Nous comprenons donc que les mouvements ainsi coordonnés, si faibles qu'ils soient dans chaque cil, peuvent, par leur ensemble, déplacer les corps (poussière de charbon ou brin de paille), et les faire marcher dans une direction déterminée. D'autre part, de même qu'une cellule vibratile isolée se déplace par l'action de ses cils qui agissent comme autant de rames p. 83), de même un lambeau d'épithélium vibratile détaché et reposant sur un plan résistant se déplacera si sa face vibratile est en contact avec ce plan; ses cils font alors l'office d'un nombre infini de petits pieds. C'est l'expérience que nous avons réalisée en plaçant sur une lame de liège humide un lambeau de la muqueuse de l'œsophage de la grenouille, disposé avec sa surface vibratile tournée en bas, sur la plaque. Ce lambeau marche lentement, dans une direction toujours la même, qu'on peut prévoir d'avance : en effet, puisque les cils vibrent normalement de manière à faire progresser de la région buccale à la région stomacale les particules déposées sur la surface de la muqueuse œsophagienne, puisqu'ils agissent dans la direction du bout stomacal, ils agiront de même en frappant sur le plan résistant, mais le déplacement du lambeau de muqueuse, dans l'expérience en question, aura lieu en sens inverse; ce sera le côté qui répond à l'extrémité buccale qui ira en avant. Si devant un lambeau ainsi en marche on plante

Expérience dite de la *limace artificielle*.

un scalpel, comme pour lui barrer la route, le lambeau, arrivé au pied de l'obstacle, grimpe graduellement sur lui (si le scalpel n'est pas tout à fait vertical, afin que le lambeau ne trouve pas trop de résistance dans sa pesanteur). Ce lambeau se déplace lentement, mais d'une manière continue et régulière, comme une limace qui rampe sur le sol et grimpe sur une tige ; nous avons donné à cette expérience le nom de *limace artificielle*.

En énumérant les épithéliums qui, chez l'homme et les mammifères, sont vibratiles, nous indiquerons en même temps les transports auxquels président leurs cils vibratiles. Les bronches et la trachée possèdent un épithélium vibratile, dont les mouvements se font des terminaisons des bronches vers le larynx ; c'est-à-dire ont pour effet de balayer toutes les poussières et mucosités vers le larynx ; là ces corps excitent par leur présence la sensibilité de la muqueuse, et sont alors rejetés en bloc par une forte expiration. De même pour les fosses nasales et pour leurs cavités annexes. Dans l'appareil génital mâle, les cils vibratiles de l'épididyme et du canal déférent font progresser les spermatozoïdes, qui, au sortir du testicule, forment, par leur agglomération, une masse épaisse et pâteuse. Les cellules cylindriques de l'épididyme ont des cils remarquablement longs (fig. 108). Dans la trompe de Fallope ou oviducte, les cils sont destinés à faire progresser l'ovule vers l'utérus ; ils déterminent ainsi un courant que doivent remonter les spermatozoïdes, qui sont alors libres et doués de mouvements très vifs (p. 124) ; ainsi dans l'oviducte deux ordres de formation vibratiles agissent en sens inverse, les spermatozoïdes d'une part, l'épithélium de la muqueuse de l'autre. Si à cette énumération nous ajoutons d'une part la muqueuse d'une partie de la caisse

Revue des surfaces vibratiles.

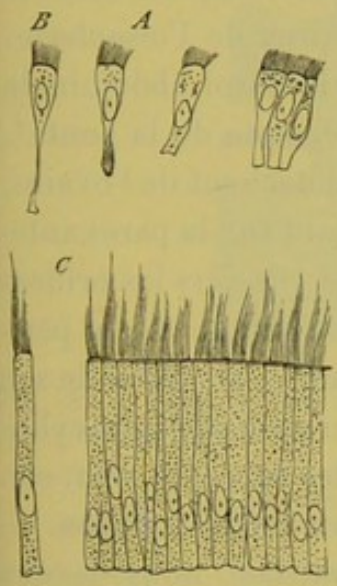


Fig. 108. — Cellules épithéliales à cils vibratiles de l'épididyme de l'homme.

A. Cellules des canaux efférents du testicule. — B. Cellules des cônes séminifères. — C. Cellules de la partie initiale du canal de l'épididyme. — Grossissement de 100 diamètres (Kölliker).

du tympan et de la trompe d'Eustache, et d'autre part l'épendyme, c'est-à-dire l'épithélium qui tapisse le canal central de la moelle épinière et des ventricules cérébraux, nous aurons épuisé la liste des épithéliums vibratiles de l'homme.

Leur abondance chez les vertébrés inférieurs.

Mais chez les vertèbres à sang froid, les épithéliums vibratiles sont beaucoup plus répandus; nous avons vu en effet que tel est l'épithélium de l'œsophage de la grenouille ; il préside au transport, à la déglutition des petits insectes que happe ce batracien et qui sont trop peu volumineux pour subir les mouvements péristaltiques des couches musculaires de l'œsophage. Chez la grenouille femelle, le péritoine de la paroi abdominale antérieure se couvre de cils vibratiles à l'époque de la ponte[1]. C'est qu'en effet à ce moment les ovules se détachent de l'ovaire, tombent dans la cavité péritonéale et, reposant sur la paroi antérieure de l'abdomen, sont charriés par ces cils vers les orifices internes des oviductes, lesquels sont en avant, près du péricarde. Chez la larve ou tétard de la grenouille, au début de son développement, tout l'épiderme est formé par un épithélium cylindrique vibratile; on en trouve aussi dans les tubes du rein, etc.

Cellules épithéliales muqueuses ou caliciformes. — A la suite des cellules épithéliales vibratiles, nous devons décrire une forme particulière que peuvent présenter les cellules épithéliales, et qui, selon les animaux, peut se rencontrer, comme la forme vibratile, sur les épithéliums les plus divers, qu'ils soient d'origine ectodermique, endodermique ou même mésodermique. C'est la *cellule caliciforme* ou *muqueuse*, dont l'étude nous préparera à celle des glandes.

Hypothèses anciennes sur les cellules caliciformes.

En 1853 Gruby et Delafond signalèrent, dans l'épithélium des villosités intestinales, une disposition particulière, des aspects singuliers, auxquels ils donnèrent le nom d'*épithélium capitatum*. Ce sont des taches claires interrompant par place la rangée régulière des cellules épithéliales cylindriques (fig. 109). Letzerich décrivit à nouveau ces dispositions et les considéra comme représentant des *bouches absorbantes*, des sortes d'entonnoirs ménagés pour l'absorption intestinale.

1. Mathias Duval, *Cils vibratiles et adaptation tubaire* (Bullet. Soc. de biologie, 13 mars 1880).

Mais E. Schulze, ayant repris cette étude en 1867, reconnut qu'il s'agit là de cellules spéciales intercalées entre les cellules

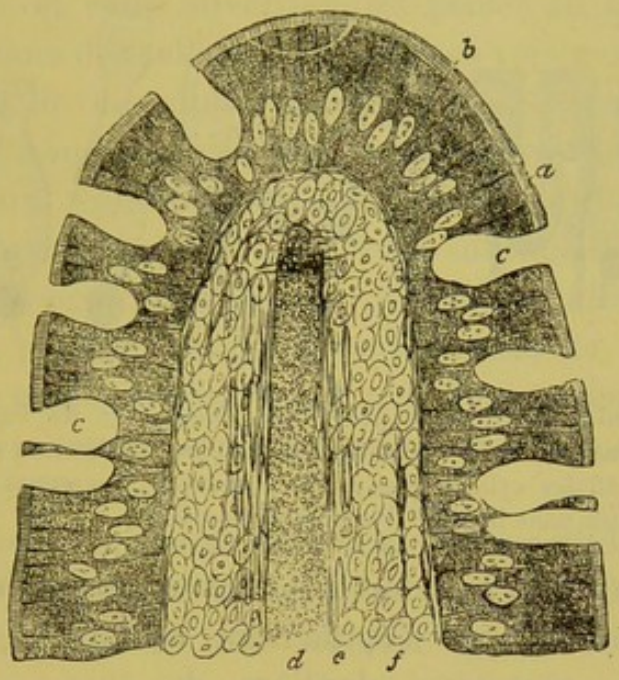


Fig. 109. — Coupe optique d'une villosité intestinale, montrant les excavations des cellules caliciformes dans un épithélium de cellules cylindriques à plateau strié.

a. Plateau. — *b*. Cellules cylindriques. — *c*. Excavations des cellules caliciformes. — Grossissement de 200 diamètres. (Pouchet et Tourneux.)

cylindriques ordinaires, que ces cellules sont pleines d'une substance transparente; et, en raison de la forme que présente le protoplasma qui entoure cette substance, il leur donna le nom de cellules caliciformes.

En effet, le corps protoplasmique de ces éléments représente une cellule cylindrique qui aurait été creusée à partir de son extrémité libre en une cavité pénétrant plus ou moins dans sa profondeur (fig. 110), se dilatant plus ou moins au niveau de la partie moyenne de la cellule; en un mot, ces cellules ont la forme d'un verre à boire (fig. 111), verre tantôt peu profond et évasé, tantôt profond et configuré en calice, tantôt enfin rétréci à son ouverture et dilaté à son fond, de manière à figurer bien plutôt une gourde ou

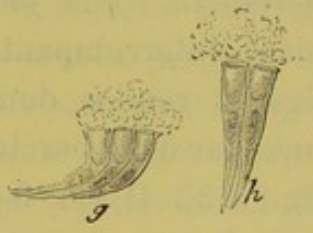


Fig. 110. — Cellules caliciformes de l'estomac de la grenouille, isolées après macération dans l'alcool au tiers.

h. Cellules droites. — *g*. Cellules couchées sur les parties latérales des papilles (ou espaces interglandulaires). — De l'ouverture de ces cellules se dégage du mucus. — Grossissement de 320 diamètres (Ranvier).

une bouteille, avec un orifice, un goulot et un ventre (cellules lagéniformes). C'est cette dernière forme qu'elles affectent dans

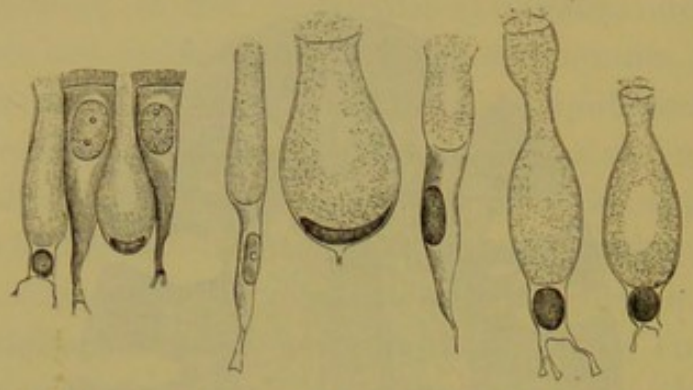


Fig. 111. — Cellules caliciformes prises sur l'œsophage de l'axolotl traité par l'acide osmique. On voit à gauche des cellules caliciformes séparées par des cellules épithéliales cylindriques à cils vibratiles ; les autres représentent les variétés décrites dans le texte (Pouchet et Tourneux).

l'intestin, de sorte que lorsqu'on examine au microscope la surface d'un lambeau d'épithélium intestinal (fig. 112), on aperçoit une mosaïque régulière de champs polygonaux, qui correspondent à la coupe optique des cellules épithéliales cylindriques (lesquelles sont en réalité des prismes plus ou moins régulièrement à six faces), et de place en place, interrompant cette mosaïque, des figures rondes dont chacune est formée par deux cercles concentriques (*a*, fig. 112). Il est facile de comprendre que chacune de ces figures est la coupe optique d'une cellule caliciforme : le petit cercle intérieur répond à l'ouverture du calice ou plutôt de la bouteille ; le grand cercle répond au contour de la partie dilatée c'est-à-dire du ventre de la cavité lagéniforme. Les parois de ce calice sont formées par un protoplasma granuleux, plus ou moins abondant à la partie inférieure ; c'est dans cette partie inférieure que se trouve refoulé le noyau, qui peut être arrondi ou aplati et se dessine, dans ce dernier cas, en forme de crois-

Aspects singuliers des cellules caliciformes, en place.

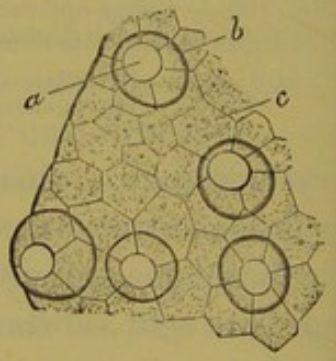


Fig. 112. — Revêtement épithélial des villosités de l'intestin du chien ; lambeau détaché et vu de face.

c. Cellules cylindriques vues par leur surface libre. — *b*. Cellules caliciformes. — *a*. Ouverture de ces cellules sur la surface libre de la villosité. — Grossissement de 400 diamètres (Ranvier).

sant, s'il est vu de profil (fig. 111). L'ouverture du calice est circonscrite par le protoplasma des parois, sans autre formation spéciale, et cette ouverture est placée au même niveau que les plateaux des cellules cylindriques voisines.

La cavité de la cellule caliciforme est remplie par une masse claire, homogène, qui fait d'ordinaire saillie à la surface de l'épithélium, en sortant, sous forme de bouchon, par l'orifice de la cavité (fig. 110). Cette substance a toutes les réactions du *mucus ;* par l'action de l'alcool, elle se concrète et forme un peloton nuageux; puis, traitée de nouveau par l'eau, elle se gonfle de nouveau et redevient transparente. Elle ne se colore pas par les réactifs colorants; elle est insoluble dans l'alcool et l'éther.

Contenu de la cellule caliciforme.

Élaboration et excrétion du mucus. — La cellule caliciforme produit donc de la matière muqueuse qu'elle accumule dans son intérieur, mais de telle manière que cette matière est prête à sortir par l'orifice de la cavité qui la renferme. Les corps qui passent à la surface de l'épithélium entraînent la portion de matière muqueuse qui fait saillie par cet orifice, et c'est ainsi que se trouvent lubrifiées les surfaces qui sont dites muqueuses (membranes muqueuses) précisément parce que du mucus est versé à leur surface. Mais la cellule, à un moment donné, peut intervenir activement pour amener la sortie de la substance accumulée dans la cavité caliciforme. C'est ce que Ranvier[1] a constaté expérimentalement sous le microscope, en provoquant l'activité de ces cellules, dans l'épithélium de la muqueuse qui est en arrière de la langue, chez la grenouille. Il a vu que, à l'état de repos, les cellules élaborent lentement et accumulent dans leur cavité cette matière, qui n'est pas encore le mucus tel qu'on le trouve à la surface des muqueuses, mais seulement du mucigène, c'est-à-dire une substance qui deviendra du mucus par la seule adjonction d'eau. Or, au moment où on provoque l'activité de la cellule, on voit

Analyse du travail de sécrétion.

1. L. Ranvier, *Leçons sur le système glandulaire* (Journal de micrographie, 1883). — *Des vacuoles des cellules caliciformes, des mouvements de ces vacuoles et des phénomènes intimes de la sécrétion du mucus* (Compt. rend. Acad. des sciences, 1887).

se former dans son protoplasma, et surtout dans la masse plus considérable qui représente l'extrémité profonde de l'élément, des vacuoles pleines d'un liquide qu'aucun réactif ne colore et qui paraît être simplement de l'eau avec des sels minéraux. Ces vacuoles grossissent, puis se rompent dans la cavité caliciforme; leur liquide aqueux se mêle ainsi au mucigène, qui se gonfle et déborde l'ouverture de la cellule, c'est-à-dire arrive à la surface, transformé en mucus proprement dit.

Cette étude des cellules caliciformes au repos et à l'état d'activité (excrétion du mucigène) peut même nous faire comprendre que les formes diverses constatées d'une cellule caliciforme à une autre ne représentent pas des éléments différents, mais seulement des états divers d'un même élément. En effet, sur une grenouille normale, les cellules caliciformes de la muqueuse rétrolinguale se présentent comme d'immenses outres gonflées en ballon; dans leur fond il n'y a qu'une mince couche de protoplasma avec un noyau aplati par compression. Au contraire, sur une grenouille chez laquelle on a provoqué, par l'excitation électrique de cette région rétrolinguale, une abondante excrétion de mucus, on voit les cellules amincies, revenues sur elles-mêmes, formées presque entièrement de protoplasma et creusées seulement d'une cupule peu profonde, au niveau de leur extrémité libre. Le noyau est redevenu rond ou même ovalaire, mais alors avec son grand axe parallèle à celui de la cellule. En un mot, il n'y a plus grande différence entre cette cellule caliciforme, à peu près vidée de son mucigène, et une cellule cylindrique ordinaire.

Divers aspects des cellules caliciformes.

Du reste, il ne faudrait pas croire que la cavité de la cellule caliciforme, pleine de mucigène, est un espace nettement délimité, creusé à l'emporte-pièce dans le corps cellulaire; cette cavité est parcourue par de fines travées de protoplasma, qui vont d'une paroi protoplasmique à l'autre, et s'anastomosent de façon à former un réseau; les mailles de ce réseau renferment le mucigène, et sont d'autant plus grandes que celui-ci est plus abondant. C'est l'ensemble de ces mailles très larges qui, dans une vue d'ensemble, figure une cavité centrale unique, ouverte à la surface. En réalité la production du mu-

cigène se fait, comme la plupart des élaborations endoplasmiques (p. 75), dans des vacuoles ou mailles du protoplasma; c'est aussi dans des vacuoles que se fait ultérieurement la production du liquide aqueux qui gonfle le mucigène, l'amène à rompre les mailles protoplasmiques et à s'échapper à l'état de mucus. Dans diverses glandes, nous trouverons des cellules dites *muqueuses* qui ne sont pas réellement caliciformes, c'est-à-dire ne donnent pas l'impression d'une seule grande cavité centrale, mais présentent de larges mailles pleines de mucigène et circonscrites par des travées protoplasmiques relativement épaisses et anastomosées entre elles (fig. 113). Or, cette constitution, facile à voir, depuis qu'elle a été signalée par Lavdowsky, sur les cellules muqueuses des glandes, est aussi celle des cellules caliciformes, dont la grande cavité centrale est en réalité formée par la juxtaposition de vacuoles. Seulement comme, dans les cellules caliciformes, cet ensemble de vacuoles atteint l'extrémité libre de la cellule et s'y ouvre, on peut dire que les cellules caliciformes sont des cellules muqueuses ouvertes.

Autres cellules muqueuses.

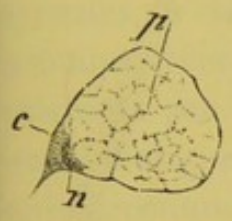


Fig. 113. — Cellule muqueuse de la glande sous-maxillaire du chien, isolée par l'action de l'alcool au tiers.

c. Protoplasma refoulé au fond de la cellule et renfermant le noyau (*n*). — *p*. Réticulum protoplasmique, circonscrivant des vacuoles ou mailles que remplit le mucigène (Ranvier).

La cellule caliciforme étant ainsi dépouillée du caractère particulier que lui donnait son aspect original, se trouve ramenée au type de cellule cylindrique élaborant du mucus, et on ne s'étonnera pas que divers auteurs aient observé la transformation en cellules caliciformes de cellules cylindriques quelconques, même de cellules cylindriques à cils vibratiles, et que dans certaines affections on ait vu toutes les cellules de l'épithélium intestinal devenir caliciformes. Il est ainsi infiniment probable qu'une cellule caliciforme peut revenir au type de cellule cylindrique ordinaire.

Transformation des cellules caliciformes.

Lorsque les cellules caliciformes sont éparses, isolées une par une, dans un épithélium, chacune d'elles représente une véritable *glande uni-cellulaire*. Tel est le cas pour l'épithélium des villosités intestinales (fig. 109 et 112). Mais souvent les

Glande unicellulaire.

cellules caliciformes se réunissent par groupes, soit simplement à la surface de l'épithélium, soit dans des plis peu profonds que dessine le revêtement épithélial; on a ainsi de petits territoires préposés à la sécrétion du mucus; c'est une surface qui fait fonction de glande; enfin, le plus souvent les cellules caliciformes, ou leurs équivalents les cellules muqueuses, se concentrent dans des diverticules profonds de la surface épithéliale; on est alors en présence d'une véritable *glande muqueuse*, telle que nous allons en étudier en passant en revue les divers organes et tissus dérivés des épithéliums.

CHAPITRE XII

SURFACES ÉPITHÉLIALES ÉPIDERMIQUES, MUQUEUSES, SÉREUSES. — LEURS ORIGINES BLASTODERMIQUES

Les surfaces épithéliales peuvent être classées en trois grands groupes, selon l'évolution particulière de leurs cellules et la nature des produits qui y sont versés.

1° Les *surfaces épidermiques* caractérisées par l'évolution cornée des cellules épithéliales (voir ci-dessus, p. 226, la couche cornée de l'épiderme); à ce groupe appartient l'ensemble de la surface de la peau.

2° Les *surfaces muqueuses*, caractérisées par la sécrétion muqueuse qui les lubrifie et qui est produite soit par des cellules isolées et éparses dans l'épithélium (cellules caliciformes), soit par des glandes muqueuses (ci-après).

3° Les *surfaces séreuses*, caractérisées par leur aspect lisse, brillant, humide, et la présence d'un liquide séreux, lequel ne contient pas de mucus, mais est très analogue à la lymphe.

Indifférence des origines blastodermiques.

Or, quand on examine les origines blastodermiques des épithéliums épidermiques, de ceux des muqueuses et des séreuses, on constate qu'il n'y a pas de loi absolue, établissant un rapport constant entre l'origine ectodermique, endodermique ou

mésodermique d'un épithélium et la nature épidermique, muqueuse ou séreuse du revêtement qu'il forme. On peut reconnaître, il est vrai, que l'endoderme ne donne naissance qu'à des muqueuses; mais toutes les muqueuses ne proviennent pas de lui; et, d'autre part, l'ectoderme qui donne surtout les surfaces épidermiques, donne aussi de nombreuses muqueuses; enfin le mésoderme, qui semble au premier abord préposé uniquement à la formation des séreuses (cavité pleuro-péritonéale, p. 209), est cependant l'origine de nombreuses muqueuses, à savoir la plupart de celles de l'appareil génito-urinaire; bien plus, les muqueuses d'un même appareil peuvent, par exemple pour l'appareil génito-urinaire, être les unes d'origine endodermique (vessie), les autres d'origine mésodermique (uretère). Il ne sera donc pas sans intérêt de passer ici en revue les divers épithéliums, et spécialement ceux des surfaces muqueuses, considérés au point de vue de leurs origines blastodermiques.

1° **Endoderme.** — L'endoderme donne naissance à toute la muqueuse du tube digestif. A cet égard il n'y a de détails ayant besoin d'être précisés, que relativement aux deux extrémités de ce tube.

Dérivés endodermiques.

L'extrémité antérieure du tube digestif embryonnaire s'étend jusqu'à la région qui sera plus tard le pharynx, et se termine au niveau d'une membrane répondant à peu près à la future région du voile du palais, et séparant l'intestin antérieur d'avec la *fosse buccale* (mieux bucco-nasale), qui est une dépression de la surface du corps (partie inféro-antérieure de la tête). Cette membrane pharyngo-buccale s'atrophie, se résorbe et disparaît de bonne heure, faisant communiquer le pharynx (épithélium endodermique) avec la fosse bucco-nasale (épithélium ectodermique) qui se développe et se cloisonne en cavités buccale et nasale distinctes. On voit donc que de l'endoderme dérivent les épithéliums du pharynx (y compris la trompe d'Eustache et la caisse du tympan, qui sont des diverticules de l'extrémité supérieure du pharynx), de l'œsophage, et par suite les épithéliums des voies respiratoires (trachée, bronches, alvéoles pulmonaires), qui naissent de la partie antérieure du

Œsophage et poumons.

pharynx selon le processus qui préside à la formation d'une glande quelconque (ci-après p. 287).

L'extrémité postérieure de l'intestin embryonnaire donne naissance à un diverticule creux, qui est l'*allantoïde*, organe transitoire, dont la partie initiale, celle toute voisine de l'intestin, subsistera seule et formera la vessie; de l'endoderme dérive donc l'épithélium du réservoir urinaire.

Muqueuses ectodermiques.

2° **Ectoderme**. — Il donne le revêtement épidermique de la peau, mais il donne aussi les épithéliums d'un grand nombre de muqueuses qui sont en relation les unes avec l'extrémité supérieure, les autres avec l'extrémité inférieure du tube digestif; les premières sont celles de la bouche et des fosses nasales, dont la muqueuse des voies lacrymales (canal nasal et muqueuse conjonctivale) sont une dépendance; les secondes sont celles des organes génitaux externes (muqueuse du canal de l'urèthre).

3° **Mésoderme**. — Le mésoderme est le lieu de formation, dès les premiers stades embryonnaires, de la grande cavité séreuse pleuro-péritonéale ou cœlome; nous verrons plus tard (à propos de l'étude du tissu conjonctif) qu'il donne ultérieurement naissance à d'autres cavités séreuses (arachnoïde, etc.), formées dans le tissu conjonctif lâche. Mais ce qu'il y a de plus intéressant dans l'étude des épithéliums dérivés du mésoderme, c'est la formation des épithéliums de toutes les muqueuses génito-urinaires, à l'exception de la muqueuse vésicale et de la muqueuse du canal de l'urèthre, dont nous venons d'indiquer l'origine endodermique pour la première et ectodermique pour la seconde. Ces dérivations épithéliales mésodermiques sont d'une importance telle que nous devons les exposer avec quelques détails, dans deux paragraphes, consacrés l'un à l'appareil urinaire, l'autre à l'appareil génital.

Le mésoderme produit de nombreux épithéliums.

Origine mésodermique des épithéliums de l'appareil urinaire. — Tous les épithéliums des voies urinaires (tubes du rein, uretère), sauf celui de la vessie, sont d'origine mésodermique, et ces voies représentent des diverticules de la cavité pleuro-péritonéale. Mais c'est par des dérivations successives et compliquées que se forment les voies urinaires définitives, le rein et l'uretère, qui sont précédées, chez l'embryon et le fœtus,

d'appareils urinaires provisoires (corps de Wolff) et transitoires, du moins chez les vertébrés supérieurs.

Pronéphros. — La première ébauche de ces appareils urinaires primitifs se produit à l'état de diverticule se détachant (CW ; fig. 114, A), sous la forme d'un tube creux, de l'épithélium de la cavité pleuro-péritonéale, dans la région de la limite interne de cette cavité, là où elle vient confiner à la prévertèbre (PV, fig. 114). Ce diverticule se produit au niveau de la partie antérieure du corps (région où le futur thorax se continue avec ce qui sera le cou) ; le tube creux ainsi formé se dirige en dedans et en haut vers la face dorsale du corps, vient se placer dans un espace triangulaire limité du côté dorsal par l'ectoderme, en dedans par la prévertèbre et en dehors par l'origine de la somatopleure (fig. 114, A) ; alors ce tube s'infléchit pour se diriger parallèlement à l'axe du corps, qu'il parcourt d'avant en arrière (fig. 115, A), pour, arrivé à l'extrémité postérieure du corps, s'ouvrir ultérieurement dans l'extrémité postérieure de l'intestin (IP, fig. 115, A), au niveau du point où celui-ci, chez les vertébrés supérieurs, donne naissance à l'allantoïde et par suite à ce qui sera la vessie (p. 254). Ce tube porte le nom de *canal de Wolff ;* son extrémité antérieure est ouverte, d'après la description que nous venons de donner de son mode de formation, dans la partie tout antérieure de la cavité pleuro-péritonéale (côté gauche de la fig. 114, A), et par cette ouverture il peut déjà recueillir la sérosité répandue dans la cavité pleuro-péritonéale, et former une voie d'excrétion à cette sérosité. Et en effet, chez les vertébrés inférieurs (batraciens), diverses dispositions, qu'il serait superflu d'indiquer ici, font que ce canal de Wolff fonctionne comme un véritable appareil excréteur qu'on nomme *rein précurseur* [1], *pronéphros*, ou *rein cervical* (à cause de son origine à peu près au niveau de la future région du cou).

Le *pronéphros* donne le canal de Wolff.

Mésonéphros. — Mais cette première ébauche se modifie bientôt, et le *pronéphros* ou *rein précurseur* se transforme en *mésonéphros*, *rein primitif* ou *corps de Wolff*. A cet effet, l'extré-

Corps de Wolff ou *mésonéphros.*

1. Mathias Duval, *Sur le développement de l'appareil génito-urinaire de la grenouille; le rein précurseur* (Revue des Sciences naturelles, Montpellier, 1882).

mité antérieure et l'ouverture correspondante du canal de Wolff s'atrophient, disparaissent (fig. 115, B), et ce canal ne subsiste plus que depuis le commencement de la future région dorso-lombaire, jusqu'à son ouverture postérieure. Mais en même temps de nouvelles et nombreuses communications s'établissent entre lui et la cavité pleuro-péritonéale ; de cette cavité, c'est-à-dire de son épithélium, partent, sous forme de tubes, des diverticules (TW, fig. 114, B) qui marchent vers le canal de Wolff et viennent s'ouvrir dans sa lumière (voir le côté droit de la fig. 114, B); ces tubes (tubes du corps de Wolff) disposés en série, d'avant en arrière, s'implantent sur le canal de Wolff comme les dents d'un peigne sur le dos du peigne (fig. 115, B) : par une extrémité ouverte (*néphrostome*), ils communiquent avec la cavité pleuro-péritonéale ; par l'autre ils s'ouvrent dans le canal de Wolff; le corps de Wolff fonctionne donc, à ce premier moment (fig. 115, B), comme le rein précurseur ou pronéphros, c'est-à-dire forme un ensemble de voies d'excrétion de la sérosité répandue dans la cavité pleuro-péritonéale. Mais bientôt les néphrostomes (N, fig. 114, C) s'oblitèrent (chez les oiseaux et les mammifères; il en reste d'ouverts chez les batraciens) et le corps de Wolff n'a plus de communication avec la cavité pleuro-péritonéale.

Néphrostomes.

Or, en même temps que s'oblitérait le néphrostome de chaque tube du corps de Wolff, ce tube a émis un diverticule creux, qui se dirige vers le plan médian du corps à la rencontre d'une artériole émanée de l'aorte (fig. 114, C) : artériole et extrémité du diverticule en voie de croissance arrivent au contact; la croissance du diverticule s'arrête, son extrémité reçoit l'artériole, et, s'invaginant sur elle-même, enveloppe les ramifications terminales de celle-ci dans une dilatation sphérique à double paroi épithéliale (côté droit de la fig. 114, C) ; cette formation a reçu le nom de *glomérule* (glomérules du corps de Wolff). Chaque glomérule (GL, fig. 114, D) est formé d'un peloton vasculaire central, sur lequel est appliqué un revêtement épithélial (portion invaginée du diverticule) ; plus en dehors est une autre couche épithéliale, qui se continue d'une part avec l'épithélium précédent, et d'autre part avec l'épithélium du diverticule ; on

Glomérules.

voit donc que la cavité du glomérule se continue avec celle du diverticule en question. Dès ce moment, le corps de Wolff est

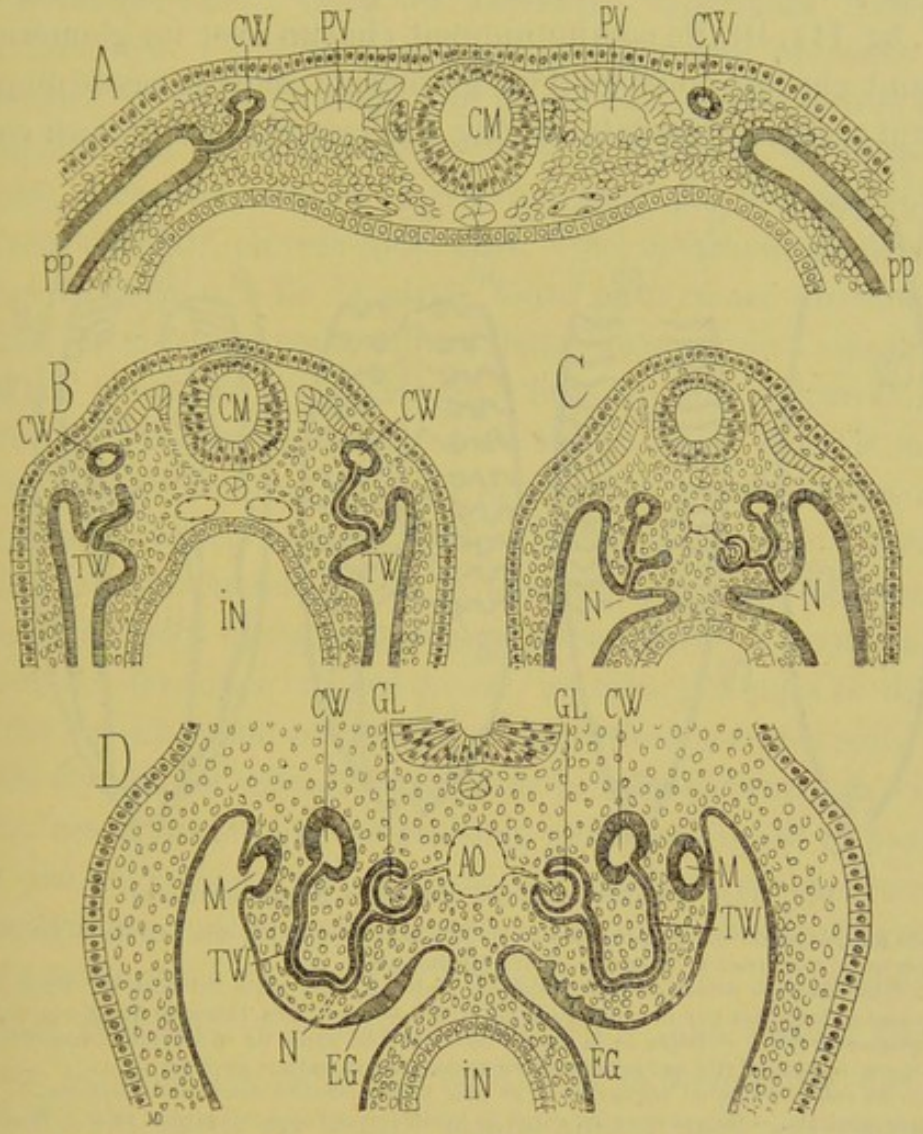


Fig. 114. — Schémas de la formation du corps de Wolff. L'épithélium de la cavité pleuro-péritonéale (pp) est figuré par un large trait noir, ainsi que les formations épithéliales qui en dérivent.

A. Formation du canal de Wolff (CW). — A gauche ce canal dès son origine, à l'état de diverticule de la cavité pleuro-péritonéale; à droite ce canal est coupé sur son trajet. (Voir la fig. 115 en A.)

B. Formation d'un tube (TW) du corps de Wolff, encore par diverticule partant de la cavité péritonéale (côté gauche de la figure) et allant rejoindre le canal de Wolff (côté droit).

C. Production, sur chaque tube du corps de Wolff, du diverticule qui se terminera (côté droit) par un glomérule. — N, N, néphrostomes, destinés à disparaître bientôt (schéma D).

D. Corps de Wolff achevé. — GL. Glomérule. — TW. Tube du corps de Wolff (à gauche, en N, est indiqué la place du néphrostome oblitéré). — CW, canal de Wolff. — M. formation du canal de Muller (son début, à gauche). — EG. Épithélium germinatif. — Voir aussi la fig. 44, p. 115.

complètement constitué (fig. 115, C), et fonctionne comme un véritable rein. En effet, ses tubes ne communiquent plus avec la

cavité pleuro-péritonéale (oblitération sus-indiquée des néphrostomes), mais par leurs diverticules (chaque tube primitif et son diverticule ne forme plus qu'un seul et même tube, TW, fig. 114, D), ils communiquent chacun avec un glomérule, ils sont chacun pourvus d'un glomérule, dans la cavité duquel filtrent certains éléments du sang. Le corps de Wolff, ainsi com-

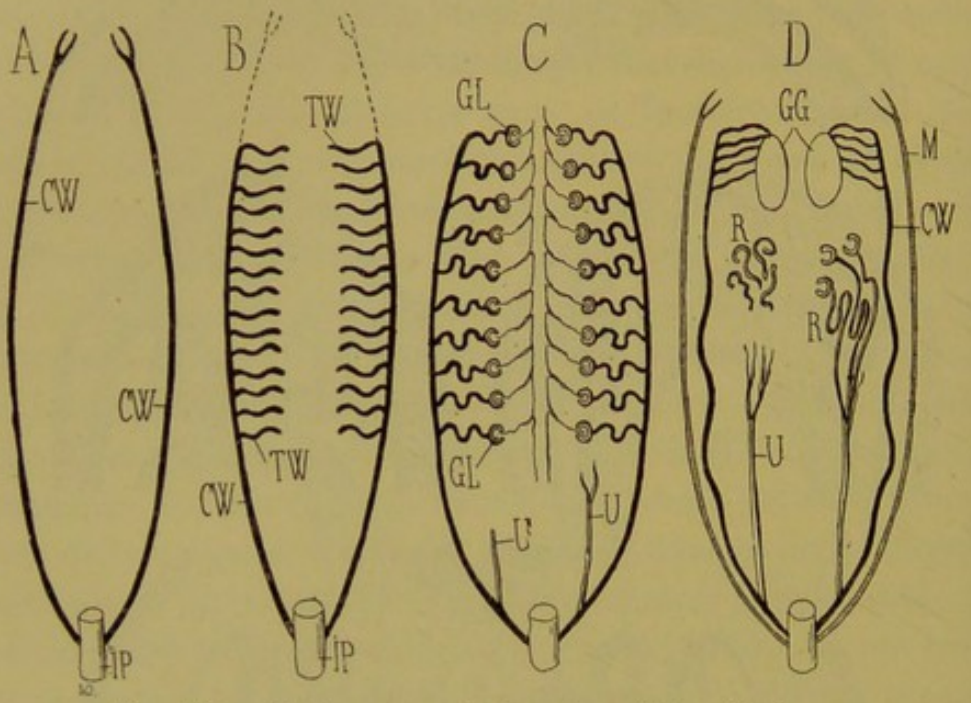


Fig. 115. — Stades successifs des voies génito-urinaires.

A. Stade du *rein précurseur* ou *pronéphros*. — CW. Canal de Wolff; son extrémité antérieure (supérieure) s'ouvre dans la cavité pleuro-péritonéale.

B et C. Stade du *rein primitif* ou *mésonéphros*. — En B. Une série de *tubes de Wolff* (TW) viennent se brancher sur le canal de Wolff (CW). — En C. Ces tubes de Wolff ont chacun un glomérule (GL). — Déjà, de la partie inférieure du canal de Wolff, prend naissance le bourgeon épithélial (U) qui sera l'uretère et donnera naissance au rein.

D. Stade du *rein définitif* ou *métanéphros*, et état hermaphrodite des voies génitales. — GG. Glande génitale. — Ce qui reste du corps de Wolff forme l'appareil génital mâle (CW. Canal de Wolff devenu spermiducte); le canal de Muller (M) ou oviducte s'est formé parallèlement au canal de Wolff. (Voir la fig. 114 en D.) — D'autre part, le rein (R) s'est formé; son développement est moins avancé à gauche (les tubes contournés viennent de se produire dans le mésoderme) qu'à droite (ces tubes s'unissent aux ramifications de l'uretère).

Le corps de Wolff est un *rein primitif*.

posé d'une série de glomérules, dont chacun est le point de départ d'un tube de Wolff, qui va s'ouvrir dans le canal de Wolff (canal collecteur), est un appareil excréteur, un rein provisoire (*rein primitif, mésonéphros*, fig. 115, C), qui recueille les liquides filtrés au niveau des glomérules et les conduit dans la vessie (partie initiale de l'allantoïde qui a pris naissance sur l'extrémité postérieure de l'intestin, p. 254). Chez quelques vertébrés (batraciens) l'évolution de l'appareil urinaire ne va

pas plus loin : le corps de Wolff persiste et accomplit toute la vie ces fonctions du rein, d'organe dépurateur du sang.

Persistance du corps de Wolff.

Métanéphros. — Chez les vertébrés supérieurs (oiseaux, mammifères), l'évolution de l'appareil urinaire présente une troisième et dernière étape : de même que le pronéphros a été remplacé par le mésonéphros ou rein primitif, ou corps de Wolff, de même celui-ci va être remplacé par le métanéphros ou rein définitif, ou *rein* tout court. Voici comment prend naissance ce dernier[1]. De la partie toute postérieure du canal de Wolff, près de son embouchure dans l'origine de l'allantoïde, naît un bourgeon creux (U; fig. 115, C), qui s'accroît sous forme de tube, en marchant d'arrière en avant dans le mésoderme qui est sur les côtés de la colonne vertébrale en voie de formation; ce tube, qui n'est autre chose que l'*uretère*, s'allonge donc en remontant le long de la colonne vertébrale, jusqu'à ce qu'il atteigne la région où sera situé le rein; là son extrémité, terminée en cul-de-sac, se bifurque puis se dichotomise en un grand nombre de ramifications à trajet rectiligne (*tubes droits*); en même temps, dans le mésenchyme où s'irradient ces bifurcations, les cellules mésodermiques se tassent par places, formant des cordons cellulaires qui se creusent bientôt d'une cavité : il en résulte la production de tubes flexueux, tubes contournés (R, fig. 115, D), sur l'une des extrémités de chacun desquels se forme un glomérule, exactement par le même procédé que celui qui préside à la production des glomérules du corps de Wolff, tandis que l'autre extrémité se soude et se met en communication avec la lumière d'un tube droit (bifurcations rectilignes de l'uretère, U). Ainsi se trouve constituée la substance propre du rein, c'est-à-dire les glomérules, les tubes contournés, les tubes droits et l'uretère, ce dernier représentant le canal collecteur de l'ensemble de l'appareil.

Métanéphros ou *Rein*, succédant au corps de Wolff.

Cet exposé, aussi abrégé et schématisé que possible, était nécessaire pour démontrer ce fait, si important en histogenèse, que l'épithélium des voies urinaires provient du mésoderme. Il en provient directement pour les tubes contournés du rein,

1. Mathias Duval, *Note sur l'embryologie de l'appareil rénal* (Bullet. Soc. de Biologie, 19 février 1881).

lesquels se forment directement par condensation d'éléments mésodermiques en cordons cellulaires qui se creusent d'une lumière axiale; il en provient indirectement pour les tubes droits et pour l'uretère, puisque celui-ci dérive du canal de Wolff, lequel, canal collecteur du corps de Wolff (mésonéphros), et antérieurement canal du rein précurseur (pronéphros), s'est, à ce titre, formé à l'état de diverticule tubulaire de la cavité pleuro-péritonéale. Comme le rein est souvent assimilé à une glande, on pourrait s'étonner que nous ayons exposé ici l'origine de ses éléments épithéliaux, au lieu de faire cette étude à propos de la formation des glandes en général (ci-après : chap. XIV); mais, comme on le verra par comparaison avec ce que nous dirons du mode de développement des glandes, le rein diffère considérablement des glandes proprement dites; et on sait du reste que son mode de fonctionnement n'est pas non plus identique à celui des glandes en général. (Voir les traités de physiologie.)

L'épithélium rénal est d'origine mésodermique.

Origine mésodermique des épithéliums des voies génitales internes. — Nous avons déjà vu (p. 139), en exposant l'origine des ovules et des spermatozoïdes, que les éléments génitaux sont d'*origine mésodermique* et que la glande génitale est primitivement *hermaphrodite*. Or les voies génitales internes (spermiducte et oviducte) sont aussi d'*origine mésodermique* et sont également *hermaphrodites* au début, c'est-à-dire que l'embryon possède primitivement, de chaque côté du plan médian, et un spermiducte et un oviducte (fig. 115, D).

Spermiducte. — Le spermiducte (épididyme, canal déférent) est représenté purement et simplement par le canal de Wolff; lorsque le rein définitif (métanéphros) s'est formé et fonctionne, le corps de Wolff cesse de remplir les fonctions urinaires; tous ses glomérules s'atrophient et disparaissent; il en est de même du plus grand nombre de ses tubes; tous ceux de sa partie postérieure disparaissent; ceux de sa partie antérieure persistent (portion génitale des corps de Wolff) et se mettent en rapport avec la glande génitale (GG; fig. 15, D); ils formeront l'épididyme, et le canal de Wolff qui leur fait suite sera le canal déférent.

Le canal de Wolff devient spermiducte.

Oviducte. — L'oviducte (trompe de Fallope, utérus, vagin) ne dérive d'aucune partie du corps de Wolff; c'est une formation nouvelle, adjacente au conduit de Wolff (M, fig. 115, D). En effet il se produit, tout le long de la face externe du corps de Wolff, aux dépens de l'épithélium péritonéal, une longue gouttière, qui bientôt, par rapprochement de ses bords (M, fig. 114, D), se ferme en canal, demeurant ouverte seulement à son extrémité antérieure; c'est le *canal de Muller* (M, fig. 115, D). Son extrémité antérieure, demeurée ouverte dans la cavité péritonéale, au niveau et dans le voisinage de la glande génitale, représente le pavillon de la trompe de Fallope; son extrémité postérieure va s'ouvrir dans le cloaque; c'est-à-dire dans l'extrémité postérieure du tube digestif, au niveau de l'origine de l'allantoïde (vessie); chez les mammifères ce cloaque se cloisonne et se divise en une partie dorsale au conduit ano-rectal, et une partie ventrale ou sinus uro-génital, qui reçoit les embouchures des canaux de Wolff (spermiductes) et des canaux de Muller (oviductes).

Canal de Muller et oviducte.

Ces voies génitales internes sont donc primitivement *hermaphrodites* (fig. 115, D); puis, si la glande génitale évolue selon le type mâle (p. 140) le canal de Muller s'atrophie, et le canal de Wolff subsiste seul donnant naissance à l'épididyme, au canal déférent et aux vésicules séminales (diverticule du canal déférent); si la glande évolue selon le type femelle (p. 116), c'est le canal de Wolff qui s'atrophie, tandis que les deux canaux de Muller persistent, se soudent à leur partie inférieure, pour former le vagin et l'utérus, et demeurent indépendants sur le reste de leur trajet pour former les trompes ou oviductes proprement dits, s'ouvrant par un large pavillon dans la cavité péritonéale. Au niveau des bords de ce pavillon, *la muqueuse de l'oviducte se continue avec la séreuse péritonéale.*

Hermaphrodisme primitif et différenciations sexuelles.

Cette dernière disposition avait frappé les anatomistes et notamment Bichat, qui considérait les cavités séreuses comme toujours closes, sans communication ni avec l'extérieur ni avec aucune autre cavité interne. Une seule disposition faisait exception à cette loi. « Il n'est, dit Bichat[1], qu'un exemple de con-

1. Bichat, *Traité des membranes en général et des diverses membranes en particulier* (édit. de 1802, page 79).

tinuité entre les séreuses et les muqueuses, celle qui, au niveau de la trompe de Fallope, existe entre le péritoine et la surface utérine. Comment la nature respective des deux membranes change-t-elle ici? » Or, cette disposition en apparence exceptionnelle, cette continuité que Bichat renonçait à expliquer, se présente aujourd'hui comme la loi générale de l'appareil génito-urinaire; primitivement ces voies uro-génitales présentent des communications multiples avec la séreuse abdominale (origine du canal de Wolff et néphrostomes des tubes du corps de Wolff); chez la femelle de mammifère adulte une seule espèce de ces communications persiste, c'est l'ouverture du pavillon tubaire dans le péritoine; cette ouverture doit nous rappeler la loi générale qui préside au développement des voies uro-génitales, et cette loi générale, qui est la réponse à la question posée par Bichat, doit être formulée ainsi : les muqueuses génitales et urinaires sont des diverticules de la cavité péritonéale; les épithéliums de ces muqueuses sont d'origine mésodermique, comme les épithéliums de toutes les séreuses. Cette notion nouvelle est certainement une des plus importantes au point de vue de l'anatomie générale, et elle montre bien la haute signification des données fournies par l'histogénèse en général et par l'histoire des dérivations blastodermiques en particulier.

Continuité entre une séreuse et une muqueuse.

CHAPITRE XIII

DÉRIVÉS DES ÉPITHÉLIUMS

Les épithéliums, déjà si importants par eux-mêmes, le sont peut-être plus encore par les dérivés auxquels ils donnent naissance, c'est-à-dire par les tissus et organes qui apparaissent sous la forme de bourgeons épithéliaux, puis se développent en conservant plus ou moins la disposition épithéliale. Parmi ces dérivés, il faut citer tout d'abord les *glandes*, dont, vu leur importance, nous ferons l'étude générale dans un chapitre à part.

Importance de ces dérivés.

Les autres dérivés sont les uns des bourgeons qui végètent à la surface de l'épithélium (poils et ongles, bourgeonnements épidermiques), les autres des végétations épithéliales qui ont lieu à la partie profonde des épithéliums et s'enfoncent plus ou moins dans les tissus sous-jacents : tels sont le système nerveux et les organes des sens. Nous commencerons par ces derniers, vu leur haute importance, et nous finirons par les poils et les ongles qui représentent des évolutions spéciales de l'*épiderme*.

Système nerveux. — Nous avons déjà vu (p. 195) comment le système nerveux central se forme aux dépens de l'épithélium externe, de l'épiderme de la gastrula, c'est-à-dire du feuillet blastodermique externe ou ectoderme. Nous avons décrit la production des lames médullaires, leur disposition en gouttière, l'occlusion de cette gouttière en un canal qui se sépare de l'ectoderme, et constitue le tube encéphalo-médullaire ou axe cérébro-spinal (fig. 85 et 90). Ce tube, premier rudiment de la moelle et de l'encéphale, a primitivement une constitution épithéliale typique ; il est formé uniquement de cellules juxtaposées sur plusieurs couches, concentriquement à la lumière du canal central, sans vaisseaux. Plus tard les vaisseaux le pénètrent, en même temps que ses cellules se transforment : celles qui forment la limite du canal central demeurent à l'état épithélial et deviennent l'*épithélium épendymaire* ou des cavités médullaires et cérébrales (ventricules cérébraux) ; le reste, la plus grande masse, se transforme en cellules étoilées, munies de prolongements et deviennent les unes *cellules nerveuses*, les autres *cellules de névroglie* ou cellules de soutien du tissu nerveux. Comme les nerfs et les ganglions périphériques proviennent de ces cellules nerveuses du tube médullaire primitif, on voit que tout le système nerveux est un dérivé épithélial, ectodermique (p. 17 ; fig. 90, p. 212).

Le système nerveux est primitivement à l'état épithélial.

Organes des sens. — Il en est de même des organes des sens[1]. Les parties essentielles de ces organes, les membranes dans lesquelles viennent se terminer les nerfs spéciaux des sens, sont des dépendances de l'épiderme embryonnaire (ecto-

1. Mathias Duval, *Atlas d'embryologie*. Paris, 1889.

derme). Il peut y avoir, à cet effet, simple modification locale de l'épiderme; tels sont l'*épithélium olfactif* et les formations épithéliales des organes de la gustation (*bourgeons du goût*). Il peut y avoir dérivation directe ou indirecte de l'ectoderme; tel est le cas de l'oreille interne et de la rétine, à propos de laquelle nous devrons parler du *cristallin*.

Oreille interne. — L'oreille interne est une *dérivation directe* de l'ectoderme. Dans la région qui sera plus tard la base

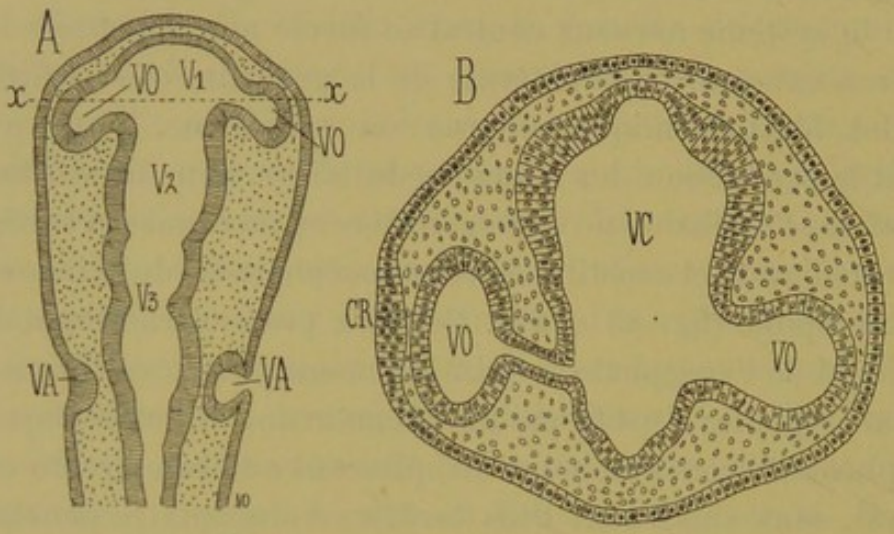


Fig. 116. — Développement (dérivation ectodermique) de l'épithélium de l'oreille interne et de la rétine.

A. Tête d'embryon de poulet au second jour de l'incubation. — VO. Vésicule oculaire. — VA. Fossette auditive, plus avancée à droite qu'à gauche.

B. Coupe de la tête selon la ligne $x\,x$. — VC. Vésicule cérébrale antérieure. — VO. Vésicule oculaire primitive; à droite elle est à son début; à gauche elle a déjà un pédicule. — CR, première indication du cristallin.

Fossette, puis vésicule auditive.

de la tête, il se forme une dépression de l'ectoderme, dite *fossette auditive* (VA, fig. 116, A; côté gauche); les bords de cette dépression se rapprochent, arrivent au contact (VA, fig. 116, A; côté droit), se soudent, et la fossette se ferme en une vésicule épithéliale dite *vésicule auditive* (fig. 117, A), qui perd bientôt toute connexion avec l'épiderme dont elle dérive, et qui, plongeant dans la profondeur des formations mésodermiques de la base du crâne, sera l'origine des membranes sensibles de toute l'oreille interne (limaçon, vestibule, canaux semi-circulaires).

Rétine. — La rétine est une *dérivation indirecte* de l'ecto-

derme ; elle se forme comme la vésicule auditive, mais elle ne prend pas naissance sur l'ectoderme même, elle naît des parois du tube nerveux encéphalo-médullaire, lequel, nous venons de le voir, est d'origine ectodermique.

En effet, lorsque ce tube s'est dilaté, à sa partie antérieure, en trois vésicules cérébrales primitives, qui sont les premières ébauches de l'encéphale, on voit se former, sur chaque face latérale de la vésicule cérébrale antérieure, un diverticule creux,

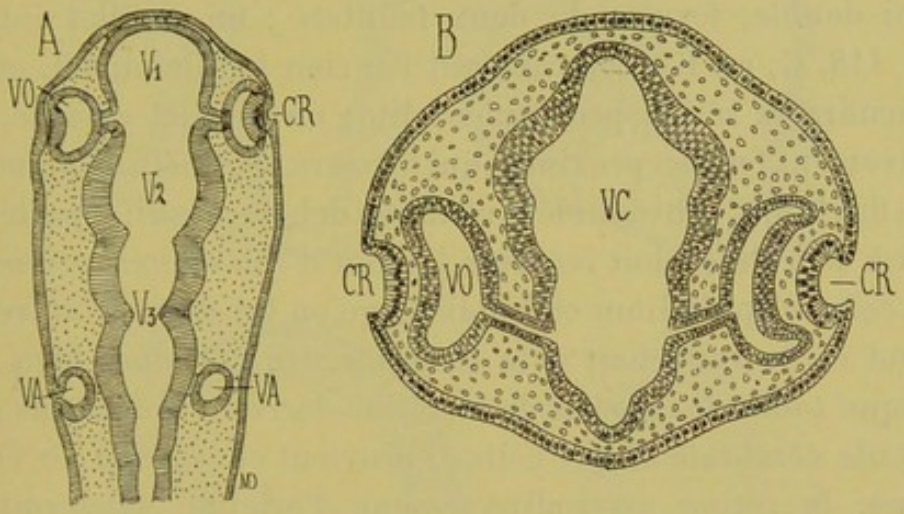


Fig. 117. — Suite du développement de l'oreille interne et de la rétine.

A. Tête d'embryon de poulet vers le début du troisième jour de l'incubation. — VO, VO. Vésicules oculaires. — VA, VA. Vésicules auditives, provenant de la transformation des fossettes auditives de la fig. 117 A.

B. Coupe transversale de la tête dans la région des vésicules oculaires. — VC. Vésicule cérébrale (vésicule des couches optiques de l'encéphale). — VO. Vésicule occulaire primitive en voie d'invagination (transformation en *vésicule oculaire secondaire*). — CR, CR. Premier rudiment du cristallin (*fossette cristallinienne*).

qui s'allonge (VO, fig. 116). La base se rétrécit en un pédicule (nerf optique embryonnaire) et son extrémité libre se dilate en une cavité sphérique, dite *vésicule oculaire primitive* (VO, fig. 116, B; côté gauche) ; cette vésicule se compose d'un hémisphère interne qui regarde vers l'encéphale (hémisphère ou feuillet *proximal*, c'est-à-dire le plus voisin de l'encéphale), et d'un hémisphère qui regarde vers le tégument externe (hémisphère ou feuillet *distal*). Or ces deux parties se comportent l'une vis-à-vis de l'autre comme les deux hémisphères de la blastula de l'amphioxus (p. 184) ; il y a invagination de l'un dans l'autre. L'hémisphère distal s'aplatit (fig. 117), puis devient

Vésicule oculaire primitive.

concave en sens inverse de sa première courbure, entre dans la concavité de l'hémisphère proximal qui a conservé sa forme primitive, et bientôt, l'invagination s'achevant, les deux hémisphères ou feuillets sont appliqués l'un sur l'autre, se doublent, formant par leur ensemble une sorte de coupe ou calice (fig. 117, B, côté droit), qui, par rétrécissement de son orifice, prend de nouveau la forme d'une sphère, mais d'une sphère incomplète qu'on appelle *vésicule oculaire secondaire*. Cette vésicule optique secondaire (fig. 118) diffère de la primitive en ce qu'elle a une paroi double, formée de deux feuillets : un feuillet interne (fig. 118, C; en R), représentant l'ancien feuillet distal, et qui deviendra la rétine proprement dite; un feuillet externe, primitivement feuillet proximal, qui formera l'épithélium pigmenté (CH, fig. 118, C), qui double la rétine en dehors, et qui, appartenant bien à la rétine, doit recevoir le nom d'*épithélium rétinien*, et non celui d'épithélium choroïdien, qu'on lui donnait autrefois, quand on le rattachait à la choroïde. On voit donc bien que, puisque toutes les parties de la rétine dérivent des parois de la vésicule cérébrale et que celle-ci provient elle-même de l'ectoderme, la rétine est indirectement d'origine ectodermique, c'est-à-dire épithéliale.

Vésicule oculaire secondaire.

Épithélium pigmenté rétinien.

Cristallin. — Dans le globe oculaire, ce n'est pas seulement la rétine qui nous offre un exemple précieux de dérivation épithéliale. Le *cristallin* est dans le même cas, mais cette fois c'est une dérivation directe. Pendant que s'accomplit l'invagination qui transforme la vésicule oculaire primitive simple en une vésicule secondaire à double paroi, l'épiderme de la surface de la tête, au niveau de la région à laquelle la vésicule oculaire est sous-jacente, présente un léger épaississement; cet épaississement se déprime vers la profondeur (CR, fig. 117), se creuse en fossette (*fossette cristallinienne*), dont les bords se rapprochent puis se soudent, d'où formation d'une vésicule épithéliale creuse (*vésicule cristallinienne*, CR, fig. 118, A), par le procédé déjà si souvent décrit, notamment pour la vésicule oculaire. Toujours par ce même processus, la vésicule cristallinienne se sépare de l'épiderme qui lui a donné naissance, devient indépendante, et se trouve placée à l'entrée de la vésicule oculaire

Fossette puis vésicule cristallinienne.

secondaire (fig. 118, B). Jusque-là le cristallin est creux, formé d'une mince et simple paroi épithéliale, dont une moitié (un hémisphère) est du côté de la vésicule oculaire, l'autre du côté de l'épiderme. Or tandis que cette dernière paroi (paroi externe

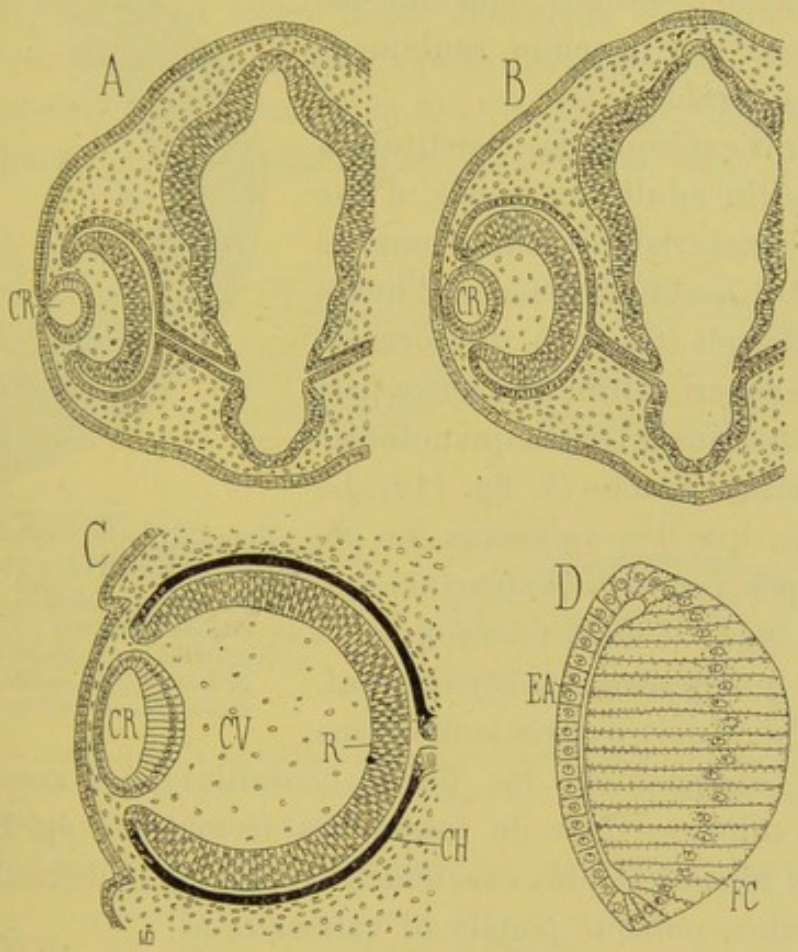


FIG. 118. — Suite et fin du développement de la rétine et du cristallin.

A et B. Stades de la vésicule oculaire secondaire. En A la vésicule cristallinienne adhère encore à l'ectoderme ; en B elle s'en sépare et se trouve placée à l'entrée de la vésicule oculaire secondaire ; le feuillet interne de celle-ci commence s'épaissir (rétine) ; le feuillet externe demeure formé d'une seule couche de cellules.

C. Épaississement de la paroi postérieure du cristallin ; le feuillet externe de la vésicule oculaire-secondaire se charge de pigment (couche épithéliale dite du pigment choroïdien).

D. La vésicule cristallinienne cesse d'être creuse ; sa cavité est remplie par les longues cellules (fibres du cristallin) de sa paroi postérieure (FC) ; les éléments de la paroi antérieure (EA) restent à l'état de simple couche épithéliale. On voit, de la figure 116, aux divers schémas de la fig. 118, que dans la cavité de la vésicule oculaire secondaire ont pénétré des éléments mésodermiques (corps vitré, CV ; schéma C).

ou superficielle, ou antérieure vu la position définitive de l'œil) demeure à l'état primitif, formée d'une simple couche de cellules cubiques (EA, fig. 118, D), la paroi postérieure ou profonde se transforme ; elle s'épaissit par allongement de ses cellules, et son épaisseur devient telle qu'elle remplit et comble la cavité

de la vésicule cristallinienne (fig. 118, C et D); dès lors ces cellules ont pris l'aspect de longues fibres, fibres cristalliniennes, munies chacune d'un noyau (FC, fig. 118, D); mais il n'est pas moins facile de reconnaître que ces fibres sont des cellules, dont une des dimensions est devenue seulement très considérable.

Les fibres du cristallin sont des cellules épithéliales.

Ainsi s'explique la constitution du cristallin adulte, composé, d'une part, de fibres cristalliniennes longues (*c*, fig. 119), à section en forme d'hexagones allongés (fig. 120), qui forment la masse du cristallin, et d'autre part d'un épithélium antérieur qui ne forme qu'une mince couche (*b*, fig. 119). Le cristallin, que les vaisseaux ne pénètrent pas, conserve la structure épithéliale type; il n'est formé que de cellules juxtaposées, en considérant, ainsi qu'on le doit, d'après leur origine et leur composition, les fibres cristalliniennes comme de simples cellules. C'est de toutes les formations épithéliales celle qui répond le plus exactement à l'ancienne définition des épithéliums, puisque jamais ni vaisseaux ni nerfs ne pénètrent en lui. (Nous allons voir que les poils et ongles sont dans le même cas.)

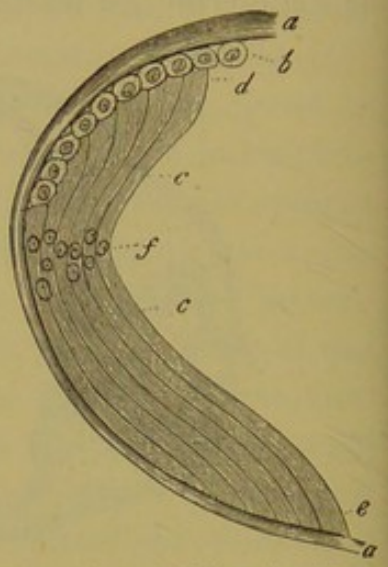


Fig. 119. — Schéma des fibres du cristallin chez l'homme.
a. Capsule du cristallin. — *b*. Épithélium antérieur. — *c*. Fibres du cristallin avec leurs extrémités antérieure (*d*) et postérieure (*e*). — *f*. Zone des noyaux de ces fibres.

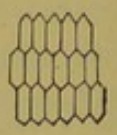


Fig. 120. — Section des fibres du cristallin perpendiculairement à leur axe.

Capsule du cristallin.

Toutes les formations épithéliales sécrètent à leur face profonde une membrane basale ou vitrée; or, de par le mode de dérivation que nous venons de décrire, la face profonde de l'épithélium cristallinien est représentée par la surface même du cristallin; aussi trouve-t-on à cette surface une membrane vitrée, qui est connue sous le nom de *capsule du cristallin*, ou *membrane cristalloïde* (*a*, fig. 119).

Ongles. — Les ongles sont des lames de substance cornée particulière produite par une évolution spéciale de la couche de Malpighi de l'épiderme.

Quand on fait une coupe longitudinale de l'extrémité d'un doigt sur un fœtus humain âgé de moins de 3 mois, l'épiderme de la région dorsale, c'est-à-dire de la région où plus tard sera l'ongle, ne présente encore aucune trace de cette production (fig. 121, A); il est formé d'une couche de Malpighi et d'une couche cornée très mince. Mais, vers le troisième mois, l'ensemble de l'épiderme, au niveau de la base de la troisième phalange, donne naissance à une végétation qui s'enfonce dans la profon-

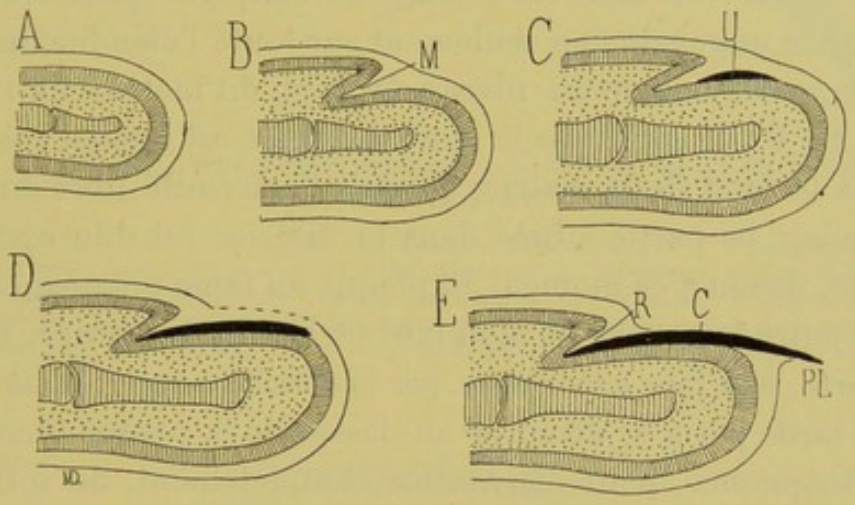


Fig. 121. — Schéma de la formation des ongles : coupe longitudinales de l'extrémité d'un doigt.— La couche cornée est figurée en clair ; la couche de Malpighi est ombrée ; la lame unguéale est en noir.

A. Extrémité d'un doigt d'un fœtus âgé de moins de trois mois ; l'épiderme de la face dorsale est continu, sans inflexions ou plis.
B. Pli épidermique, premier rudiment de la matrice de l'ongle, en M.
C. Apparition de la lame unguéale (U) en avant de la matrice.
D. Extension de la lame unguéale.
E. La plaque unguéale est à nu, par déchirure et disparition de la couche cornée qui la recouvrait ; la formation de l'ongle est achevée. — R. Sa racine ; — PL, partie libre ou extrémité ; — C. corps de l'ongle.

deur, en se dirigeant en arrière; ce pli épidermique (M; fig. 121, B) est le premier rudiment de ce qui sera plus tard la *matrice de l'ongle*, dénomination du reste assez impropre, comme nous le montrerons plus loin. Au quatrième mois, dans la région de l'épiderme qui est entre l'extrémité libre du doigt et le pli susindiqué, on voit apparaître (U, fig. 121, C) une formation spéciale interposée à la couche muqueuse de Malpighi et à la couche cornée; c'est la lame ou *plaque unguéale*, c'est-à-dire une lame formée de cellules semblables ou analogues à celles qui caractérisent l'ongle de l'adulte (ci-après); en d'autres termes, dans

Matrice de l'ongle.

l'étendue de cette lame, les cellules superficielles de la couche de Malpighi cessent de subir l'évolution qui donne naissance à la couche cornée ordinaire, pour présenter l'évolution qui aboutit aux éléments de l'ongle (évolution onychogène). La région où apparaît ce premier rudiment représente ce qu'on nomme le *lit* de l'ongle, et ce premier rudiment lui-même correspond au *corps* de l'ongle.

Évolution onychogène des cellules de Malpighi.

L'évolution onychogène, d'abord très limitée, s'étend en arrière, et on voit alors la couche de Malpighi produire de la substance unguéale non seulement sur toute l'étendue du lit de l'ongle, mais encore au niveau du repli dit matrice de l'ongle (fig. 121, D), de sorte que la lame unguéale est bientôt continue depuis le fond de la matrice jusqu'à l'extrémité libre du doigt (5e mois); la partie située dans la matrice est dite *racine* de l'ongle. Jusqu'à ce moment la plaque ou lame unguéale, interposée entre la couche de Malpighi et la couche cornée, est recouverte, à sa face supérieure, par la couche cornée; mais celle-ci ne tarde pas à se déchirer au-dessus de la plaque unguéale, à se desquamer, pour disparaître complètement, de sorte que la face supérieure de la lame unguéale se trouve à nu (fig. 121, E); en même temps la plaque ou lame unguéale, continuant à croître vers l'extrémité du doigt, dépasse cette extrémité et devient libre. Dès ce moment l'ongle possède toutes les parties qu'il présente chez l'adulte, savoir, en allant d'arrière en avant (fig. 122) : la *racine de l'ongle* (dans la matrice; *d* et *l*), le *corps de l'ongle* (reposant sur le lit de l'ongle, *k* et *c*), et la *partie libre* de l'ongle (*m*). La face dorsale de l'ongle est à nu dans toute son étendue (fig. 122 et 123), excepté au niveau de la matrice, où cette face est recouverte par l'épiderme (couche cornée et couche malpighienne) du *repli sus-unguéal* (moitié supérieure de la matrice de l'ongle); la couche cornée de ce repli sus-unguéal se continue (*i*, fig. 122), par tractus courts et irréguliers, sur une petite étendue de cette face supérieure ou dorsale de l'ongle. La face inférieure de l'ongle est partout superposée à la couche de Malpighi (couche malpighienne du lit de l'ongle *c*, fig. 122), excepté au niveau de son extrémité libre (*m*); là aussi la couche cornée de la rainure

Corps et racine de l'ongle.

sous-unguéale peut se continuer par des tractus courts et irréguliers sur une petite étendue de la face inférieure de l'extrémité libre.

D'après ce qui précède, on voit que l'ongle est une

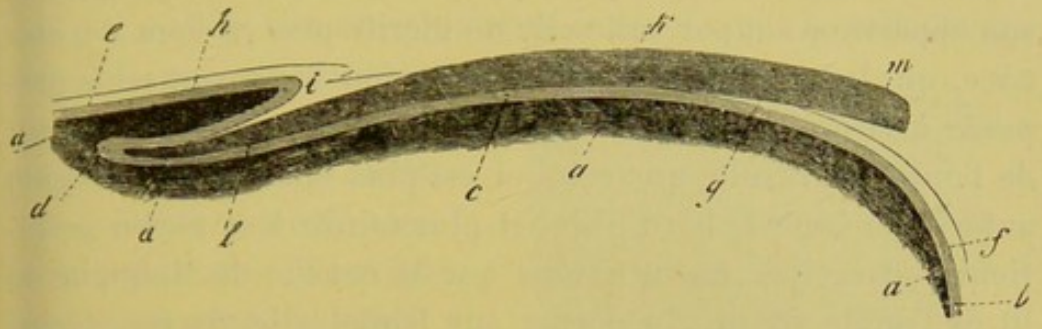


Fig. 122. — Section longitudinale médiane de l'ongle et du lit de l'ongle, à un grossissement de 8 fois.

a. Lit de l'ongle et derme de la face dorsale et de l'extrémité du doigt. — *b*. Couche muqueuse ou malpighienne de cette dernière. — *c*. Couche muqueuse du lit de l'ongle. — *d*. Fond de la matrice unguéale (couche muqueuse). — *e*. Couche muqueuse du dos du doigt. — *f*. Couche cornée de l'extrémité digitale (cette couche commence en *g*). — *h*. Couche cornée de la face dorsale du doigt (en *i*, son extrémité). — *k*. Corps de l'ongle. — *l*. Sa racine. — *m*. Son extrémité.

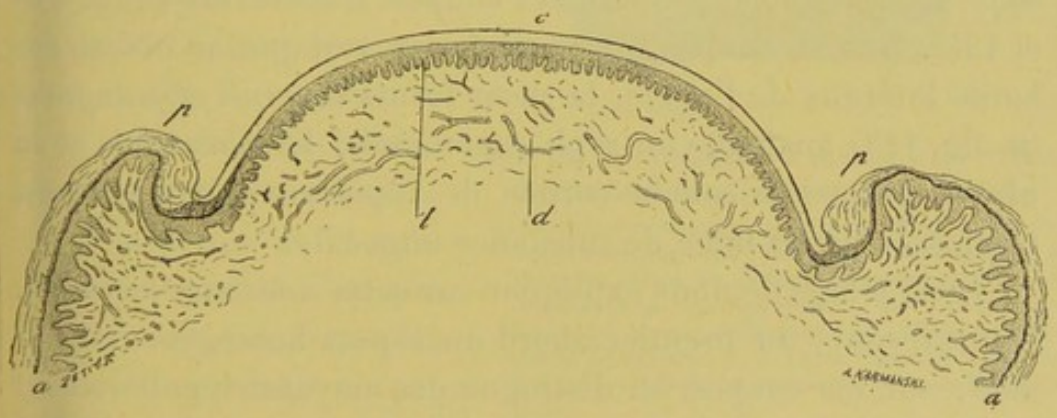


Fig. 123. — Coupe transversale de l'ongle, au niveau de sa partie moyenne, chez un enfant de huit jours.

a. Corps de l'ongle. — *l*. Lit de l'ongle, avec ses crêtes papillaires dermiques et son corps muqueux épidermique. — *d*. Derme sous-unguéal. — *p*. Pli et repli sus-unguéal dans lequel un *stratum granulosum*, chargé d'éléidine, est interposé au corps muqueux et à la couche cornée. — *a*. Commencement de la pulpe du doigt, dans laquelle on distingue le derme, le corps muqueux et la couche cornée, avec interposition de *stratum granulosum* (Ranvier).

production dérivant de la couche de Malpighi et qui s'est substituée à la couche cornée qui, partout ailleurs dans l'épiderme, est superposée au stratum muqueux malpighien. L'accroissement de l'ongle se produit, comme sa formation première, par adjonction, à sa face inférieure, de nouvelles couches de sub-

stance unguéale dérivant du corps de Malpighi sous-jacent, et cela aussi bien dans toute l'étendue du lit de l'ongle qu'au niveau de la matrice. Cette dernière ne saurait donc être considérée comme le lieu spécial, exclusif, de la production de la substance unguéale, pas plus qu'elle n'a été le lieu primitif de son apparition, et par suite elle ne mérite plus ce nom de *matrice*, qui lui avait été donné alors qu'on la croyait seule préposée à la croissance de l'ongle. De ce mode d'accroissement de l'ongle, il résulte que celui-ci est plus épais vers sa région antérieure (vers le bord libre) et plus mince à sa partie postérieure ou racine. Enfin notons que la couche de Malpighi du lit de l'ongle reçoit, du derme sur lequel elle repose (derme sous-unguéal; c'est l'ensemble formé par le derme sous-unguéal et le stratum malpighien correspondant qui est classiquement désigné sous le nom de lit de l'ongle), de nombreuses papilles très riches en vaisseaux, disposées en crêtes longitudinales à direction postéro-antérieure, et qui par suite ne sont bien visibles que sur des coupes transversales (fig. 123 et 124). Sur ces coupes transversales on voit que, au niveau des bords latéraux de l'ongle, la peau forme un *repli péri-unguéal* (*p*, fig. 123) analogue au repli sus-unguéal de la matrice, et au niveau duquel la couche cornée de l'épiderme s'arrête et est remplacée par la lame de substance unguéale.

Le terme *matrice de l'ongle* est impropre.

Il est temps de nous expliquer sur cette *substance unguéale*. Elle présente au premier abord un aspect homogène. Cependant, sur les coupes, on distingue des noyaux régulièrement disposés et des lignes intercellulaires peu nettes (fig. 124). C'est que cette substance est formée de cellules intimement soudées, qu'on parvient à isoler par l'ébullition dans la potasse, la soude ou dans l'acide sulfurique. On est alors (fig. 125) en présence de cellules qui affectent la forme de fines lamelles munies chacune d'un noyau bien visible, plus ou moins aplati, de sorte que, selon qu'il est vu de face ou de profil, il affecte une forme circulaire ou en bâtonnet (comparer A et B, fig. 125). Ces cellules sont complètement transformées en matière cornée, en kératine.

Substance unguéale.

Les *éléments de l'ongle* sont donc des *éléments très analogues*

à ceux de la couche cornée de l'épiderme des autres régions de la peau (p. 226), mais en différant cependant à deux égards ; d'une part, ces cellules unguéales ont chacune *un noyau* très net, facilement visible, relativement bien conservé (fig. 125), ce qui n'est pas le cas des cellules de la couche cornée, dont le noyau est peu visible, très atrophié et ne se révèle qu'à la suite de manipulations particulières (p. 226). D'autre part, les cellules unguéales sont *très solidement accolées* les unes aux autres, formant une masse dure et résistante, tandis que les éléments de la couche cornée sont faiblement unis, avec interposition de fines fentes pleines d'air, et se desquament à la surface, tant est faible l'adhérence entre eux. Enfin il y a encore une autre différence entre la couche cornée ordinaire de l'épiderme et la substance unguéale, c'est que la kératine qui forme les cellules unguéales n'a pas exactement la même composition chimique que la kératine des éléments de la couche cornée. Et ceci se traduit, pour l'histologiste, par un détail important, à savoir que, en examinant les strates cellulaires intermédiaires à la couche de Malpighi de l'ongle et à la lame unguéale proprement dite, c'est-à-dire les cellules malpighiennes qui sont en train de se transformer en cellules unguéales, on ne trouve pas de *stratum granulosum*, pas de granulations ou gouttes d'éléidine comme on en trouve (voir p. 233) partout où les cellules malpighiennes se transforment en cellules de la couche cornée (fig. 123). L'évolution unguéale se fait autrement

Cellules unguéales.

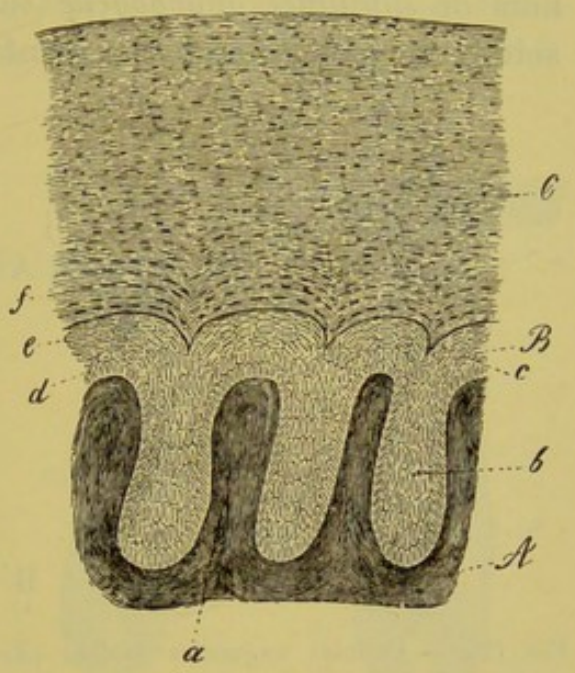


Fig. 124. — Portion d'une section transversale de l'ongle, à un grossissement de 350 fois.

A. Derme sous-unguéal, avec ses crêtes (*a*). — B. Corps muqueux du lit de l'ongle, s'enfonçant en *b* entre les crêtes du derme, et s'engrenant en haut (en *c*) avec la lame unguéale. — Ses cellules profondes (*d*) sont cylindriques, ses cellules superficielles (*e*) aplaties. — C. Lame unguéale (corps de l'ongle). — *f*. Noyaux des cellules unguéales (Köl-liker).

Évolution unguéale ou onychogène.

que l'évolution cornée et ne se traduit pas par la présence de l'éléidine; mais elle se traduit d'une autre manière. Ainsi que l'a montré Ranvier, les cellules superficielles de la couche de Malpighi de l'ongle renferment des granulations, mais qui, au lieu de se colorer en rouge par le picrocarminate, prennent une teinte brunâtre; Ranvier a donné à ces granulations le nom de *substance onychogène* (ονυξ, ongle), et il faut les considérer en effet comme représentant la production de la substance cornée particulière des cellules unguéales : l'évolution cornée, qui se fait pour la couche cornée ordinaire par l'éléidine, ou kératohyaline (p. 233) qu'on pourrait dire aussi *kératogène*, se fait ici par la substance *onychogène*, qui présente, par l'action des matières colorantes, des réactions microchimiques spéciales.

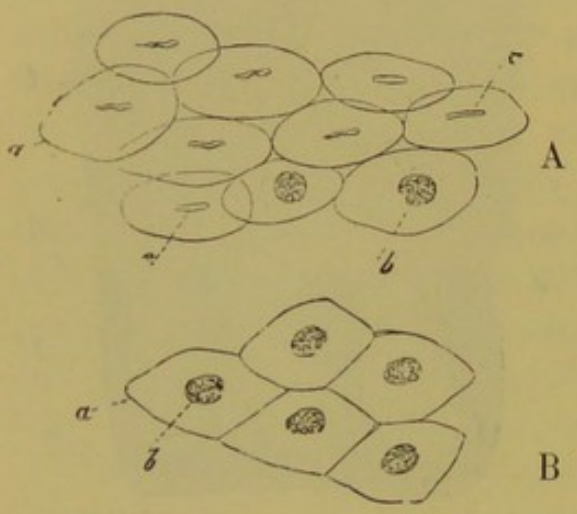


Fig. 125. — Cellules unguéales isolées par l'ébullition dans une solution de soude.
En A. Les cellules sont vues de profil. — En B. Vues de face. — *a*. Membrane de ces éléments. — *b*. Noyaux vus de face. — *c*. Noyaux vus de profil. Grossissement de 350 fois (Kölliker).

Nous devons ajouter que, lors de l'apparition de la première ébauche de la lame unguéale, au quatrième mois chez le fœtus humain (p. 269), l'évolution onychogénique ne se fait pas d'emblée, mais affecte d'abord le type kératogénique, et c'est graduellement que la lame unguéale primitive, d'abord à structure lâche, irrégulière, facile à dissocier, prend le caractère de la lame unguéale définitive, d'origine onychogène, et caractérisée par la dureté et la solide cohésion de ses éléments. Cette sorte d'hésitation dans la production de la substance unguéale au début a été bien étudiée par Curtis[1].

Poils. — Les poils sont des productions épidermiques comparables aux ongles, mais plus compliquées, aussi bien

1. Curtis, *Sur le développement de l'ongle chez le fœtus humain jusqu'à la naissance* (Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 1889).

quant à leur constitution propre que quant à leurs rapports avec l'épiderme; de plus, parmi leurs parties constituantes, toutes de nature cornée, les unes doivent leur substance cornée à de l'éléidine, les autres à de la substance onychogène.

Formation des poils.

Pour préluder à la production d'un poil, l'épiderme émet d'abord un bourgeon plein qui s'enfonce dans le derme sous-jacent en voie de formation (fig. 126); ce bourgeon est formé uniquement par des cellules de la couche de Malpighi (sans partici-

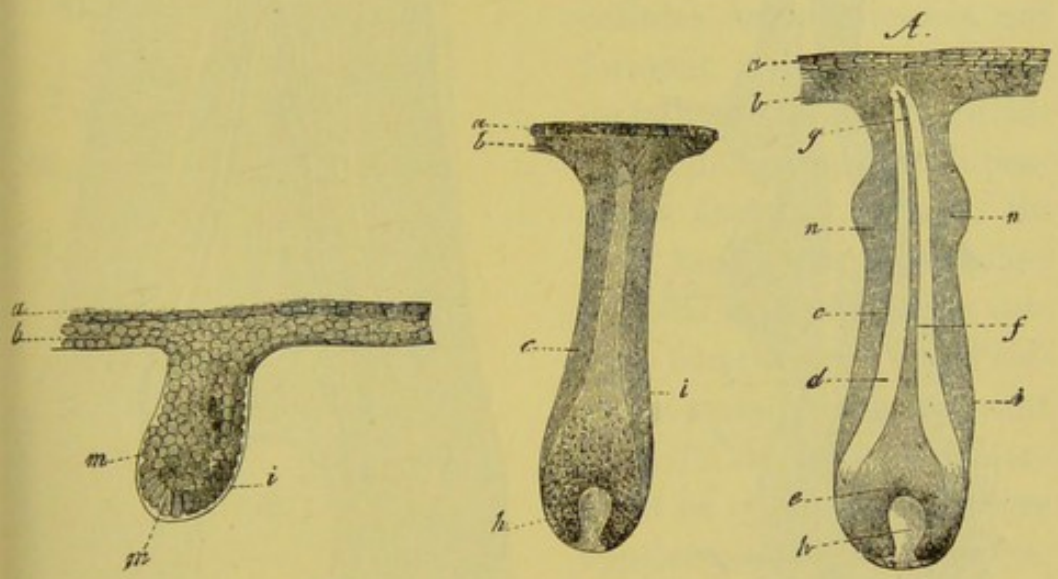


Fig. 126. — Trois stades du développement d'un poil :

Dans le premier stade, figure de gauche : *a*. Couche cornée de l'épiderme. — *b*. Couche muqueuse. — *i*. Membrane basale. — *m*, *m*. Végétation profonde de la couche muqueuse (première indication du follicule pileux).
Dans le second stade, *a* et *b*, comme ci-dessus. — *c*. Gaine épithéliale externe ; elle entoure le poil qui se différencie en clair au centre du follicule. — *h*. Papille du fond du follicule.
Dans le troisième stade. — *a*, *b*, *i*, *c*, *h*, comme ci-dessus. — *d*. Gaine épithéliale interne. — *e*, *f*, *g*, le poil. — *n*. Premiers rudiments des glandes sébacées.

pation de la couche cornée). Il s'enfonce de plus en plus dans la profondeur, et affecte la forme d'une gourde allongée, avec une partie profonde renflée, et une partie supérieure plus étroite; c'est le *follicule du poil*. Au contact de sa partie profonde (fond de la gourde), les éléments mésodermiques sous-jacents se condensent et forment une petite masse qui déprime bientôt le fond du follicule et fait saillie en lui comme le fond d'une bouteille dans la cavité de celle-ci (fig. 126, *h;* fig. 127, *p*); cette saillie est la *papille* du poil qui va prendre naissance dans le

Follicule et papille.

follicule[1]. En même temps, de la partie supérieure rétrécie du follicule, ou col du follicule, naît un bourgeon malpighien plein

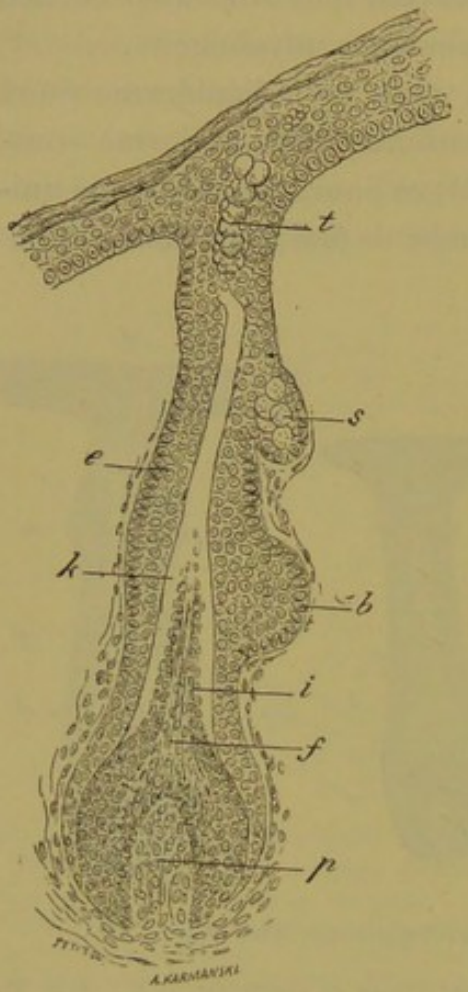


Fig. 127. — Poil en voie de développement chez un embryon humain de quatre mois et demi.

p. Papille du poil. — *f*. Poil. — *i*. La gaine épithéliale interne. — *k*. Portion kératinisée de cette gaine (portion demeurée incolore sur la préparation traitée par le picrocarminate). — *e*. Gaine épithéliale externe. — *b*. Bourgeon de cette gaine destiné à servir d'insertion au muscle redresseur. — *s*. Glande sébacée embryonnaire. — *t*. Sébum formé dans la région de l'épiderme qui deviendra le col du follicule (Ranvier).

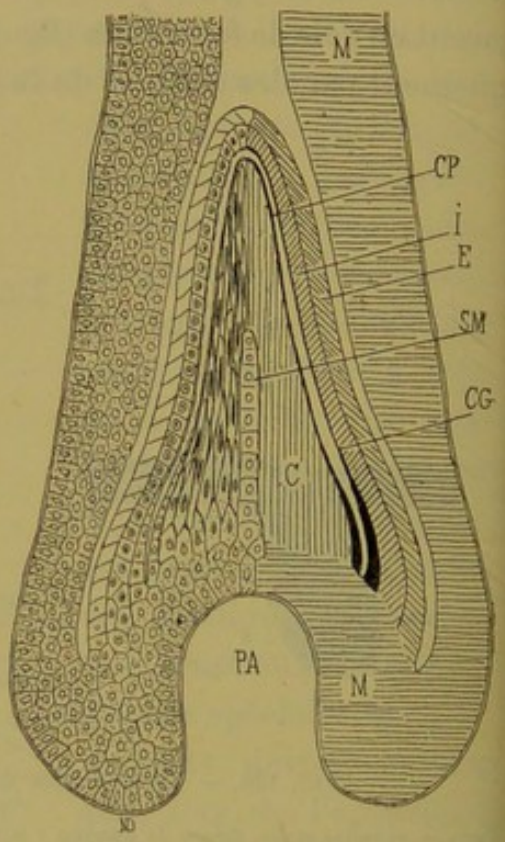


Fig. 128. — Production du poil dans la partie inférieure du follicule. Sur la moitié gauche sont figurés les éléments de chaque couche du follicule et du poil; à droite ces couches sont schématiquement ombrées de hachures.

PA. Papille dermique du poil. — M Gaine épithéliale externe et couche malpighienne du bulbe du poil. — E. Gaine épithéliale interne, formée d'une couche externe ou de Henle (E), et d'une couche interne ou d'Huxley (I). — CG. Cuticule de la gaine épithéliale interne. — CP. Cuticule du poil. — C. Substance corticale du poil. — SM. Substance médullaire.

qui sera l'origine d'une glande sébacée (en *s*, fig. 127). Le follicule se trouve ainsi divisé en deux parties qu'il est bon de

1. Retterer, *Premiers phénomènes du développement des poils du cheval.* (Soc. de Biologie, 13 janvier 1894.)

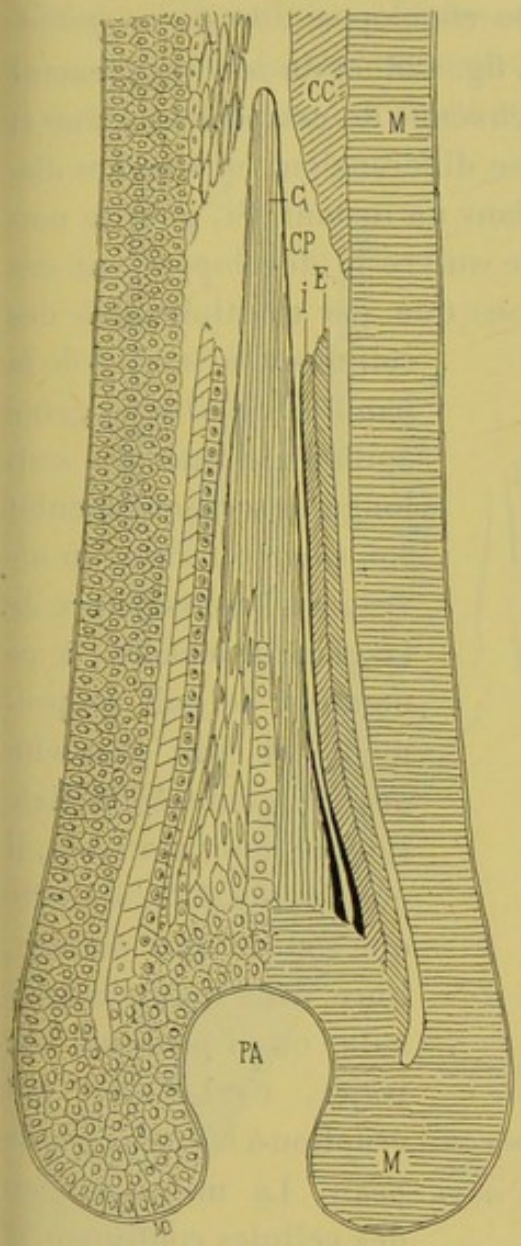


Fig. 129. — Suite du développement du poil ; il a perforé sa gaine épithéliale interne (I, E,), et il en émerge ; mais il n'émerge pas encore du follicule ; il atteint seulement le niveau où celui-ci présente une couche cornée (au niveau de l'embouchure d'une glande sébacée non figurée ici.)

Les deux moitiés de la figure sont disposées comme celles de la figure 128. — Mêmes lettres. — De plus, en CC, la couche cornée de l'épiderme de la paroi du follicule. — L'épidermicule du poil et la cuticule de la gaine épithéliale interne sont figurées chacune par un trait noir, plus épais au niveau du bulbe (Voir la figure 128, en CG et CP).

distinguer dès maintenant, savoir : une partie supérieure, placée au-dessus de l'origine (ou de l'embouchure) de la glande sébacée ; et une partie inférieure située au-dessous de cette embouchure.

C'est dans la partie inférieure que se fait, entre les cellules malpighiennes qui forment la masse du corps du follicule, une différenciation telle qu'apparaît la première ébauche du poil. En effet, tandis que les couches les plus externes de ces cellules demeurent à l'état d'éléments malpighiens, tapissant la cavité du follicule et formant ce qu'on peut dès lors appeler *gaine épithéliale externe* (*e*, fig. 127 ; M, fig. 128), les cellules centrales, à partir de celles qui coiffent la papille, évoluent de manière à produire dans le follicule un corps conique, globuleux à sa base (*i*, *f*, fig. 127 ; — E, I, C, fig. 128), qui est le poil, ou pour mieux dire le *bulbe du poil* (partie inférieure renflée) et le premier rudiment de la *tige du poil* (cône allongé qui surmonte le bulbe). Cette première ébauche du poil a dès le début une constitution assez

Bulbe de poil.

complexe : elle est formée d'une enveloppe, dite *gaine épithéliale interne* (*i*, *k*, fig. 127; E, I, fig. 128) et du *poil* proprement dit (C et SM, fig. 128); et dans chacune de ces parties, gaine et poil, les cellules épidermiques se différencient en couches distinctes que nous énumérerons dans un instant. Si, pour le moment, nous nous contentons de suivre le développement des parties sus-indiquées, nous dirons que, par multiplication des cellules à la surface de la papille, le poil (et sa gaine épithéliale interne) s'allonge, de sorte que bientôt son sommet arrive au niveau de l'embouchure de la glande sébacée; à ce moment, le poil proprement dit croît plus vite que la gaine épithéliale interne, que, par suite, il perfore (fig. 129), de sorte que son sommet émerge, libre, dans le col du follicule, où il poursuit son trajet, c'est-à-dire fait éruption à la surface de la peau. La multiplication des cellules continuant à la surface de la papille, c'est-à-dire à la partie initiale du poil, celui-ci continue à s'allonger au dehors; dès lors il est formé des parties qu'on trouve sur le poil adulte, c'est-à-dire d'une portion libre (*tige* ou *flèche du poil*) et d'une portion comprise dans le follicule (*racine* du poil), terminée à sa base par un renflement (*bulbe* du poil). Il nous reste à étudier les détails de la composition de ces parties; nous les examinerons en allant de la tige à la racine, et avec celle-ci nous étudierons la constitution du follicule.

Évolution du poil.

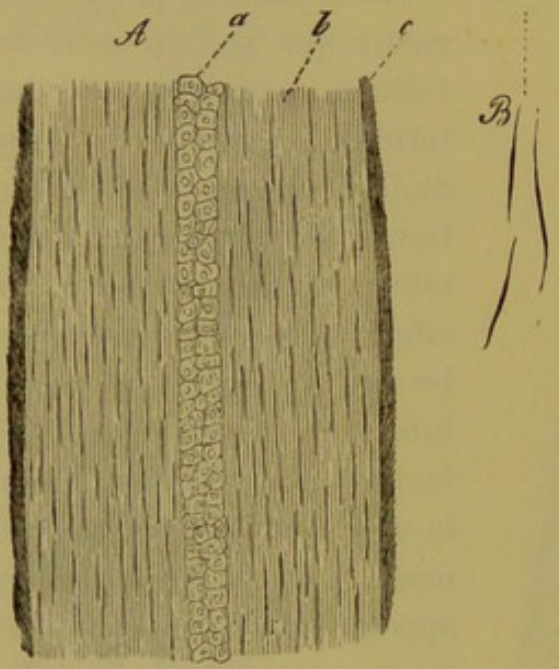


Fig. 130. — En A. Fragment d'un cheveu traité par la soude et grossi 350 fois.

a. Cellules nucléées de la moelle. — *b*. Substance corticale d'aspect strié, avec noyaux linéaires. — *c*. Épidermicule dont les cellules lamelleuses ont été un peu détachées par le réactif.

En B. Trois noyaux linéaires de la substance corticale représentés isolément (Kölliker).

Tige du poil.

La *tige* du poil est, comme l'ongle, formée uniquement de

cellules épidermiques cornées, dures, résistantes; mais ces cellules ont subi des différenciations multiples, de sorte qu'il y a à distinguer plusieurs couches, qui sont, en allant de la surface vers l'axe du poil : l'*épidermicule*, l'*écorce* ou *substance corticale*, et la *moelle* ou *substance médullaire*.—L'*épidermicule* (dit aussi *cuticule*, *épiderme* du poil) (CP, fig. 128 et 129; *c*, fig. 130) est formé d'une seule et mince couche de cellules aplaties qui s'imbriquent les unes sur les autres, comme des tuiles, pour recouvrir le poil. Aussi, sur un poil examiné en surface, voit-on un réseau de lignes qui rappellent assez bien le dessin formé par les écailles d'un poisson. Par la potasse à 40 p. 100, on peut isoler ces éléments de l'épidermicule, qui apparaissent alors comme des lamelles écailleuses minces, sans pigment, et dans lesquelles on arrive parfois, mais rarement, à apercevoir une tache centrale, dernier rudiment d'un noyau atrophié. — L'*écorce* (dite aussi *substance corticale* ou *fondamentale*) (C, fig. 128 et 129) apparaît, sur une coupe longitudinale du poil, sous l'aspect d'une substance finement striée dans le sens de l'axe du poil (*b*, fig. 130, A). Cette substance se laisse assez facilement déchirer dans le sens de sa striation, et paraît alors composée de fibres juxtaposées (B, fig. 131). Mais par l'action de la potasse ou de l'acide sulfurique, on arrive à la

Son épidermicule.

Ses substances corticale et médullaire.

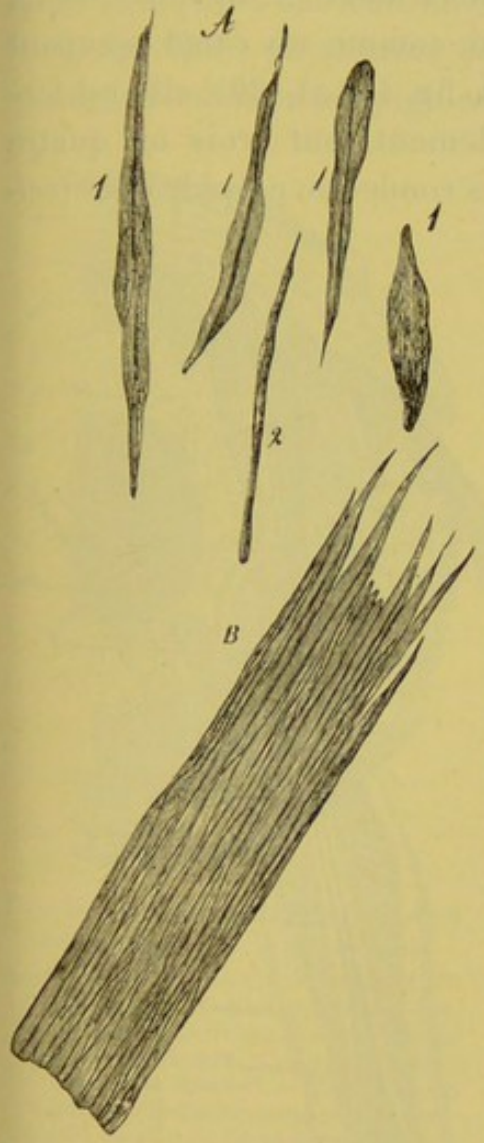


FIG. 131. — Éléments de la substance corticale d'un poil traité par l'acide sulfurique. — Grossissement de 350 diamètres (Kölliker).

A. Lamelles isolées, vues de faces en 1, de profil en 2.

B. Un groupe de ces éléments encore soudés entre eux.

décomposer en cellules longues et aplaties, irrégulièrement fusiformes, très chargées de pigment dans les poils noirs, et laissant reconnaître chacune le vestige d'un noyau allongé (A, fig. 131). — La *moelle* se dessine comme un canal occupant l'axe du poil (SM, fig. 128 et 129); elle est formée par l'empilement, sur trois ou quatre rangs, de cellules rondes ou polyédriques (*cellules médullaires*, *a*, fig. 130), dans lesquelles on distingue de fines bulles d'air, des granulations pigmentaires, et enfin une tache claire qui est un reste de noyau (fig. 132).

Fig. 132. — Cellules médullaires prises sur un cheveu traité par la soude. Grossiss. de 350 diamèt.

Tous les poils n'ont pas de substance médullaire.

Tous les poils ne possèdent pas de substance médullaire; ceux qui en sont privés sont donc constitués simplement par un cylindre plein, homogène, de substance corticale (dite, par suite, fondamentale), recouvert d'un épidermicule (fig. 134).

La *racine* et le *follicule* se présentent avec des dispositions différentes dans la portion qui est au-dessus et dans celle qui est au-dessous de l'embouchure de la glande sébacée (*s*, fig. 133), et doivent être étudiés surtout sur des coupes transversales (perpendiculaires à l'axe du poil).

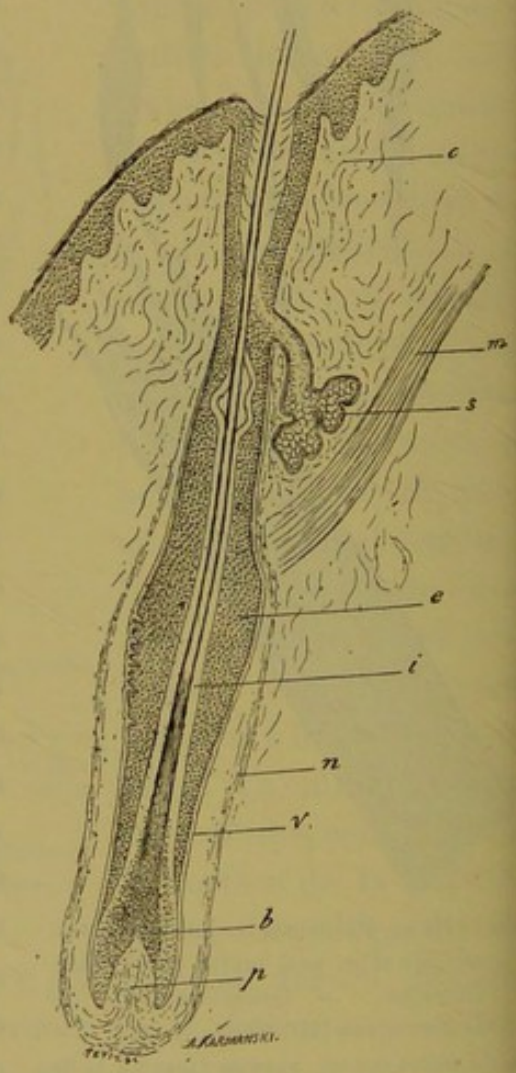


Fig. 133. — Coupe du cuir chevelu passant par l'axe d'un poil.

c. Col du follicule pileux. — *s*. Glande sébacée. — *m*. Muscle redresseur. — *e*. Gaine épithéliale externe. — *i*. Gaine épithéliale interne. — *b*. Bulbe du poil. — *p*. Papille. — *n*. Enveloppe connective du follicule. — *v*. Membrane vitrée (Ranvier).

Dans la partie située au-dessus de l'embouchure de la glande sébacée, la racine du poil a exactement la même constitution que la tige. Quant à la

paroi du follicule, elle a la constitution ordinaire de l'épiderme, c'est-à-dire se compose, en allant de dehors en dedans, d'une membrane basale ou vitrée, sur laquelle repose la couche de Malpighi, à laquelle succède, en dedans, une couche cornée ordinaire (CC, fig. 129); un *stratum granulosum* (éléidine) est interposé entre la formation malpighienne et la couche cornée. Les strates les plus internes de la couche cornée, imbibés de substance grasse fournie par la glande sébacée, confinent immédiatement à la surface du poil (fig. 133).

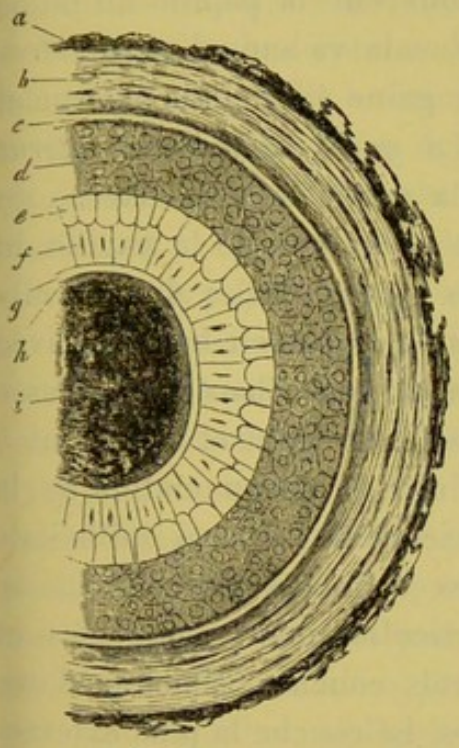


Fig. 134. — Coupe transversale d'un cheveu (racine) et de son follicule.

a et *b*. Tissu conjonctif de la paroi du follicule. — *c*. Membrane vitrée. — *d*. Gaine épithéliale externe. — *e* et *f*. Gaine épithéliale interne (*e*. Couche de Henle ; *f*. Couche de Huxley). — *g*. Cuticule de la gaine épithéliale interne. — *h*. Épidermicule du poil. — *i*. Corps du poil (cheveu, dépourvu de substance médullaire). — Grossissem. de 350 diamètres (Kölliker).

Racine et follicule.

Dans la partie située au-dessous de l'embouchure de la glande sébacée, la racine du poil présente encore la même constitution que la tige (épidermicule, écorce, moelle); mais entre le poil et la paroi du follicule est interposée la *gaine épithéliale interne*, dont nous avons vu ci-dessus la formation p. 278, et, d'autre part, la paroi épithéliale du follicule est réduite à la couche de Malpighi, qui prend ici le nom de *gaine épithéliale externe*. Ces dénominations de *gaine épithéliale interne* et de *gaine épithéliale externe* sont très impropres et remontent à une époque où on pensait que ces gaines appartenaient toutes deux au follicule, tandis que, nous l'avons vu par le développement, la gaine épithéliale externe appartient seule au follicule dont elle forme la seule couche épithéliale, et la gaine épithéliale interne appartient à la portion radiculaire du poil. Ces noms ont été cependant conservés et sont aujourd'hui classiques. — Nous dirons donc que la *gaine épithéliale externe* (M, fig. 128, 129), reposant en dehors sur une membrane vitrée ou basale (*c*, fig. 134),

Gaine épithéliale externe.

est formée de plusieurs assises de cellules polyédriques en tout semblables à celles de la couche de Malpighi de n'importe quelle région de l'épiderme; mais en dedans, cette couche de Malpighi n'est pas suivie d'une couche cornée; elle confine immédiatement à la gaine épithéliale interne; mais elle ne la produit pas, celle-ci prenant naissance, comme les autres parties du poil, par évolution des cellules qui recouvrent la papille du bulbe pileux (fig. 129); il n'y a donc pas, cela va sans dire, de *stratum granulosum* interposé entre la gaine épithéliale externe et la gaine épithéliale interne.

Gaine épithéliale interne.

— La *gaine épithéliale interne* commence en bas au niveau de la partie la plus externe du bulbe pileux (fig. 129), c'est-à-dire au niveau de la papille du follicule; d'abord peu distincte des autres parties du poil, elle se différencie à mesure qu'on la suit de bas en haut; arrivée au niveau de l'embouchure de la glande sébacée, elle cesse d'exister (fig. 129); ses éléments se désagrègent et se mêlent à la substance sébacée et aux produits de desquamation de la couche cornée de la portion supérieure de la paroi épithéliale du follicule. Quels sont donc les éléments de cette gaine épithéliale interne? Ils sont particulièrement complexes et forment, de dehors en dedans, trois couches, chacune d'une seule rangée de cellules kératinisées. La couche la plus externe, dite *couche de Henle*, est formée de cellules claires, transparentes, ne présentant plus aucune trace de noyau (cellules de Henle; E, fig. 129; *e*, fig. 134). La couche moyenne, dite *couche de Huxley*, est formée de cellules épaisses, présentant une disposition radiée, et montrant chacune le vestige encore net d'un noyau (I, fig. 129; *f*, fig. 134). Enfin la couche la plus interne, très mince et difficile à apercevoir, dite *cuticule de la gaine épithéliale interne* (CG, fig. 128; *g*, fig. 134), est formée de cellules lamelliformes, imbriquées comme les tuiles d'un toit, c'est-à-dire reproduisant les dispositions de l'épidermicule du poil, épidermicule auquel elle confine et avec lequel on la confond facilement.

Bulbe du poil.

Le *bulbe de la racine* est une portion renflée (*b*, fig. 133) qui coiffe la papille vasculaire (*p*, fig. 133) : les cellules qui reposent immédiatement à la surface de cette papille, dont elles sont séparées par une membrane basale ou vitrée, ont

les dispositions et la constitution des parties profondes d'une couche de Malpighi (fig. 128 et 129) ; mais à mesure qu'on les suit, de la surface de la papille vers le poil proprement dit, on les voit graduellement se différencier pour acquérir, celles qui répondent au sommet ou centre de la papille les caractères des cellules médullaires, celles qui répondent au reste de la tête de la papille les caractères des éléments de la substance corticale et de l'épidermicule du poil, celles qui répondent au col ou parties latérales de la papille les caractères des cellules de la gaine épithéliale interne (cellules de Henle, cellules de Huxley, cuticule) ; enfin, tout à la base du bulbe, les cellules de cet organe se continuent avec la gaine épithéliale externe, tous ces éléments ayant, sur la papille comme sur la paroi épithéliale du follicule, les caractères d'une formation malpighienne (fig. 129).

Papille du bulbe.

A la surface de la papille, les cellules du bulbe pileux ont, nous le répétons, les caractères des éléments d'une couche de Malpighi ; c'est là qu'a lieu une prolifération active, qui est la source d'accroissement du poil ; ce sont donc les cellules formées à la surface de la papille, par caryocinèse des cellules basales, qui, repoussées peu à peu vers le haut, deviennent les unes cellules médullaires, les autres cellules corticales, ou bien cellules de Huxley, de Henle, etc. En se transformant ainsi, ces cellules se chargent de kératine ; mais le processus de kératinisation n'est pas le même pour toutes : les cellules qui deviennent éléments de la moelle, comme celles qui deviennent cellules de Huxley, cellules de Henle, cuticule de la gaine épithéliale interne, se chargent d'éléidine ; leur kératinisation a donc lieu selon le processus ordinaire de la couche cornée de l'épiderme ; au contraire, les cellules qui donnent naissance à la substance corticale ou fondamentale et celles qui deviennent épidermicule du poil ne se chargent pas d'éléidine, mais de granulations qui se colorent en brun sous l'influence du picro-carminate, c'est-à-dire de granulations de *substance onychogène* (p. 274) ; leur kératinisation se fait donc selon le processus spécial déjà décrit pour la substance de l'ongle[1]. La substance corticale et l'épidermicule

Évolutions épithéliales diverses (*kératogène, onychogène*).

1. L. Ranvier, *De l'éléidine et de la répartition de cette substance dans la peau, la muqueuse buccale des vertébrés* (Arch. de physiol., 1884, n° 2, p. 125).

sont donc analogues à la substance unguéale; par suite, les poils qui n'ont pas de moelle sont en totalité constitués par la même kératine que les ongles.

Dans quelques poils très volumineux, comme ceux de la moustache du chat, la papille est très allongée et se prolonge assez loin dans l'axe de la racine, y formant une sorte de canal central (de nature mésodermique) qui renferme des vaisseaux[1].

DEUXIÈME DIVISION : LES GLANDES

CHAPITRE XIV

HISTOLOGIE DES GLANDES

Définition d'une glande. — Les épithéliums président à des sécrétions; nous l'avons vu en parlant de leurs fonctions générales (p. 240), nous l'avons vu en particulier en étudiant la cellule épithéliale *caliciforme* (p. 248). Or les parties épithéliales qui se spécialisent entièrement dans cette fonction de sécrétion ne restent pas d'ordinaire disposées en simples couches de revêtement à la surface du corps ou des grandes cavités internes; sous forme de végétations partant de la face profonde de l'épithélium, elles pénètrent dans les tissus mésodermiques sous-jacents et s'y développent en organes plus ou moins volumineux, qu'on appelle *glandes*. Nous pouvons donc en donner la définition suivante : « *Les glandes sont des dérivés épithéliaux dont les cellules ont pour fonction d'élaborer des produits spéciaux, produits qu'elles n'utilisent pas pour elles-mêmes, mais qui servent aux autres éléments de l'organisme.* » Cette définition très simple est cependant suffisante et complète. Nous verrons qu'elle comprend réellement toutes les glandes et rien que les glandes, et empêche les confusions qu'on rencontrait autrefois

Définition suffisante et complète.

1. Mathias Duval, *Étude de quelques papilles vasculaires; vaisseaux et substance médullaire des poils* (Journal de l'Anat. et de la Physiol., janvier 1873).

quand on cherchait à définir le système glandulaire, alors qu'on n'avait pas la notion de la dérivation épithéliale des glandes.

En effet, pendant longtemps les anatomistes ont appelé du nom de glandes les formations les plus diverses, qu'ils ne savaient dans quel cadre faire rentrer; il suffisait qu'un organe fût de signification problématique pour qu'on en fît une glande; ainsi les végétations vasculaires des méninges, dites *glandes* de Pacchioni; ainsi le diverticule cérébral dit *glande pinéale;* les prolongements adipeux des synoviales, saillants dans la cavité articulaire, destinés à remplir les vides qui tendent à se produire pendant les mouvements, prolongements qu'on a appelés *glandes de Clopton Havers*, et que Lacauchie appelait *glandes en saillie*. Puis, en raison de l'activité élaboratrice des cellules glandulaires, on a voulu considérer comme glandes toutes les masses de cellules où se font des élaborations, et on a dit que le tissu adipeux est formé de cellules glandulaires, puisque la cellule adipeuse fabrique et accumule en elle de la graisse. « L'élaboration au sein du protoplasma d'une substance définie, a dit tout récemment encore Ranvier, est l'acte sécrétoire par excellence. A ce point de vue, toute cellule vivante est une cellule glandulaire, car toute cellule vivante élabore dans son intérieur un certain produit qu'elle utilise ou rejette. » Sans doute; mais s'il est bon de montrer que les actes qui se passent dans une cellule glandulaire sont semblables à ceux qui se passent dans toute cellule vivante, il est inutile d'étendre ainsi ce terme de glande. De même qu'un grand nombre de cellules sont plus ou moins contractiles, et que cependant nous ne donnons le nom de *cellules musculaires* qu'à certains éléments spécialisés dans la fonction de contraction (p. 214), de même il faut limiter le terme de glande, et le criterium pour établir cette délimitation, c'est que toute vraie glande est d'*origine épithéliale*. On verra en effet, par la classification, que la définition donnée ci-dessus comprend toutes les glandes et rien que les glandes.

L'origine épithéliale est caractéristique de la glande.

Remarquons encore que, en disant que les cellules des glandes élaborent certains produits spéciaux, nous ne préjugeons en rien sur la forme que peuvent affecter ces produits, ils peuvent être des substances chimiques solides ou liquides, mais

ils peuvent être aussi des éléments anatomiques figurés tels que les spermatozoïdes. Il est impossible en effet de ne pas faire rentrer le testicule et l'ovaire dans la classe des glandes : les vésicules de de Graaf, aussi bien que les tubes séminipares, sont des dérivés épithéliaux, dans lesquels se fait une élaboration spéciale ; seulement cette élaboration consiste en une évolution, une transformation des cellules ; c'est une *sécrétion morphologique*.

Glande à sécrétion *morphologique*.

Développement et morphologie générale des glandes. — Les glandes se forment par un bourgeonnement épithélial : dans une région où va se produire une glande, les cellules épithéliales se multiplient activement. Ces cellules nouvellement formées ne trouvent plus une place suffisante, à moins que la surface épithéliale se plisse ; l'épithélium se déprime donc vers la profondeur et le bourgeon qui prend ainsi naissance s'enfonce plus ou moins dans les tissus sous-jacents (fig. 135).

Bourgeons épithéliaux massifs ou creux ;

Ce bourgeon peut être creux ou plein ; s'il est creux on dit qu'il y a une invagination de l'épithélium (fig. 135, A, B, C) ; s'il est plein, on dit qu'il y a formation massive (fig. 135, *a*, *b*, *c*). Mais les deux processus reviennent exactement au même, car le bourgeon plein, la formation massive ne tarde pas à se creuser et sa cavité se met en communication avec l'extérieur, c'est-à-dire avec la surface, tout comme si cette cavité avait été dès le début une simple dépression de cette surface (C et *c* fig. 135). Le diverticule ou bourgeon creux ainsi formé peut rester simple, soit sous la forme d'un tube (glande en tube ; A, C, fig. 136), soit dilaté à sa partie profonde (glande acineuse, en grain ; D, fig. 136) ; mais le plus souvent il est lui-même le point de départ de nouveaux bourgeons, qui naissent successivement les uns sur les autres et la glande simple se complique, se transformant en glande à *tubes ramifiés* (B, fig. 136), ou en glande à *grains multiples* (glande en grappe) (E, F, fig. 136).

Simples ou composés.

Ces végétations se produisent sur les épithéliums ectodermiques, endodermiques et même mésodermiques (endothélium de la cavité pleuro-péritonéale). Les végétations ectodermiques donnent les glandes de la peau (glandes sudoripares et

sébacées, mamelles) et des muqueuses d'origine ectodermique (glandes salivaires, lacrymales, etc.); les végétations endodermiques donnent les innombrables glandes du tube digestif, y compris les grosses masses glandulaires telles que le foie et le pancréas; enfin les végétations de l'épithélium mésodermique donnent les glandes génito-urinaires (les reins, les testicules, les ovaires; p. 115, 139, 255).

Cette notion de l'origine épithéliale nous donne la véritable signification morphologique des glandes, qui ne sont en définitive que des *diverticules plus ou moins compliqués des surfaces épithéliales*. Il a fallu longtemps et bien des efforts pour arriver à comprendre cette morphologie des glandes. Les anciens, qui ne connaissaient que les grosses masses glandulaires, les considéraient comme une *chair* particulière, une pulpe molle produite par du sang épanché, puis organisé, et donnaient à cette pulpe le nom significatif de *parenchyme* (παρεγχυμα; de παρα, auprès, et εγχυμα, effusion), dénomination encore employée parfois dans les sens les plus divers (trame d'un tissu ou d'un organe; Bichat appelait *parenchyme de nutrition* le tissu cellulaire embryonnaire; Robin réservait le nom de parenchyme aux *tissus qui sécrètent*).

Anciennes idées sur la nature des glandes.

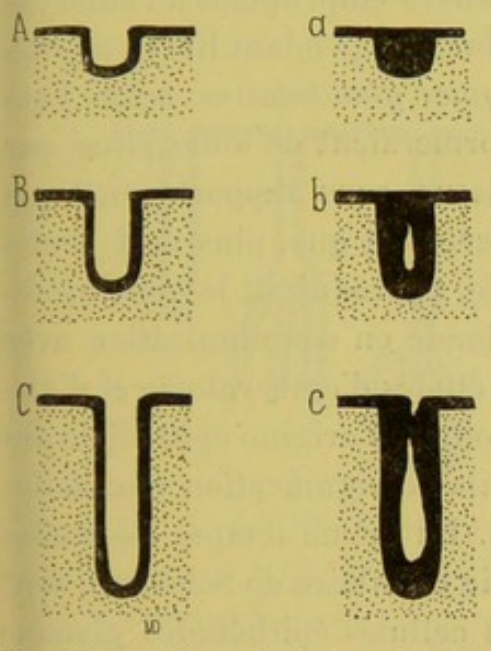


Fig. 135. — Schéma de la formation d'une glande par bourgeon creux (A, B, C) ou par bourgeon plein (*a*, *b*, *c*) d'un épithélium. — La couche épithéliale est représentée en noir.

C'est Malpighi qui le premier, en 1686, reconnut qu'une glande se compose essentiellement de l'agglomération de petites cavités, communiquant avec un canal excréteur, branchées sur lui comme les grains de raisin sur la ramure de la grappe; il donna à chacune de ces cavités le nom de *folliculus*, *utriculus*, *acinus* (ἄκινος, grain de raisin); il est vrai que souvent ce qu'il

Notions dues à Malpighi;

prit pour un acinus ou cavité élémentaire, était en réalité l'agglomération de plusieurs acini en une masse commune sphérique, c'est-à-dire un lobule ou un lobe glandulaire (Voir, par exemple, la fig. 139 en E et F). Mais sa conception de la morphologie des glandes, si conforme à nos idées actuelles, resta lettre morte pour ses contemporains et pour les anatomistes du siècle suivant, et c'est seulement en 1830, grâce aux travaux mémorables de Jean Muller[1], que cette conception fut reprise et bien établie, surtout grâce aux preuves empruntées à l'embryologie des invertébrés et des vertébrés. Cependant Robin a longtemps enseigné que les *parenchymes glandulaires*, selon l'expression qui lui était chère, se formeraient de toute pièce, par genèse, dans la profondeur des tissus, sans rapport génétique primitif avec l'épithélium sus-jacent, et que, plus tard seulement, d'une manière indépendante, se produirait le canal excréteur mettant les cavités de la glande en communication avec la surface épithéliale. Toutes les études d'embryologie et d'histogénèse sont venues depuis démontrer l'origine épithéliale des glandes, et donner ainsi leur véritable signification morphologique de *diverticules épithéliaux*. En même temps, les études d'histologie, guidées par la théorie cellulaire de Schwann, sont venues établir le rôle spécial des cellules épithéliales glandulaires dans l'acte de sécrétion, ce qu'on peut appeler la *théorie cellulaire des sécrétions*[2]. Nous aurons donc à insister sur l'étude des processus histologiques des sécrétions en général.

A J. Muller.

Notions actuelles (par l'embryologie et l'histogénèse).

Classification anatomique (histologique) des glandes. — En faisant abstraction des *glandes unicellulaires* (cellules caliciformes éparses dans un épithélium, p. 251) et des *surfaces sécrétantes diffuses* (cellules caliciformes formant le revêtement continu d'une surface, voir p. 252), toutes dispositions qui ne sont que des formes de transition entre un épithélium proprement dit et une véritable glande, on peut classer anatomiquement les glandes en les considérant à deux points de vue : 1° eu égard à la présence ou à l'absence d'un canal excréteur :

Classification purement *anatomique*.

1. J. Muller, *De glandularum secernentium structura penitiori*, Lipsiæ, 1830.

2. Pour cet historique voir : Mathias Duval, article : *Sécrétion*, du *Nouveau Dictionnaire de médecine et de chirurgie pratiques*, tome XXXIII.

glandes ouvertes et *glandes closes;* 2° eu égard à la manière dont le tissu conjonctif et les vaisseaux se comportent vis-à-vis des éléments épithéliaux de la glande : si la membrane vitrée est présente, délimite bien l'épithélium glandulaire, s'oppose à toute invasion du tissu conjonctif et des vaisseaux, on a les *glandes non remaniées;* si cette membrane vitrée est absente, si le tissu conjonctif et surtout les capillaires sanguins pénètrent dans la glande, en fragmentent l'épithélium de manière à le rendre méconnaissable, on a les *glandes remaniées.*

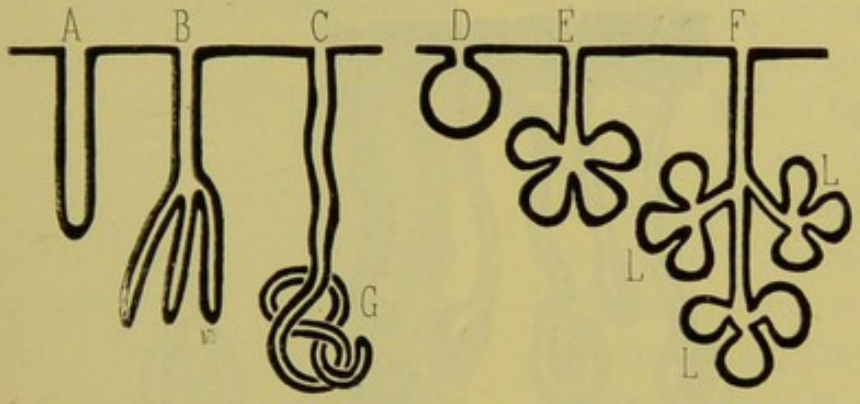


Fig. 136. — Schéma des divers types de glandes.

A. Glande tubuleuse simple (glande de Lieberkühn).
B. Glande tubuleuse composée (glande gastrique).
C. Glande tubuleuse dont l'extrémité profonde est pelotonnée en *glomérule* (G) (glande sudoripare).
D. Glande acineuse simple.
E. Glande acineuse composée; un seul lobule.
F. Glande acineuse composée de plusieurs lobules (L, L, L).

Ce processus de remaniement peut se produire aussi bien sur des glandes ouvertes que sur des glandes closes.

Glandes ouvertes. — Toute glande, étant primitivement un diverticule d'un épithélium (fig. 135), se trouve ainsi rattachée à cet épithélium par un tractus qui, s'il persiste, forme le conduit excréteur; la glande est ouverte (fig. 136). Mais il peut se faire que le tractus épithélial primitif disparaisse, et que cependant la glande soit ouverte, par le fait qu'elle acquiert secondairement de nouvelles connexions épithéliales et par suite des voies d'excrétion. C'est ce qu'on voit se produire dans l'appareil génito-urinaire et spécialement pour le testicule : les tubes séminipares par exemple, provenant des cordons ou tubes de

Glandes ouvertes, c'est-à-dire avec un canal ou orifice excréteur.

Pfluger (p. 139), perdent leurs connexions épithéliales primitives, puis en contractent de nouvelles (avec l'épithélium des tubes du corps de Wolff) qui forment les voies séminales.

Les glandes ouvertes (fig. 136) se classent d'après leur forme (glandes tubuleuses et glandes acineuses ou en grains) et d'après leur complexité plus ou moins grande (glandes tubuleuses simples et glandes tubuleuses ramifiées; glandes acineuses simples et glandes acineuses composées).

Glandes tubuleuses simples.

Le type de la *glande tubuleuse simple* est représenté par les

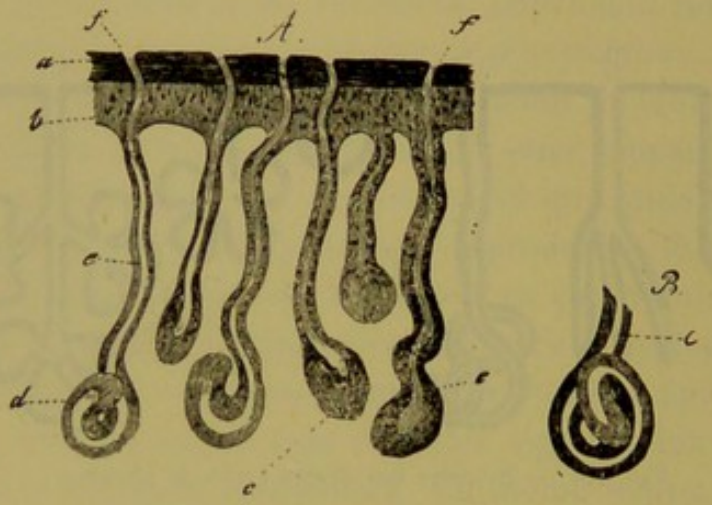


Fig. 137. — Développement des glandes sudoripares.
En A. Glandes sudoripares rudimentaires au septième mois de la vie intra-utérine.
En B. Glomérule d'une glande sudoripare au huitième mois.

a. Couche cornée de l'épiderme. — *b*. Sa couche muqueuse. — *d*. Rudiment de la glande. — *e*. Canal excréteur. — *f*. Orifice externe (orifices sudoraux). — Grossissement de 50 diamètres (Kölliker).

glandes de Lieberkuhn de la muqueuse intestinale (A, fig. 136): ce sont de simples dépressions en doigt de gant, présentant le même calibre sur toute leur étendue; elles sont courtes, leur longueur égalant seulement trois à quatre fois leur largeur (chez l'homme). Mais certaines glandes tubuleuses simples peuvent devenir très longues; telles sont les glandes sudoripares (C, fig. 136), dont l'extrémité profonde s'enroule sur elle-même, constituant un peloton (*glomérule* de la glande sudoripare). Ces glandes sudoripares sont en effet, au début, représentées par une simple végétation tubuliforme de la couche profonde de l'épiderme; ce tube s'allonge, traverse toute l'épaisseur du derme embryonnaire, et, arrivé dans le tissu conjonctif sous-cutané, il

se recourbe par son extrémité (fig. 137) et s'enroule graduellement sur lui-même; le glomérule ainsi formé arrive à figurer une masse sphérique (*g*, fig. 138 ; *d*, fig. 142) de trois dixièmes de millimètre de diamètre (jusqu'à un millimètre pour les glandes sudoripares du creux de l'aisselle). Ce glomérule est la partie sécrétante (nous aurons à donner de nombreux détails sur les éléments du tube qui le constitue, en étudiant ci-après les processus histologiques de la sécrétion et les éléments musculaires épithéliaux des glandes, voir chap. XVI et fig. 150, 151). Le tube qui lui fait suite est le canal excréteur; il traverse le derme, puis l'épiderme, selon un trajet spiroïde (*f*, fig. 138); dans l'épiderme, ce tube n'a pas de paroi propre, mais se trouve simplement creusé entre les cellules malpighiennes et cornées.

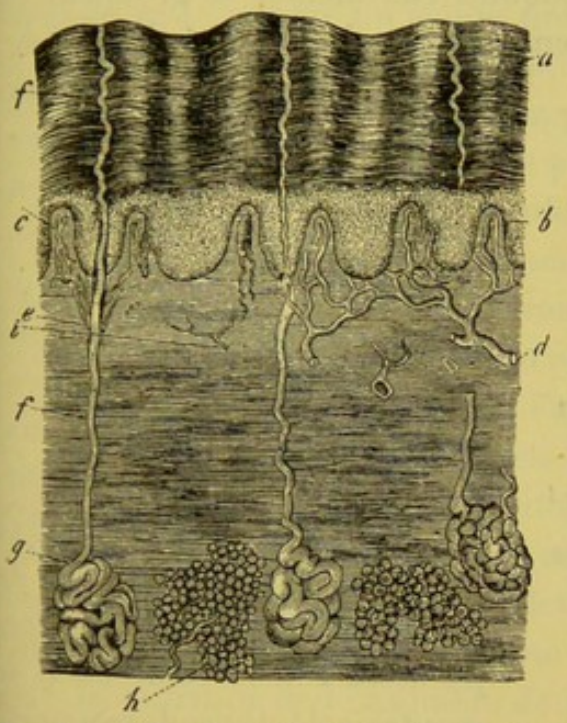


Fig. 138. — Glandes sudoripares (coupe de la peau de l'homme, perpendiculairement à sa surface).

a. Couche cornée de l'épiderme. — *b*. Corps muqueux de Malpighi. — *c*. Papilles du derme. — *h*. Amas de cellules adipeuses, sous le derme, dans le tissu cellulaire sous-cutané. — *g*. Glomérule de glande sudoripare. — *e*, *f*. Canal excréteur de la glande. — *d*. Vaisseaux. — *i*. Nerfs.

Glandes tubuleuses composées.

Les *glandes tubuleuses ramifiées* (ou composées), caractérisées par la subdivision de la partie profonde du tube principal en plusieurs tubes secondaires (B, fig. 136), sont représentées par les glandes de l'estomac, par les glandes de la muqueuse utérine, etc.

Le type parfait de la *glande acineuse simple* (une seule vésicule arrondie en cul-de-sac, s'ouvrant isolément par une portion rétrécie, D, fig. 136) n'est guère représenté chez l'homme, tout au plus par quelques glandes sébacées rudimentaires, réduites à un acinus qui s'ouvre dans un follicule pileux (*s*, fig. 133). Mais ce type est très répandu chez les vertébrés inférieurs, no-

Glandes acineuses simples et composées.

tamment chez les batraciens; telles sont la plupart des glandes cutanées de la grenouille et notamment les glandes à venin du crapaud. La plupart des glandes acineuses de l'homme sont *composées*, c'est-à-dire résultent de l'agglomération de plusieurs acini (*glandes en grappe*). Ces acini ou culs-de-sac glandulaires se groupent en petites masses dites *lobules* (E, fig. 136), et la plupart du temps les lobules eux-mêmes se groupent en *lobes* (F, fig. 136), dont l'ensemble forme la masse de la glande. Chaque lobule a un canal excréteur commun dans lequel s'ouvrent les acini; ces conduits excréteurs lobulaires confluent successivement dans un tronc commun correspondant à chaque lobe, et enfin de la réunion de ceux-ci résulte le canal excréteur définitif, qu'on étudie en anatomie descriptive (fig. 139), parce que, dégagé de la glande, il a souvent un trajet assez considérable où il se montre isolé et avec des rapports importants (canal de Sténon et de Wharton pour les glande salivaires, canaux hépatiques et canal cholédoque pour le foie, conduits galactophores, fig. 139, etc.) Parfois ce canal présente un diverticule qui se dilate en un réservoir dans lequel s'accumule le produit de sécrétion (vésicule biliaire du foie, vésicule séminale annexée au canal déférent du testicule). Comme exemples de glandes acineuses composées, nous citerons, entre autres, car ces glandes sont très nombreuses, les glandes sébacées (*h*, fig. 142), la glande de Bartholin, le pancréas, les glandes salivaires, et les glandes mammaires (fig. 139).

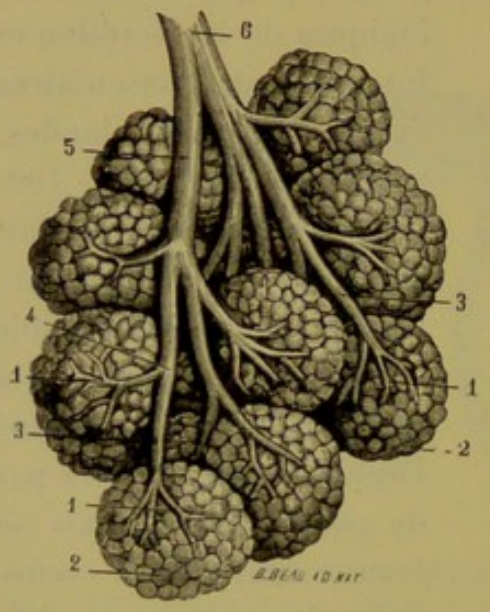


Fig. 139. — Lobes, lobules et acini d'une glande en grappe (mamelle).

1, 3, 4, 5. Conduits excréteurs des lobules. — 6. Conduit d'un lobe (conduit dit galactophore). — 2. Lobules de la glande.

Corps thyroïde.

Glandes closes. — Le type des glandes closes est représenté par la glande thyroïde ou *corps thyroïde*. Cette glande, qui provient d'une végétation épithéliale d'origines multiples (pa-

roi ventrale de l'intestin antérieur d'une part, d'autre part épithélium des fentes branchiales), a d'abord des connexions avec ces surfaces épithéliales, c'est-à-dire des rudiments de canaux excréteurs; mais ceux-ci disparaissent bientôt et la glande est composée d'une série d'acini fermés, c'est-à-dire de *vésicules closes*, à peu près sphériques (diamètre de 50 à 100 μ), constituées du reste comme un acinus ordinaire, puisqu'on y trouve, en allant de dehors en dedans, une membrane basale ou vitrée, sur laquelle repose un épithélium plus ou moins prismatique, circonscrivant une cavité centrale pleine d'un liquide visqueux et transparent secrété par cet épithélium. Ces vésicules closes se groupent en lobules et ceux-ci en lobes. Dans un même lobule on voit même le plus souvent les vésicules closes communiquer entre elles, de façon qu'on croirait être en présence d'une glande ouverte; mais, en l'absence de canal excréteur, les lobules ne communiquent pas entre eux et la glande est bien réellement close. Son produit ne peut donc servir à l'économie qu'en étant repris par le sang (*sécrétion interne;* voir plus loin, p. 296); c'est ce qui a lieu en effet, et on sait aujourd'hui que la fonction thyroïdienne est de grande importance pour la nutrition de l'ensemble de l'organisme, et notamment pour celle du tissu conjonctif, lequel, en l'absence de la fonction thyroïdienne, présente la dégénérescence muqueuse (myxœdème, cachexie strumiprive).

Vésicules closes et sécrétion interne.

Les autres glandes closes appartiennent à la classe des glandes remaniées, à l'étude desquelles nous allons passer.

Glandes remaniées et non remaniées. — Les différentes glandes que nous venons de citer, qu'elles soient closes ou ouvertes, sont formées de tubes, de culs-de-sac ou de vésicules bien délimitées (fig. 136) : les vaisseaux sanguins se ramifient à la périphérie de ces cavités tubuleuses ou acineuses, sans les pénétrer, sans franchir la membrane vitrée ou basale. Ces glandes *ne sont pas remaniées* par l'invasion de vaisseaux et d'éléments du tissu conjonctif. Mais il est des glandes qui manquent de membrane vitrée; de bonne heure les vaisseaux les pénètrent, se disposent entre les cellules glandulaires, et émiettent les culs-de-sac primitifs en une série d'îlots épithéliaux

dont on a peine à reconnaître la signification glandulaire. Pour les unes, cette signification est encore marquée chez l'adulte par ce fait que les cellules glandulaires restent encore groupées autour d'un espace où elles versent un produit de sécrétion, espaces qui se réunissent pour former un canal excréteur. Ce sont des *glandes ouvertes remaniées*. Pour les autres, cette signification glandulaire ne peut être retrouvée que par les études d'embryologie, d'histogénèse, qui nous montrent en elles une constitution primitive parfaitement glandulaire, bientôt modifiée par disparition des conduits excréteurs et envahissement de l'épithélium glandulaire par les capillaires sanguins et les éléments du tissu conjonctif; ce sont les *glandes closes remaniées*.

Glandes ouvertes remaniées.

Glandes closes remaniées.

Le foie est une *glande ouverte remaniée;* aussi le foie a-t-il une sécrétion externe, la bile, qui est excrétée par les voies biliaires (canaux hépatiques, canal cholédoque), et une sécrétion interne qui passe dans le sang (glycogénie hépatique).

Foie.

Le thymus et les amygdales sont des types bien connus aujourd'hui, grâce aux études de Retterer, de *glandes closes remaniées;* ces organes n'ont et ne peuvent avoir qu'une sécrétion interne[1].

Thymus. Amygdales.

Nous nous bornons ici à ces rapides indications, destinées seulement à donner une idée de la morphologie des glandes. Chacune d'elles sera étudiée avec l'épithélium, avec la membrane muqueuse dont elle est une dépendance.

Parallèlement à la classification anatomique (histologique et histogénétique) des glandes, on a pu tenter d'en faire une *classification physiologique*, c'est-à-dire basée sur la nature et les usages de leurs produits, sur la manière dont elles empruntent ces produits au sang, sur les grandes fonctions auxquelles elles sont associées. Quelques rapides indications montreront que ces tentatives ne peuvent pas aboutir à des vues générales et simples.

Essais de classification physiologique (par les fonctions).

D'après la nature et les usages de leurs produits, les phy-

1. E. Retterer, *Origine et évolution des amygdales chez les mammifères.* (Journ. de l'anat. et de la physiolog., 1888.) — *Origine et développement des plaques de Peyer.* (Bull. de la soc. de biologie, 26 mars 1892.) — *Des glandes closes dérivées de l'épithélium digestif.* (Journ. de l'anat. et de la physiol., 1893.)

siologistes ont divisé les glandes en deux grands groupes : d'une part, les glandes *excrémentitielles*, dont la sécrétion a pour but de débarrasser l'organisme de divers déchets, c'est-à-dire de substances inutilisables et même nuisibles (le rein, les glandes sudoripares, dont la sécrétion est acide) ; d'autre part, les glandes *récrémentitielles*, dont le produit de sécrétion non seulement accomplit des actes utiles à l'organisme (digestion des amylacés, des albuminoïdes), mais encore est résorbé après avoir accompli ces actes (salive, suc gastrique qui rentrent dans l'organisme avec les amylacés et les albuminoïdes transformés par leur action). Mais il se trouve que divers produits de sécrétions complexes sont excrémentitiels par certains de leurs éléments, récrémentitiels par d'autres ; la bile par exemple qui renferme d'une part la cholestérine et des pigments qui sont en grande partie excrémentitiels, et d'autre part les acides biliaires qui doivent être résorbés ; la sécrétion biliaire serait donc *excrémento-récrémentitielle ;* cependant une partie de ces produits résorbés (pigments) sont, après modifications (urobiline), rejetés par le rein. Ce n'est donc pas d'après ces données physiologiques que nous pourrons nous faire une idée nette de ce qu'est la sécrétion biliaire, et encore moins de ce qu'est le foie, qui, outre la bile, produit encore la matière glycogène et la fait passer dans le sang à l'état de glycose. Tandis que la classification anatomique nous donne une idée très nette du foie, comparé aux autres glandes, en nous disant que c'est une glande ouverte remaniée, et qui par suite possède deux sécrétions bien distinctes, l'une externe (bile), l'autre interne (glycogène et glycose).

La classification anatomique a plus de valeur.

D'après la manière dont elles empruntent leurs matériaux au sang, on a pu également distinguer deux groupes de glandes : les unes prennent dans le sang des produits tout formés, comme par exemple le rein qui, pour donner l'urine, ne fait qu'extraire du sang des composés qui y existent déjà, et qui, par suite, n'a qu'un rôle excréteur ; les autres prennent au sang des composés chimiques avec lesquels elles élaborent (activité protoplasmique de leurs cellules) des produits nouveaux ; ainsi les glandes gastriques fabriquent de la pepsine et un acide libre,

Rôle excréteur ou formateur.

dont le sang leur fournit les éléments; mais le sang ne contient ni acides libres, ni pepsine préformée. Mais d'autres glandes rentreront, d'après la complexité de leurs produits, partie dans l'un, partie dans l'autre de ces groupes. La bile, par exemple, contient des produits que le foie a pris tout formés dans le sang (cholestérine) et d'autres qu'il fabrique. Donc, ici encore, pas de distinctions nettes entre les produits de sécrétion et encore moins entre les glandes qui leur donnent naissance.

Sécrétion interne ou externe.

Nous ne reviendrons pas sur la division proposée des glandes en celles qui sont à sécrétion externe et celles qui sont à sécrétion interne, car s'il existe en effet des glandes qui n'ont qu'une sécrétion interne (glandes closes), par contre, les données expérimentales récentes tendent à montrer que presque toutes les glandes à sécrétion externe ont en même temps une sécrétion interne, témoin le testicule, d'après les travaux de Brown-Séquard.

Contribution à diverses fonctions.

Enfin, d'après les grandes fonctions auxquelles les glandes sont associées, on les a groupées en un grand nombre de classes : glandes digestives (salivaires, gastriques, pancréatique, hépatique); glandes servant à la reproduction (testicule, ovaire, mamelle); glandes servant à éliminer les déchets de la nutrition (rein, poumon, foie); glandes nutritives proprement dites, c'est-à-dire servant aux mutations générales (foie, pancréas, thyroïde, thymus); glandes à rôles défensifs (sébacées, sudoripares, lacrymales, etc.); enfin on a même fait une classe des glandes protectrices de l'organisme contre lui-même, c'est-à-dire ayant un rôle chimique destructeur sur place de certains déchets (rein, foie, thyroïde, etc.). On voit qu'une pareille classification émiette l'ensemble des glandes, au lieu de les distribuer en groupes homogènes, opposables les uns aux autres; une même glande, le foie par exemple, y réapparaît successivement comme glande digestive, puis comme glande éliminant les déchets de la nutrition, puis comme glande nutritive, etc., etc. « J'ai voulu savoir cependant, dit Sappey[1], si en se plaçant à ce point de vue, il ne serait pas possible de

1. C. Sappey, *Traité d'anatomie générale*, 1894, p. 787.

classer les glandes en tenant compte seulement de leurs produits de sécrétion. J'ai séparé alors de toutes les autres celles qui produisent des éléments figurés (glandes génitales, ovaire, testicule). J'ai donné une place à part à celles qui dégagent des produits préformés (rein); puis à celles qui rejettent les principes devenus inutiles, à celles qui président à la digestion, etc. Mais j'avais ainsi presque autant de glandes que de produits sécrétés. Je dus reconnaître que pareille tentative est vaine, et qu'il faut revenir aux données empruntées à l'anatomie. » Nous dirons, moins bien, mais plus brutalement, que toute classification physiologique des glandes n'a guère plus de valeur scientifique qu'une classification des oiseaux en oiseaux utiles ou nuisibles à l'agriculture, qu'une classification des poissons en ceux qui doivent être mangés froids ou chauds, grillés ou bouillis. Une classification rationnelle des glandes ne peut avoir d'autre base que les données anatomiques, et son point de départ doit être la définition même de la glande dans les termes où nous l'avons donnée au début de cet article : « une glande est un dérivé épithélial dont les cellules ont pour fonction d'élaborer des produits spéciaux ».

Non-valeur des classifications physiologiques.

Vaisseaux et nerfs des glandes. — Les glandes, empruntant au sang les matériaux de leurs sécrétions, doivent recevoir de nombreux vaisseaux sanguins. Aussi sont-elles entourées de très riches plexus de capillaires qui se ramifient à la surface de leurs tubes ou de leurs culs-de-sac, en dehors de la membrane propre ou vitrée (nous ne parlons pas des glandes remaniées). Sur des pièces finement injectées, ces réseaux présentent des formes spéciales selon qu'il s'agit de glandes en grappe (acineuses) ou de glandes tubuleuses. Dans le second cas, les capillaires sont anastomosés de manière à former des mailles allongées, à grand axe parallèle à celui des tubes glandulaires; ainsi une injection de la muqueuse stomacale a un aspect tout à fait caractéristique, figurant une charpente disposée perpendiculairement à la surface de la muqueuse, et dessinant la place de chaque glande, avec une maille circulaire au niveau de chaque orifice de glande (fig. 140). Pour les glandes en grappe, le réseau est à mailles arrondies (fig. 141). Tous ces

Réseaux *caractéristiques* de capillaires sanguins.

capillaires sont disposés dans le tissu mésodermique (tissu conjonctif lâche, voir quatrième partie, chapitre XIX) qui est interposé entre les culs-de-sac voisins, c'est-à-dire pénètre dans l'intimité de la glande aussi loin que possible, mais sans franchir la membrane vitrée qui demeure toujours interposée entre les vaisseaux et les cellules sécrétantes, à moins qu'il s'agisse de glandes remaniées (p. 293).

Richesse en lymphatiques.

Les glandes sont également riches en vaisseaux lymphatiques, mais il n'est pas encore facile de préciser les rapports de ceux-ci avec les parois de la glande, par exemple avec les acini des glandes en grappe. En exposant la question de l'origine des capillaires lymphatiques (sixième partie, chap. XXXIV) nous verrons que naguère on admettait généralement que ces vaisseaux naîtraient des fentes et espaces interstitiels du tissu conjonctif lâche, de sorte qu'on pouvait dire des culs-de-sac glandulaires qu'ils sont plongés dans des sortes de lacs lymphatiques, puisqu'ils sont entourés de tissu conjonctif lâche. Mais actuellement tout tend à démontrer que les capillaires lymphatiques sont clos, et terminés par des culs-de-sac revêtus d'un endothélium continu. La question des rapports des glandes avec les lymphatiques peut donc se poser avec précision : il s'agit de savoir jusqu'où pénètrent ces capillaires lymphatiques ; sont-ils seulement à la surface des lobules ou jusque entre les acini, et là arrivent-ils jusqu'au contact de la vitrée? Les recherches récentes de Regaud[1],

Fig. 140. — Réseau vasculaire sanguin des glandes de l'estomac de l'homme : l'artériole (le vaisseau le plus fin, en blanc) s'épanouit en formant un réseau capillaire à mailles circulaires autour des orifices des glandes, point d'origine de la veine (figurée en noir) (d'après Frey).

1. Cl. Regaud, *Étude histologique sur les vaisseaux lymphatiques de la glande mammaire* (Journal de l'Anat. et de la Physiol, décembre 1894).

faites sur la glande mammaire prise comme type, répondent catégoriquement à ces questions. Le système lymphatique de la glande est tout entier extra-lobulaire; il est en effet disposé dans les travées conjonctives interlobulaires sous la forme de canaux plus ou moins larges, qui tous sont revêtus de grandes cellules endothéliales, et jamais ne pénètrent dans les lobules. Les rapports des lymphatiques avec la glande sont donc moins intimes que ceux des capillaires sanguins. Autour des tubes

Origine des lymphatiques.

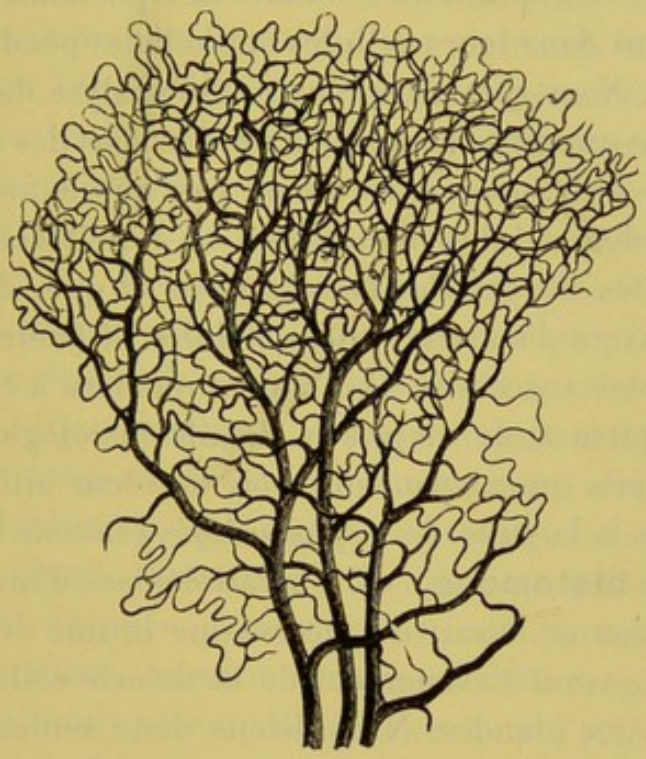


Fig. 141. — Réseau vasculaire sanguin d'une glande en grappe (pancréas).

excréteurs existent aussi des capillaires lymphatiques qui n'arrivent pas jusqu'au contact de la membrane basale ou vitrée de l'épithélium de ces tubes.

Les glandes reçoivent de nombreuses ramifications nerveuses; les fibrilles nerveuses terminales traversent la membrane vitrée et arrivent jusque entre les cellules épithéliales de la glande; nous indiquerons leur mode de terminaison, qui n'a du reste rien de particulier (ramifications terminales libres), en étudiant la question générale des terminaisons nerveuses (septième partie, chapitre XLI).

CHAPITRE XV

PROCESSUS HISTOLOGIQUES DE LA SÉCRÉTION

Importante question de physiologie générale.

L'une des questions les plus importantes de l'histologie des glandes est aujourd'hui l'étude des phénomènes intimes qui se passent dans leurs cellules épithéliales pendant les *actes de sécrétion*. Nous sommes préparés à l'analyse de ces phénomènes par ce que nous avons déjà vu à propos des cellules caliciformes (p. 249) ; mais nous allons voir que le mode de fonctionnement des cellules muqueuses ou caliciformes n'est pas celui de toutes les cellules glandulaires, et que, dans tous les processus divers d'activité de ces cellules, il faudra distinguer plusieurs actes successifs. Ceci nous amènera à consacrer un dernier chapitre à de nouveaux détails histologiques sur les glandes, détails qui ne peuvent avoir tout leur intérêt que s'ils sont exposés à la suite de la *physiologie générale* des glandes.

Aperçu historique. — Il serait déplacé d'insister ici sur les idées qu'on se faisait du mécanisme intime des sécrétions glandulaires, avant l'avènement de la théorie cellulaire et son application aux glandes. Nous dirons donc seulement que le principe de ces idées remontait à Galien, d'après lequel c'est dans le sang que s'élaboreraient d'avance tous les produits de sécrétion ; les glandes ne présideraient qu'à une séparation de ces produits, par un acte de filtration spéciale, d'où le nom même de *sécrétion* (*secernere*, séparer ce qui était mêlé à d'autres éléments). Même après la découverte, par Malpighi, des culs-de-sac ou acini glandulaires (p. 287), on ne considéra la paroi de ces culs-de-sac que comme une membrane percée de trous infiniment petits (pores ou bouches exhalantes), et c'est de la forme et du mode particulier de ces pores que résultait ce fait que telle glande séparait du sang les matériaux de la salive, telle autre ceux du lait, ou de la sueur, etc. Un exemple entre tous montre combien étaient grossières et primitives ces théories méca-

Étymologie du terme *sécrétion*.

Grossière théorie de filtration.

niques de la sécrétion par filtration : Haller considérait le liquide synovial des articulations comme provenant d'une partie de la moelle des os exprimée à travers les surfaces articulaires.

Dutrochet entrevoit la vérité.

Cependant, dès 1824, le physiologiste français Dutrochet, étudiant les glandes salivaires de l'escargot, y avait vu de grandes cellules, et, précurseur de Schwann sur ce point, avait pensé que ces éléments jouent le rôle essentiel dans la sécrétion; mais, absorbé ensuite dans ses études sur l'endosmose à travers les membranes, il n'avait pas poursuivi son idée première. Comme l'épithélium des glandes repose sur une membrane basale ou vitrée, ainsi que tous les revêtements épithéliaux, c'est à cette couche, dite *membrane propre de la cavité glandulaire*, qu'on attribua alors le rôle sécrétoire; la sécrétion serait accomplie par des phénomènes particuliers d'exosmose, commandés par la nature spéciale de la membrane propre (vitrée) de chaque espèce de cul-de-sac glandulaire. Et le rôle des cellules reposant sur cette membrane propre était tellement méconnu, que, pendant longtemps encore, comme nous avons déjà eu occasion de le dire (p. 14), Robin professa que, dans les culs-de-sac de la glande mammaire, l'épithélium présent dans la glande à l'état de repos, tombe et disparaît dans les périodes d'activité (lactation), laissant à nu la membrane propre, considérée comme seule essentielle dans cet acte d'activité.

Goodsir et la théorie cellulaire.

Les idées que devait nécessairement faire naître la théorie cellulaire de Schwann, les idées déjà entrevues par Dutrochet (1824), ne commencèrent à avoir droit de cité dans la science qu'avec les recherches de l'Anglais Goodsir, en 1842; mais du moins, cette fois, la conception nouvelle fut basée sur des observations directes, nombreuses, démonstratives. Goodsir vit les pigments de la bile dans les cellules du foie, la graisse dans les cellules de la mamelle et dans celles des glandes sébacées; il étudia surtout la sécrétion de l'encre de la sèche; cette encre est formée de fines particules de pigment en suspension dans un liquide aqueux. Or, Goodsir montra que ces grains de pigment existent dans les cellules de l'épithélium de la glande qui produit cette encre, et que celle-ci résulte de ce que les cellules

en question, après avoir abondamment élaboré ce pigment dans leur intérieur, se détruisent, se fondent, tombent en déliquium. La sécrétion résulte donc de la destruction des éléments épithéliaux; son mécanisme essentiel est la *fonte cellulaire*. Les travaux du physiologiste Ludwig (1851) apportèrent un puissant appui à cette manière de voir, puisqu'ils démontrèrent que dans l'intérieur d'une glande en activité la pression du produit qui remplit la glande est plus forte que la pression du sang qui baigne la surface des culs-de-sac; il ne pouvait donc plus être question de filtration mécanique des éléments du sang; cet excès de pression intérieure, de même que plusieurs autres faits établis par Ludwig (la salive au moment de sa sécrétion est plus chaude que le sang, une glande peut encore sécréter, alors qu'elle ne reçoit plus de sang), ne pouvaient se comprendre qu'en invoquant un travail accompli par des cellules qui puisent dans le sang, accumulent en elles des matériaux, et, alors même qu'elles ne reçoivent plus rien du sang, versent ces matériaux et peuvent les accumuler sous une forte pression dans la cavité de la glande[1].

Influence de Ludwig.

Sécrétions holocrines et mérocrines. — On avait donc été amené, il n'y a guère, à admettre que toute glande sécrète par fonte de ses cellules épithéliales, lesquelles sont remplacées par de jeunes cellules sous-jacentes, comme dans la rénovation incessante des épithéliums (p. 232). Les recherches des histologistes se concentrèrent sur ce point, s'efforçant de vérifier cette fonte dans toutes les espèces de glandes. Comme la découverte des nerfs excito-sécrétoires de certaines glandes (corde du tympan pour la glande sous-maxillaire) permettait de provoquer à volonté une longue et abondante sécrétion, les histologistes s'attachèrent à étudier comparativement l'état de l'épithélium d'une glande à l'état de repos et d'une glande épuisée par une sécrétion très active. Les noms de Heidenhain en Allemagne et de Ranvier en France personnifient ces recherches sur les processus histologiques de la sécrétion, sur la physiologie générale des glandes.

Recherches expérimentales de Ranvier.

1. Pour cet historique voir : Mathias Duval, Article *Sécrétions*, du *Nouveau dictionnaire de méd. et de chirurg. pratiques*, t. XXXIII.

Or, les recherches de Ranvier sont venues montrer que le processus de sécrétion par fonte cellulaire est bien celui qui se passe dans certaines glandes, mais pas dans toutes; que dans toute cellule glandulaire il y a deux actes successifs, bien distincts[1]. Le premier consiste en une élaboration des substances que la cellule accumule en elle, dans les vacuoles de son protoplasma; ce premier acte est sensiblement le même pour toutes les cellules glandulaires. Le second acte est celui par lequel ces substances passent dans la cavité des culs-de-sac de la glande pour représenter ce qu'on nomme, à proprement parler, le produit de la sécrétion; ce second acte est différent d'une glande à l'autre, et se présente sous deux formes : tantôt la cellule ne peut évacuer le contenu qu'elle a élaboré qu'en éclatant (déhiscence), se disloquant; elle se détruit, et ses débris représentent le produit de sécrétion; tantôt elle évacue simplement les substances dont elle s'est gorgée, et, après cette excrétion, elle persiste, avec son corps protoplasmique et son noyau, prête à recommencer à élaborer à nouveau et à excréter à nouveau dans la cavité de la glande. Dans le premier cas, c'est la cellule tout entière, tombée en déliquium, en déhiscence, qui constitue le produit sécrété : Ranvier donne à ces cellules le nom d'*holocrines* (glandes holocrines). Dans le second cas, c'est seulement une partie de la cellule, les matériaux élaborés par elle, qui constituent le produit sécrété, la cellule persistant intacte pour un nouveau travail; c'est ce que Ranvier appelle *cellules mérocrines* (glandes mérocrines).

Distinction de deux modes de fonctionnement de la cellule sécrétante.

Cellules et sécrétions mérocrines. — Nous avons déjà décrit un type parfait de sécrétion mérocrine : c'est le mode de fonctionnement de la cellule caliciforme (p. 247). Nous avons vu, en effet, que cette cellule accumule, dans une cavité centrale, une substance dite mucigène; puis que, par le liquide aqueux qui apparaît dans les vacuoles de son protoplasma, et qui est bientôt mêlé au mucigène, celui-ci est entraîné hors de la cellule, laquelle persiste, revenue sur elle-même, ayant repris à

1. L. Ranvier, *Sur les glandes salivaires* (annotations, p. 437 et 587, à la traduct. fr. de l'*Histologie de Frey*, Paris, 1871). — *Leçons sur le système glandulaire* (Journal de micrographie, 1883).

La cellule *mérocrine* persiste.

peu près l'aspect d'une cellule épithéliale cylindrique ordinaire (p. 250). La cellule se débarrasse donc simplement de son produit, et persiste. Le mucus est donc le résultat d'une sécrétion mérocrine. En étudiant dans un instant le cas spécial des glandes salivaires, nous verrons que leur épithélium présente

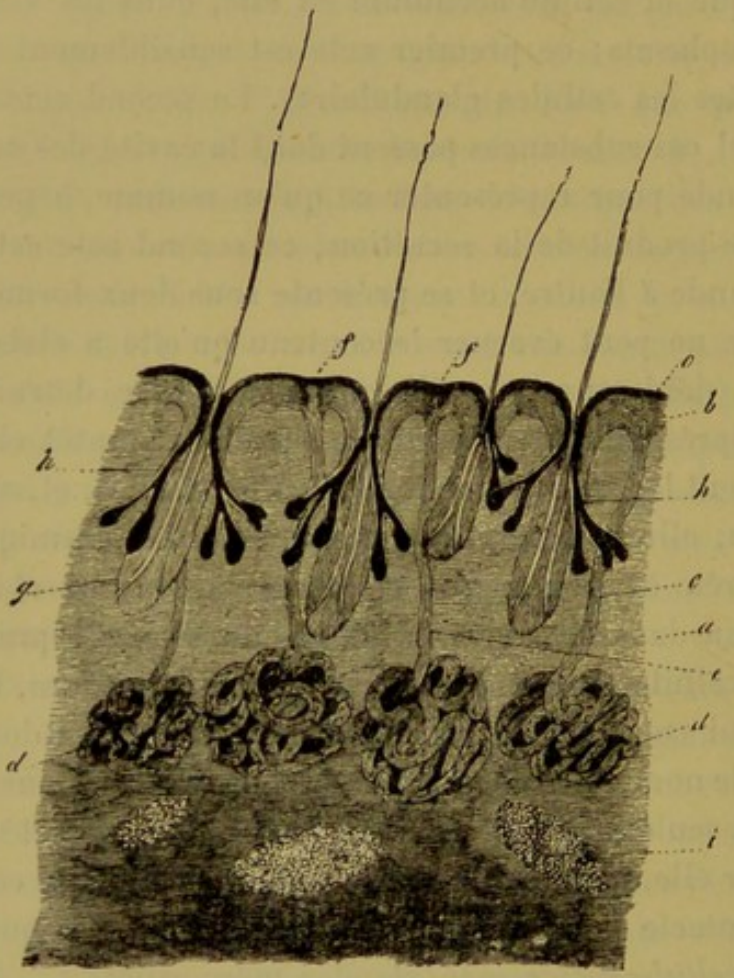


Fig. 142. — Coupe de la peau du conduit auditif externe.

a. Derme. — *b*. Corps de Malpighi. — *c*. Couche cornée de l'épiderme. — *d*. Glomérules de glandes sudoripares (dites ici *cérumineuses*). — *e*. Leurs conduits excréteurs. — *f*. Leurs orifices. — *g*. Follicules pileux. — *h*. Glandes sébacées. — *i*. Lobules de graisse. — Grossissement de 20 fois (Kölliker).

plusieurs types de cellules mérocrines (cellules muqueuses et cellules séreuses) et c'est alors que nous donnerons avec détail l'exposé des recherches de Ranvier sur la sécrétion.

Cellules et sécrétions holocrines. — En parlant des recherches de Goodsir sur la production de l'encre des céphalopodes (p. 301), nous avons déjà donné une idée de ce qu'est une sécrétion holocrine. L'étude de la glande du noir de la sèche,

reprise par divers auteurs (P. Bert, Girod, 1881) a confirmé les descriptions de Goodsir; les éléments de cette glande sont des cellules primitivement cylindriques qui, à mesure qu'elles se chargent de grains de pigment, grossissent et deviennent sphériques; alors elles éclatent, périssent, et leurs débris forment l'encre du céphalopode.

La cellule *holocrine* périt.

Mais un exemple plus intéressant nous est fourni par les glandes sébacées (*h*, fig. 142). Ces glandes de la peau sont acineuses, de petit volume, c'est-à-dire formées seulement de quelques culs-de-sac s'ouvrant dans une cavité commune, qui forme un canal excréteur allant s'ouvrir dans un follicule pileux

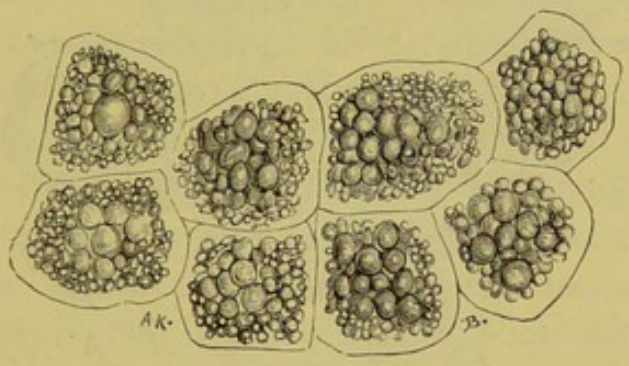


Fig. 143. — Cellules épithéliales d'une glande sébacée remplies de gouttelettes graisseuses (Pouchet et Tourneux).

(*s*, fig. 133). L'épithélium qui tapisse ces acini rappelle la constitution de l'épiderme dont il dérive; il est stratifié; sa couche profonde ou basale (p. 224) est de cellules cylindriques, parmi lesquelles on observe de nombreuses figures caryocinétiques, c'est-à-dire que, comme pour l'épiderme, cette couche de cellules est la couche génératrice, celle d'où dérivent les éléments des couches susjacentes; mais tandis que des cellules basales aux cellules plus superficielles de l'épiderme l'évolution se fait pour aboutir à la cellule cornée (p. 226 et 333), dans la glande sébacée, l'évolution se fait, des cellules basales à celles qui sont situées plus vers le centre du cul-de-sac, pour aboutir à la *cellule sébacée déhiscente* (cellule graisseuse d'origine épithéliale). En effet, dans les cellules immédiatement sus-jacentes à la couche basilaire, on voit apparaître de fines granulations graisseuses éparses dans le protoplasma. Puis, dans les rangées superposées à celles-

Évolution de la cellule sébacée.

ci, ces granulations sont plus volumineuses et plus abondantes, et la cellule se gonfle, augmente de volume, en raison de cette surcharge de graisse élaborée par son protoplasma. Plus près du centre de l'acinus, le protoplasma n'est plus représenté que par une écorce qui limite la cellule et par de fines travées protoplasmiques traversant la cellule et formant un large réseau dont les mailles sont occupées par la graisse ou sébum. Dans

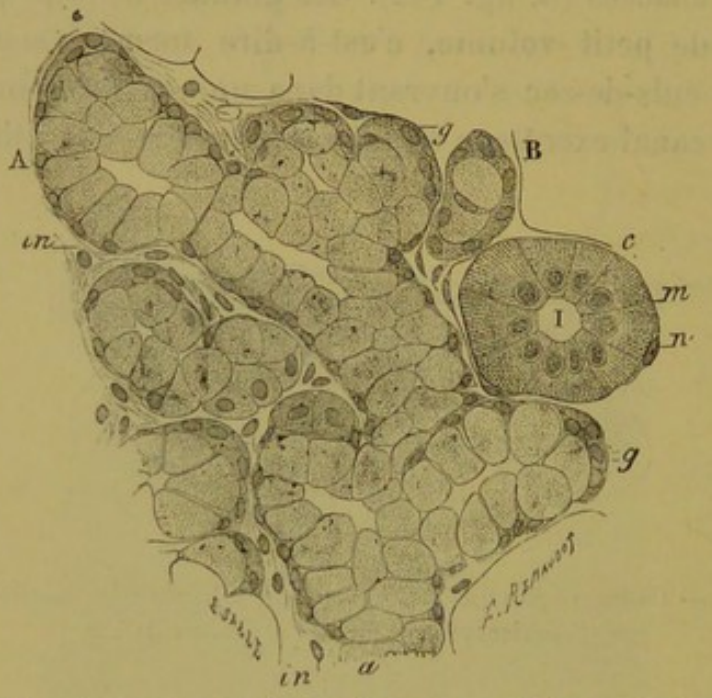


Fig. 144. — Glande sous-maxillaire du chien ; coupe faite après durcissement par l'acide picrique. Coloration par le picrocarminate.

A. Acinus coupé suivant son axe. — B. Acinus coupé en travers près de son fond. — *a*. Cellule muqueuse. — I. Canal excréteur muni d'un épithélium strié (*m*). — *g*. Croissants de Gianuzzi. — *in*. Tissu conjonctif interposé aux acini glandulaires. — Grossissement de 330 diamètres (Ranvier).

une de ces travées, on voit encore le noyau, mais atrophié, présentant une forme étoilée par suite de la compression qu'exercent sur lui les gouttelettes de sébum ; bientôt même, sous ces influences mécaniques, ce noyau finit par s'émietter en petits fragments et disparaît. Alors la cellule réalise le type sébacé (fig. 143) ; mais elle est parvenue au terme de son évolution : en effet, les gouttelettes de sébum confluent, dilatent de plus en plus l'écorce de protoplasma, la font éclater et tomber en fragment : le *sébum* est dès lors produit et apparaît sous la forme de gouttes de graisse mêlées à des débris, plus ou moins dessé-

Terme de cette évolution.

chés, du protoplasma qui se trouvait entre les granulations graisseuses et à la surface de la cellule.

On peut donc définir, avec Ranvier, la cellule sébacée, prise pour type de cellule glandulaire holocrine : « Une cellule épidermique qui s'est chargée de graisse et dont l'évolution a pour terme sa destruction et la mise en liberté du matériel formé au sein de son protoplasma; de sorte que le *sébum*, produit ultime de la sécrétion, est constitué non seulement par des matières grasses, mais encore par les débris de la cellule dans laquelle ces matières grasses se sont formées. »

La cellule sébacée est un type holocrine.

Nous pouvons concevoir des formes de transition entre les cellules mérocrines et holocrines. Ainsi van Gehuchten (1891), étudiant l'épithélium intestinal de certains insectes diptères, y a vu des cellules qui accomplissent à plusieurs reprises des actes de sécrétion mérocrine, c'est-à-dire élaborent un produit, s'en débarrassent, et, revenues à l'état de protoplasma pur, recommencent à élaborer; mais il arrive un moment où l'expulsion du produit est accompagnée de celle du noyau; dès lors la cellule est morte, ses débris tombent, et elle est remplacée par une jeune cellule basale qui recommence les mêmes cycles.

Glandes séreuses et glandes muqueuses. — Il n'est pas toujours facile de reconnaître, par l'examen histologique, si les éléments épithéliaux d'une glande fonctionnent selon le mode holocrine ou le mode mérocrine. La glande salivaire sous-maxillaire en est un exemple, et les recherches nombreuses dont elle a été l'objet vont nous fournir l'occasion de pénétrer plus profondément dans l'histologie et la physiologie générale des glandes.

Difficultés de distinguer les glandes holocrines et mérocrines.

On sait depuis longtemps que les culs-de-sac de la glande sous-maxillaire sont revêtus de cellules grandes, nettes, transparentes, qu'on a désignées sous le nom de *cellules muqueuses* (*a*, fig. 144), et en effet elles sont formées d'un protoplasma dessinant un large réseau dans les mailles duquel est accumulé du mucigène; la base de la cellule, c'est-à-dire la partie qui repose sur la membrane propre du cul-de-sac glandulaire, est formée d'une masse de protoplasma granuleux, renfermant le

noyau ; de plus, cette partie basale offre un prolongement mince et effilé qui s'insinue au-dessous de la cellule voisine, de telle sorte que ces éléments s'imbriquent les uns sur les autres par cette sorte de *pied* (2, fig. 145). — En 1865, Gianuzzi, puis Heidenhain en 1868, décrivirent dans ces culs-de-sac une autre forme de cellules plus petites, très chargées de granulations, qui souvent voilent leur noyau arrondi ; de plus, ces cellules, profondément placées, au contact de la membrane propre, au-dessous des grandes cellules muqueuses, sont disposées par petits groupes de trois ou quatre éléments, et chacun de ces groupes affecte sur une coupe la forme d'un croissant convexe du côté de la périphérie, concave du côté qui regarde le centre de l'acinus ; c'est ce qu'on a nommé les *croissants de Gianuzzi*, les *lunules* ou *demi-lunes de Heidenhain* (*g*, *g*, fig. 144 ; et *c*, fig. 146 et 147).

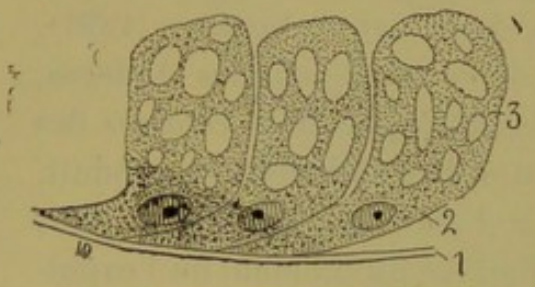


Fig. 145. — Schéma des cellules muqueuses des glandes salivaires.

1. Membrane basale. — 2. Pied de la cellule avec le noyau. — 3. Corps de la cellule montrant de larges vacuoles (mucigène) circonscrites par des travées de protoplasma.

Cas des glandes salivaires.

Comme à cette époque on tendait à admettre que toute glande fonctionne par fonte complète de ses éléments épithéliaux, on pensa aussitôt que les croissants de Giannuzzi représentent de jeunes cellules de remplacement ; pendant un acte de sécrétion de la glande sous-maxillaire, les grandes cellules claires seraient toutes complètement détruites, et un nouveau revêtement épithélial, destiné à un nouvel acte sécrétoire, se développerait par multiplication des cellules des croissants ou lunules. Les travaux des physiologistes (Ludwig et Claude Bernard) ayant montré que par l'excitation de la corde du tympan on peut provoquer une longue et active sécrétion de la sous-maxillaire, il devenait possible, pour un histologiste, de chercher à vérifier si en effet cette glande sécrète par fonte de ses grandes cellules muqueuses claires ; c'est ce que fit Heidenhain en 1868 ; par l'excitation de la corde du tympan il détermina une sécrétion abondante de la glande, chez le chien, et examina, sur

des coupes, l'état des éléments épithéliaux des culs-de-sac comparativement sur deux fragments, l'un pris avant, l'autre après l'acte de sécrétion. Dans le dernier cas, à la place des grandes cellules claires, il trouva des cellules beaucoup plus petites, granuleuses; il en conclut que les cellules claires ou muqueuses se sont détruites pour former la matière de la sécrétion et ont été remplacées par les petites cellules des croissants de Gianuzzi, proliférées et agrandies. La théorie générale de la fonte cellulaire paraissait donc parfaitement applicable aux glandes salivaires.

Expériences et théorie de Heidenhain.

Et cependant cette conclusion était erronée; une étude plus

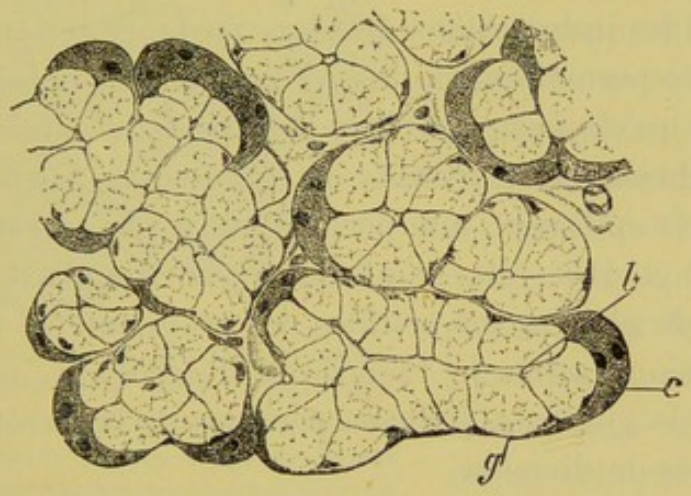


Fig. 146. — Coupe de la glande sous-maxillaire du chien normale (durcissement par l'alcool).

g. Cellules à mucus. — *c*. Croissant de Gianuzzi. — *l*. Lumière des culs-de-sac glandulaires (Ranvier).

approfondie devait montrer que Heidenhain n'avait pas interprété rigoureusement les faits, parce qu'il n'en avait pas exactement observé tous les détails. C'est ce qu'ont révélé les séries de recherches que Ranvier a poursuivies depuis 1870 sur ce sujet[1]. Même après une excitation prolongée de la corde du tympan, les cellules muqueuses n'ont pas disparu; elles sont seulement modifiées; le mucus accumulé (*g*, fig. 146) dans les mailles de leur protoplasma a seul disparu (*g*, fig. 147), évacué

Recherches de Ranvier.

1. Ranvier, *Les membranes muqueuses et le système glandulaire* (Leçons publiées dans le Journal de micrographie de Pelletan, 1884). — *Le mécanisme de la sécrétion* (*Ibid.*, 1887).

dans la cavité du cul-de-sac glandulaire; par suite, le corps cellulaire est devenu finement granuleux, et le noyau, au lieu d'être refoulé vers la base de la cellule, s'est rapproché du centre (comparer ces éléments sur les figures 146 et 147); telle est l'origine des cellules relativement petites et granuleuses que Heidenhain avait vues, sur la glande après sécrétion (fig. 147), à la place des grandes cellules muqueuses de la glande avant la sécrétion (fig. 146). Ce ne sont pas des éléments nouveaux, ce sont les anciennes cellules claires demeurées en place, mais ayant évacué leur mucus et ayant par suite diminué de volume et pris l'aspect granuleux d'une masse de protoplasma pur. Quoique devenues granuleuses, elles ont encore conservé les imbrications de leurs pieds, et ces prolongements imbriqués permettent de les reconnaître, si réduites et si granuleuses qu'elles puissent être par expulsion totale de leur mucigène. Quant aux croissants de Gianuzzi, on les retrouve aussi bien après qu'avant une période active de sécrétion (voir les fig. 146 et 147); ils n'ont donc pas remplacé les cellules claires; de plus, si ces cellules des croissants se multipliaient par division, selon la théorie de Heidenhain, on devrait, en étudiant la glande à diverses périodes de la sécrétion, trouver des figures de division.

Pas d'éléments holocrines dans les glandes salivaires.

Ranvier est donc arrivé à réfuter complètement la théorie de Heidenhain; il a établi que dans les culs-de-sac de la glande sous-maxillaire du chien, les deux espèces de cellules qu'on rencontre, cellules des croissants et cellules claires, sont entièrement indépendantes les unes des autres, existent avant et après la sécrétion, ne sont pas destinées les unes à se fondre, les autres à proliférer pour remplacer celles-ci. Mais alors quelle est la signification, le rôle de ces deux espèces de cellules?

Pour les grandes cellules claires, il est à peine besoin de dire, comme on l'a reconnu de bonne heure, que ce sont des éléments sécrétant du mucus, éléments analogues aux cellules caliciformes (*a*, fig. 144; *g*, fig. 146 et 147). Nous savons aujourd'hui que, même dans les cellules caliciformes, le mucigène est contenu dans les larges mailles d'un réticulum de

travées protoplasmiques; il en est de même ici, seulement les travées protoplasmiques sont un peu plus épaisses (fig. 145); comme dans les cellules caliciformes, ce mucigène est évacué grâce à des mouvements vacuolaires du protoplasma (p. 250). Ce travail d'élaboration et d'excrétion peut se poursuivre pendant un long intervalle de temps, de sorte que, en excitant pendant plusieurs heures la corde du tympan, on peut faire produire à une glande sous-maxillaire une quantité de salive dont le poids représente plusieurs fois celui de la glande excitée. Évidemment c'est encore là un fait en opposition avec la manière de voir de Heidenhain, car si le matériel excrété était constitué par les cellules muqueuses fondues et expulsées, son poids serait inférieur à celui de la glande elle-même. Par ses grandes cellules claires un cul-de-sac de la sous-maxillaire est donc une *glande muqueuse* fonctionnant selon le mode mérocrine.

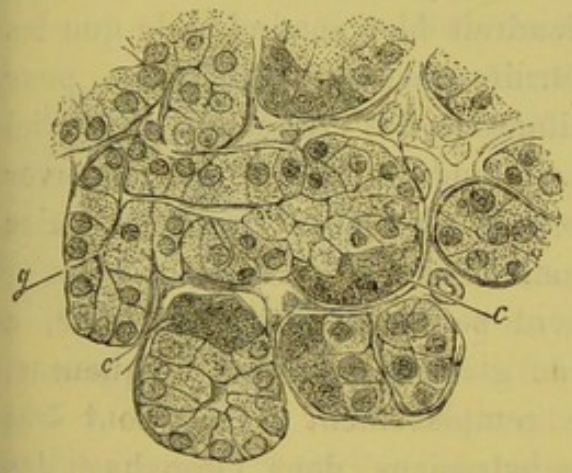


Fig. 147. — Coupe de la glande sous-maxillaire du chien, après qu'on l'a fait abondamment sécréter pendant quatre heures par l'excitation de la corde du tympan (même mode de préparation et même grossissement que pour la figure précédente).

g. Cellules muqueuses dont le mucus a été expulsé par l'acte de sécrétion et dont les noyaux ont augmenté de volume. — *c*. Croissants de Gianuzzi, qui ont subi un notable accroissement (Ranvier).

Distinction de cellules *muqueuses* et de cellules *séreuses*.

Quant aux éléments des croissants de Gianuzzi (*g*, fig. 144; *c*, fig. 146 et 147), il n'y a qu'une seule hypothèse possible; puisque ces cellules persistent aussi après un acte de sécrétion, c'est que sans doute elles prennent part à cette sécrétion également selon le mode mérocrine; elles produisent un liquide séreux, albumineux, sans mucus, qui se mêle au mucus produit par les cellules claires; sans doute ce liquide albumineux contient-il les principes chimiques, les ferments de la salive. On donne donc à ces éléments le nom de *cellules séreuses*, par opposition à celui de *cellules muqueuses* qu'ont reçu les autres, et on pense généralement que les très nom-

breuses granulations que renferment ces cellules séreuses sont destinées à produire le ferment de la salive, la ptyaline (voir plus loin, p. 315).

Glandes mixtes.

La glande sous-maxillaire serait donc une *glande mixte*, possédant des cellules muqueuses et des cellules séreuses. Pour que cette interprétation reçût une confirmation complète, il faudrait trouver, parmi les glandes salivaires ou les glandes analogues, des glandes qui seraient purement muqueuses, ne renfermeraient que des cellules muqueuses, sans croissants de Gianuzzi, de sorte qu'il deviendrait bien inadmissible que les cellules muqueuses soient détruites, pendant la sécrétion, pour être remplacées par la prolifération des croissants, puisqu'ici ces croissants manqueraient. Il faudrait, d'autre part, trouver des glandes purement séreuses, ne renfermant que des cellules dites séreuses, c'est-à-dire semblables à celles des croissants.

Glandes purement muqueuses.

Ranvier, qui a longuement poursuivi cette recherche, a trouvé de nombreux types de glandes purement muqueuses, sans prétendues cellules de remplacement : elles sont très répandues dans la peau des batraciens, dans l'œsophage des oiseaux; les glandes salivaires des oiseaux sont même toutes des glandes muqueuses pures. La sublinguale du rat et du cochon d'Inde sont dans le même cas. Mais le fait le plus important à cet égard, c'est que Ranvier a découvert, chez le cochon d'Inde, une glande salivaire, dite *rétrolinguale*, qui est une glande muqueuse pure, et dont on peut expérimentalement exciter le nerf et par suite provoquer la sécrétion. Dans ces conditions, il a pu analyser avec la plus grande précision le processus histologique de cette sécrétion, en étudiant sur un seul et même sujet, comparativement, la glande rétrolinguale droite, par exemple, laissée au repos, et la rétrolinguale gauche soumise à une active sécrétion; sur la glande en repos les cellules sont volumineuses, si hautes, c'est-à-dire proéminent tellement dans la cavité du cul-de-sac, que la lumière de celui-ci est purement virtuelle, les cellules d'un côté arrivant au contact de celles du côté opposé; ces cellules sont gorgées de mucigène. Au contraire, sur la glande épuisée par une longue sécrétion, la cavité du cul-de-sac est très accusée, les cellules sont

devenues basses, ont perdu le matériel (mucigène) qu'elles contenaient, et leur substance protoplasmique est devenue plus évidente. Enfin, pour compléter la série, disons que chez le rat la glande sous-maxillaire est une glande séreuse pure. On trouve, du reste, de nombreuses petites glandes séreuses pures dans le voisinage des papilles caliciformes de la langue, chez le chat (fig. 148). Ces glandes séreuses pures, dites encore albumineuses ou à ferment, ne renferment que des cellules plus petites que les cellules muqueuses, cellules tellement pleines de granulations que souvent le noyau en est masqué. Glandes purement séreuses

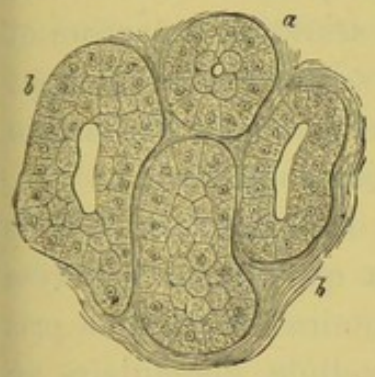


Fig. 148. — Acini d'une glande séreuse voisine d'une papille caliciforme de la langue de chat.

a. Acinus arrondi. — *b*. Acinus oblong (Frey).

Ainsi les premières interprétations sur les processus histologiques de la sécrétion des glandes salivaires ont été erronées, parce que la glande sous-maxillaire du chien, sur laquelle ont été faites les premières recherches, est une glande mixte, à la fois muqueuse, par ses grandes cellules claires, et séreuse par ses croissants de Gianuzzi. Pour le dire en passant, chez l'homme, la sous-maxillaire est également une glande mixte, ainsi que la sublinguale; la parotide de l'homme est, par contre, une glande séreuse pure; il n'y a pas chez l'homme de glande salivaire proprement dite appartenant au type purement muqueux, mais on trouve sur l'œsophage, le pharynx, la langue et la face interne des joues, de nombreuses glandules dites muqueuses et dont les culs-de-sac sont en effet tapissés presque uniquement de grandes cellules claires, à mucigène. Revue des glandes salivaires.

Sécrétion et excrétion dans le sens histologique. — En physiologie, on distingue, en ayant égard au phénomène d'ensemble dont la glande est le siège, un acte de *sécrétion* par lequel un produit s'accumule dans les culs-de-sac glandulaires, et un acte d'*excrétion* par lequel ce produit, suivant le conduit excréteur, est versé au dehors de la glande. Si nous songeons aux actes intimes que le microscope nous révèle dans les cel-

lules, nous devons aussi faire usage de ces deux expressions, mais dans un sens histologique. L'acte par lequel une cellule élabore des matériaux qu'elle accumule en elle, c'est la *sécrétion cellulaire;* l'acte par lequel elle verse ces matériaux dans la cavité de la glande, c'est l'*excrétion cellulaire*. On voit donc que, d'après cette nomenclature, toutes les cellules sécrètent de même, mais n'excrètent pas de même; l'excrétion, dans le sens histologique, consiste tantôt en ce que la cellule se débarrasse de ses produits et subsiste (*mérocrine*), et tantôt en ce qu'elle éclate et meurt en émettant son produit (*holocrine*). Ainsi on peut dire qu'il n'y a pas une sécrétion holocrine et une sécrétion mérocrine, mais que c'est seulement au moment de l'acte d'excrétion qu'il faut faire intervenir cette distinction entre un processus mérocrine et un processus holocrine.

Sécrétion cellulaire et excrétion cellulaire.

Ce ne sont pas là de pures subtilités de langage; ces détails de mots touchent au fond même de la question, à l'analyse intime des fonctions des cellules glandulaires. Ainsi on a pris l'habitude d'appeler glande *au repos*, cellule glandulaire au repos, celle qui élabore en son protoplasma des produits spéciaux, et qui par conséquent est bien réellement alors en pleine activité cellulaire sécrétoire; par contre, on appelle cellule glandulaire en activité celle qui, gorgée des produits élaborés, s'en débarrasse d'une façon souvent entièrement passive (lorsqu'elle éclate par la poussée de son contenu). Ce sont là des expressions qui ne répondent pas à la réalité, au point de vue de la physiologie générale des cellules. C'est pourquoi, comme il vient d'être dit, les histologistes, avec Ranvier et van Gehuchten, appellent *sécrétion* le travail excessivement actif par lequel la cellule forme des produits, et *excrétion* l'acte par lequel elle les met en liberté. La cellule peut intervenir activement dans cette excrétion, mais c'est toujours dans la sécrétion qu'elle est active au plus haut degré.

Repos et activité des cellules glandulaires.

Sécrétions internes. — Quand les cellules glandulaires ont élaboré un produit dont elles empruntent les éléments au sang, elles peuvent, au lieu de verser ce produit à l'extérieur, le faire passer dans le sang. C'est ce qu'on a appelé la *sécrétion interne;* d'après ce qui précède, c'est plutôt *excrétion interne*

Excrétion (et non sécrétion) interne.

qu'il faudrait dire. Du reste, l'étude microscopique ne révèle encore rien sur le processus de ce passage, qui se fait sans doute molécule à molécule, de la glande dans le sang qui la baigne; mais la physiologie a montré que cette excrétion interne est de la plus grande importance. Le premier exemple connu a été la *fonction glycogénique du foie*. Claude Bernard a montré que la cellule hépatique sécrète à la fois la bile, qu'elle verse dans l'intestin (excrétion externe) et le glycogène, qu'elle verse à l'état de glycose dans le sang (excrétion interne). Puis les travaux de Brown-Séquard ont révélé dans presque toutes les glandes une sécrétion interne, même pour le testicule, par exemple (voir les traités de physiologie). Enfin nous avons vu que quelques glandes, dépourvues de canaux excréteurs (glandes closes, ayant perdu leurs connexions primitives avec la surface épithéliale qui leur a donné naissance) n'ont d'autre mode de fonctionnement que ce qu'on appelle la sécrétion interne (p. 293).

CHAPITRE XVI

NOUVEAUX DÉTAILS HISTOLOGIQUES SUR LES GLANDES

Le haut intérêt qui s'attache à l'analyse intime des processus histologiques de la sécrétion a provoqué de nombreuses recherches sur la constitution des cellules glandulaires, et conduit ainsi à la connaissance de nouveaux faits histologiques sur lesquels nous devons donner ici quelques indications; nous les classerons sous trois chefs : cellules à ferment; canalicules inter-épithéliaux; éléments épithéliaux contractiles des glandes.

Cellules à ferment. — A propos des cellules séreuses, d'aspect granuleux, des glandes salivaires (croissants de Gianuzzi), nous avons déjà employé l'expression de cellules à ferment (p. 312). Mais c'est surtout par l'étude d'autres glandes, produisant des ferments très actifs (glandes pepsiques, pancréas), que la notion et la signification des *cellules à ferment* a été bien établie. On donne donc ce nom à des éléments glandu-

laires dans lesquels on voit s'accumuler, pendant le repos de la glande, des granulations qui, au moment de l'activité de celle-ci (période de digestion pour l'estomac et le pancréas), sont expulsées de la cellule et sont l'origine des ferments qu'on trouve dans le liquide sécrété.

Cas de la cellule pancréatique.

Nous prendrons pour type la cellule pancréatique, c'est-à-dire celle qui tapisse les culs-de-sac glandulaires du pancréas. Cette cellule, saillante dans la cavité de l'acinus, présente un beau noyau sphérique situé environ à mi-hauteur du corps cellulaire, de sorte qu'on peut distinguer en celui-ci deux zones : une interne, c'est-à-dire placée en dedans du noyau (vers la cavité du cul-de-sac), une externe ou périphérique, placée en dehors du noyau (vers la périphérie ou surface convexe du cul-de-sac). Lorsque la glande est à l'état de repos (dans l'intervalle de deux digestions), la zone interne est bourrée de grosses granulations ou grains qui se colorent en brun par l'acide osmique, et sont solubles dans l'eau. Il est démontré aujourd'hui que ces grains représentent la substance destinée à former le ferment pancréatique, et on les nomme grains de *substance zymogène*, comme on nomme *mucigène* la substance qui s'accumule dans les cellules muqueuses et donne du mucus en se mêlant à l'eau. La zone externe ou périphérique est formée d'un protoplasma très finement granuleux. En étudiant l'état de ces cellules comparativement aux divers stades d'une digestion très active (chien auquel on fait faire un copieux repas), on constate que, pendant les six heures qui suivent l'ingestion des aliments, la zone interne de la cellule décroît, s'amoindrit jusqu'à disparaître plus ou moins complètement; la cellule revient sur elle-même, diminue de volume. C'est que la cellule a éliminé ses grains de zymogène. Mais à partir environ de la sixième heure après le repas, de nouveaux grains apparaissent, se formant à la limite de la zone interne et de la zone externe, puis s'accumulant, à mesure qu'ils grossissent, dans la zone interne. C'est à Heidenhain que sont dues ces constatations[1]; elles ont été con-

Substance zymogène.

1. Voir un exposé complet de ces études *in* : Laguesse, *Structure et développement du pancréas d'après les travaux récents* (Journal de l'anat. et de la physiol., 1895-1896).

firmées et précisées dans un récent travail de Mouret[1], lequel a montré que le protoplasma de la cellule pancréatique renferme, outre les gros grains de zymogène, de fines granulations dites *prézymogènes*, qu'on voit bien surtout dans la zone externe de la cellule. Il a constaté que, pendant une active sécrétion, il se forme, de plus, dans le protoplasma, des vacuoles contenant un liquide incolore, et qu'alors la cellule excrète ses granulations zymogènes qui se dissolvent dans le liquide fourni par les vacuoles pour constituer le suc pancréatique. Il est presque superflu de faire remarquer combien ce processus est identique à celui découvert par Ranvier pour les cellules muqueuses (mucigène et formations vacuolaires, p. 249). En même temps que la cellule pancréatique excrète ses grains zymogènes et le liquide de ses vacuoles, ses fines granulations de prézymogène commencent à augmenter en nombre et en volume; elles grossissent ensuite, mûrissent pour ainsi dire, et sont portées graduellement vers la zone interne où elles s'accumulent en devenant de véritables grains zymogènes.

Granulations prézymogènes.

Canalicules inter-épithéliaux.—Dans nombre de glandes existe une disposition qui facilite l'excrétion du produit de la cellule glandulaire dans la cavité centrale du cul-de-sac; à cet effet, il y a entre les cellules sécrétantes, de fins canalicules creusés aux dépens de deux cellules juxtaposées et venant s'ouvrir dans la cavité centrale de l'acinus, de sorte que la cellule peut émettre son produit, non seulement dans cette cavité, directement par celle de ses faces qui limite cette cavité, mais encore, indirectement, par ses faces latérales, en versant son produit dans les canalicules intercellulaires.

C'est Langerhans qui, le premier (1869), constata cette disposition. Ayant poussé, par le canal pancréatique, une injection colorée dans le pancréas, il vit celle-ci remplir non seulement la lumière centrale des culs-de-sac (*a*, fig. 149), mais pénétrer entre les cellules mêmes, y dessinant de fins canaux (*b*,*c*, fig. 149) disposés radiairement autour de la cavité centrale, et se terminant, entre les cellules, par une extrémité légère-

Canalicules du pancréas.

1. J. Mouret, *Contribution à l'étude des cellules glandulaires* (Journal de l'anat. et de la physiol., mai 1895).

ment dilatée, piriforme, qui ne va pas jusqu'à la partie la plus périphérique de l'épithélium, mais s'arrête à mi-hauteur entre deux cellules. Bientôt après, Saviotti crut constater que ces fins canalicules intercellulaires non seulement iraient jusqu'au niveau de la limite externe des cellules, mais passeraient même entre celles-ci et leur membrane basale, dessinant un réseau périphérique, superficiel, à la surface externe de l'épithélium glandulaire.

Il est à peu près généralement reconnu aujourd'hui que les dispositions décrites par Langerhans sont exactes, du moins pour le pancréas, mais qu'il n'en est pas de même pour celles annoncées par Saviotti; cet auteur aurait été induit en erreur par le fait d'injections poussées trop fortement et arrivant à disloquer les cellules, à se répandre à leur entour en des voies artificiellement créées. C'est ce que démontrent les fines recherches de Ramon y Cajal, sur des pancréas traités par le bichromate de potasse, puis le nitrate d'argent (méthode de Golgi pour l'étude du système nerveux, voir septième partie, chapitre XXXVII), traitement qui produit un précipité noir exclusivement dans la substance sécrétée, sans avoir recours à une injection qui peut créer des voies artificielles. Par ce procédé d'imprégnation, Cajal a trouvé constamment, sur les culs-de-sac glandulaires du pancréas, la lumière centrale, imprégnée, hérissée de pointes et de massues divergentes, qui pénètrent entre les faces des cellules, sans dépasser environ la moitié de leur hauteur, c'est-à-dire répondant exactement aux canalicules radiés de Langerhans. La cavité du cul-de-sac glandulaire, dit Cajal, est ainsi une sorte de lac central, collecteur de plusieurs sources[1].

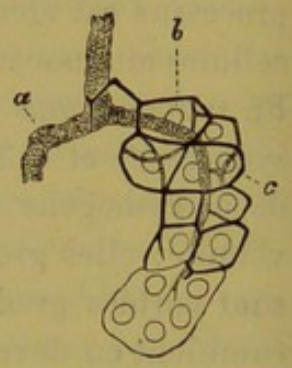


Fig. 149. — Pancréas du lapin.
a. Canal excréteur. — *b* et *c*. Canalicules inter-épithéliaux très fins (Frey).

Résultats récents.

Ces canalicules intercellulaires existent dans le foie, et forment ce qu'on nomme les *capillaires biliaires*, c'est-à-dire les premières voies collectrices, intercellulaires, pour l'excré-

Cas du foie.

1. Cajal et Sala, *Terminacion de los nervios y tubos glandulares del pancreas*. Barcelona, 1891.

tion de la bile. — Ranvier (Compt. rend. acad. des sciences, 29 décembre 1879) a trouvé de même, dans l'épithélium des glandes sudoripares, des espaces canaliculés, qui paraissent s'étendre ici jusqu'à la membrane propre ou basale. — On a signalé, mais le fait demande de nouvelles vérifications, des dispositions semblables dans les glandes salivaires.

Les canalicules intercellulaires de Langerhans ont donc une signification générale comme voies de l'excrétion cellulaire. Ces canalicules sont toujours d'une finesse extrême, mesurant environ 3 μ de diamètre.

Cellules épithéliales contractiles. — L'étude de diverses glandes a mis en évidence ce fait singulier que des cellules épithéliales peuvent se différencier en véritables éléments contractiles, très analogues aux fibres musculaires lisses (cinquième partie, chapitre XXVIII); et comme ces cellules épithéliales contractiles se trouvent surtout, du moins chez les mammifères, dans des glandes d'origine ectodermique, il se trouve que l'ectoderme est capable de donner naissance à des éléments musculaires qu'on ne voit en général provenir que du mésoderme. (Voir p. 214 les considérations générales déjà présentées à cet égard.)

Cellules contractiles ectodermiques.

Déjà Kœlliker en 1849, puis Heynold en 1874 avaient reconnu que le tube des grosses glandes sudoripares de l'aisselle possède, dans sa portion glomérulaire, une enveloppe formée par une couche de fibres musculaires lisses. Mais on pensait que les fibres cellules étaient situées en dehors de la membrane propre ou basale, c'est-à-dire séparées de l'épithélium proprement dit par cette membrane; ces fibres auraient donc été de provenance mésodermique, comme tout ce qui entoure un tube ou un cul-de-sac glandulaire et se trouve situé en dehors de sa membrane propre. Dès lors, la présence de ces fibres musculaires n'avait rien de bien particulier, puisqu'on en trouve de semblables dans la paroi conjonctive de presque tous les canaux excréteurs des glandes. Mais grand fut l'étonnement des histologistes lorsque, en 1879, Ranvier, d'une part, et Hermann, de l'autre, vinrent annoncer que ces fibres musculaires, dans les glandes sudoripares, sont en dedans de la membrane propre,

font par suite partie du revêtement épithélial du tube glandulaire[1]. Ce fait venait tellement à l'encontre des idées reçues que plusieurs histologistes et notamment Robin n'hésitèrent pas à nier le caractère contractile, musculaire de ces éléments[2]. Mais aujourd'hui il n'y a plus de doute : il est démontré que

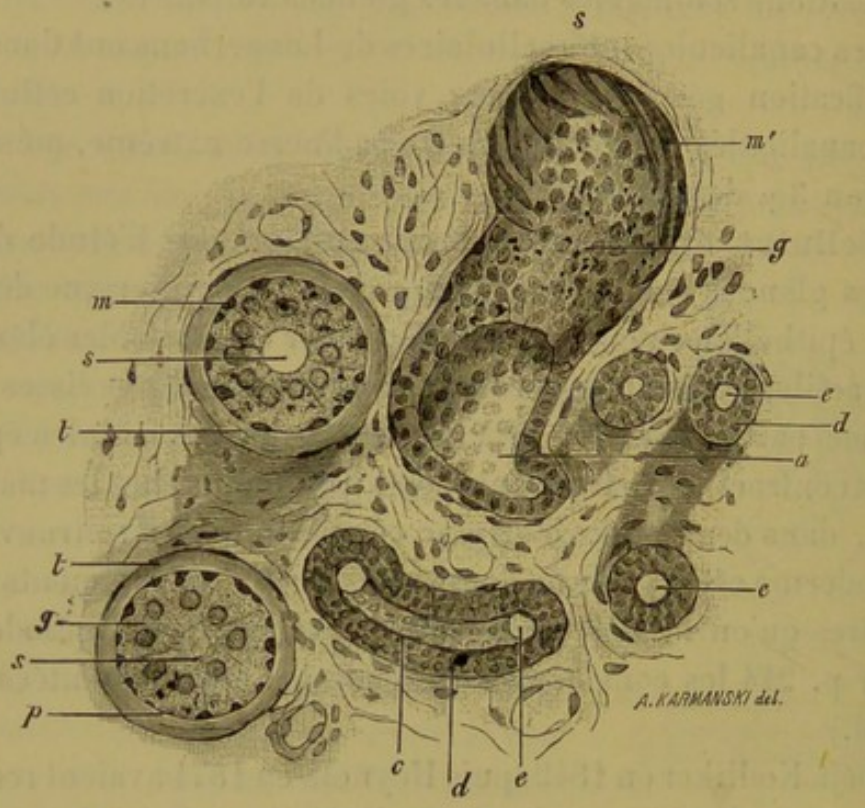


Fig. 150. — Glande sudoripare de la pulpe du doigt de l'homme.
(Coupe au niveau du *glomérule*.)

s. Tube sécréteur. — *a*. Ampoule du tube sécréteur au point où il se continue avec le canal excréteur. — *g*. Cellules glandulaires renfermant quelques granulations graisseuses, colorées en noir par l'acide osmique (la glande a été fixée par injection, dans les vaisseaux sanguins, d'une solution osmique à 1 p. 100). — *m*. Fibres musculaires (cellules contractiles). — *m'*. Ces mêmes éléments coupés obliquement. — *e*. Canal excréteur revêtu d'une double couche épithéliale (*d*). — *c*. Sa cuticule interne. — *p*. Membrane propre (vitrée) des canaux sécréteurs. — *t*. Tunique conjonctive (Ranvier).

Cas des glandes sudoripares.

les glandes sudoripares, et bien d'autres glandes analogues de divers vertébrés, possèdent des éléments réellement contractiles, et que ces éléments sont, de par leurs rapports et leurs origines, des cellules épithéliales.

1. G. Hermann, *Particularités relatives à la structure des glandes sudoripares* (Soc. de Biologie, 27 déc. 1879). — Ranvier, *Sur la structure des glandes sudoripares* (Acad. des Sciences, 29 décembre 1879).

2. Voir : A. Ficatier, *Étude anatomique des glandes sudoripares*. Thèse, Paris, 1881.

Dans les glandes sudoripares de l'homme, ces fibres lisses (fibres cellules) n'existent que dans le glomérule, c'est-à-dire dans la portion contournée (sécrétante) et non dans la portion droite ou portion excrétante du tube glandulaire (voir fig. 150). Elles y forment une rangée régulière, et sont disposées obliquement par rapport à l'axe du tube (*m'*, fig. 150); elles ne sont pas contiguës (*m*, fig. 151), c'est-à-dire qu'elles laissent

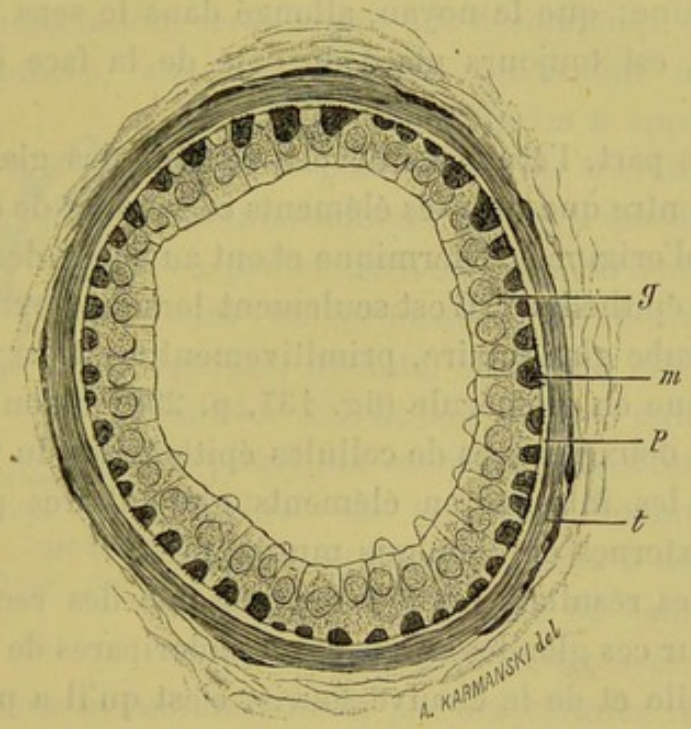


Fig. 151. — Coupe transversale de l'ampoule (fig. 150 en *a*) d'une glande sudoripare de la pulpe du doigt de l'homme.

g. Cellules glandulaires. — *m*. Cellules contractiles. — *p*. Membrane propre (vitrée). — *t*. Tunique conjonctive (Ranvier).

entre elles des espaces au niveau desquels les bases des cellules épithéliales proprement dites ou sécrétantes (*g*, fig. 151) viennent au contact de la membrane propre (*p*, fig. 151). Vues sur une coupe perpendiculaire à leur axe, elles figurent des séries régulièrement disposées de demi-cercles dont la convexité est tournée vers l'axe du tube glandulaire (*m*, fig. 150 et 151).

Cas des glandes cutanées des chéiroptères et des batraciens.

Mais c'est surtout sur les glandes cutanées de divers vertébrés que Ranvier a fait une étude complète de ces cellules musculaires épithéliales. La peau des chauves-souris renferme des glandes sécrétant de la sueur; elles ne sont pas tubulaires, mais

ovoïdes ou ampullaires, avec un canal sécréteur en tube. Dans la peau des batraciens, on trouve des glandes séreuses en forme d'outre[1]. Sur toutes ces glandes, on trouve, en allant de dehors en dedans : d'abord la membrane propre; en dedans de celle-ci, les cellules musculaires; puis, entre les fibres musculaires et la lumière du cul-de-sac, une rangée de cellules épithéliales glandulaires. Par dissociation, on peut isoler les cellules musculaires; on voit alors qu'elles sont fusiformes, mais incurvées en demi-lune; que le noyau, allongé dans le sens de l'axe de la cellule, est toujours placé du côté de la face convexe de celle-ci.

D'autre part, l'étude du développement des glandes sudoripares montre que tous les éléments cellulaires de ces glandes sont bien d'origine ectodermique et ont au début des caractères purement épithéliaux. C'est seulement lorsque l'extrémité profonde du tube glandulaire, primitivement droit, se recourbe et se pelotonne en glomérule (fig. 137, p. 290), qu'on commence à voir les deux rangées de cellules épithéliales du tube se différencier, les internes en éléments glandulaires proprement dits, les externes en éléments musculaires.

Observation directe de la contraction de ces éléments.

Mais les résultats les plus intéressants des recherches de Ranvier sur ces glandes séreuses ou sudoripares de la peau de la grenouille et de la chauve-souris, c'est qu'il a pu observer directement, au microscope, la contraction de ces fibres musculaires épithéliales, par exemple en expérimentant sur la membrane nictitante (de la grenouille) excitée par un courant électrique. Ces éléments ne se contractent pas tous en même temps; ainsi la glande (en forme d'outre ou d'ampoule) diminue de volume, mais irrégulièrement, présentant des parties plus rentrantes, et au niveau de chaque partie rentrante on voit une fibre musculaire devenue plus épaisse, c'est-à-dire plus énergiquement contractée que ses voisines. C'est par ce mécanisme que les glandes sudoripares rejettent au dehors la sueur que le travail des cellules sécrétoires a accumulée dans leur intérieur, et on comprend ainsi comment, sur une peau sèche, on peut

Leur rôle dans l'acte d'excrétion.

1. Ranvier. *Le mécanisme des sécrétions* (Journal de micrographie de Pelletan, 1884 et 1887).

voir tout à coup, sur l'influence d'une émotion ou d'une action nerveuse quelconque, perler de grosses gouttes de sueur.

La connaissance de cellules épithéliales contractiles, à type nettement musculaire (myo-épithéliales), dans les glandes sudoripares des mammifères et dans les glandes équivalentes des batraciens, a ramené l'attention sur une disposition décrite par Boll, relativement à la membrane basale ou membrane propre des glandes. Cet auteur a vu des noyaux dans cette membrane, et, par la dissociation, serait arrivé à la décomposer en cellules plates, ramifiées, anastomosées, et constituant un réseau (fig. 152). C'est ce qu'on a appelé *les cellules en panier*. Or, les travaux les plus récents semblent indiquer que ces cellules en panier existent bien réellement, mais sont indépendantes de la membrane propre, hyaline, amorphe; elles seraient situées en dedans d'elle, entre elle et l'épithélium sécréteur. Les recherches de Lacroix[1] sur la glande mammaire paraissent très significatives à cet égard. Il a vu les acini, comme les canaux excréteurs de cette glande, tapissés, à la face interne de leur membrane vitrée, par des cellules ramifiées et anastomosées, constituant un réseau continu, le tout identique à ce que Boll avait décrit, notamment pour la glande lacrymale. Plusieurs caractères de ces cellules lui paraissent de nature à permettre de les rapprocher des cellules musculaires, notamment la fibrillation délicate de leur substance, et la situation constante du noyau à la surface et non dans le plein du réseau. Il semble donc que les cellules en panier doivent avoir une importance générale dans le mécanisme des glandes, dont, par leur contraction, elles pourraient expulser le contenu.

Cas des cellules dites *en panier*.

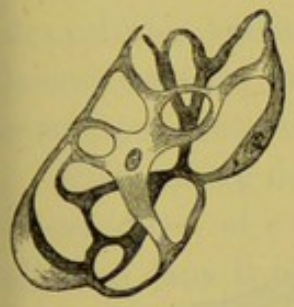


Fig. 152. — *Cellules en panier*, isolées par macération ; glande sous-maxillaire du chien (Frey).

De ces faits et de ces interprétations, il faut encore rapprocher cet autre fait que les cellules épithéliales des canaux sécréteurs des glandes salivaires sont des éléments cylindriques dont

Cellules striées des canaux excréteurs.

1. Lacroix, *De l'existence des cellules en panier dans l'acinus et les conduits excréteurs de la glande mammaire* (Compte rendu Acad. des Sciences. 29 oct. 1894).

le protoplasma, ainsi que Pflüger a été des premiers à le signaler (1869), présente une striation très régulière, parallèle à l'axe de l'élément (voir ci-dessus la fig. 144 en I). Pour nombre d'auteurs cette striation indiquerait que ces cellules sont contractiles et agiraient activement, pour favoriser l'excrétion. Ranvier admet cette hypothèse, mais il déclare qu'il a vainement cherché à la vérifier par l'observation directe, n'étant pas parvenu à trouver un objet d'étude favorable qui permette de con-

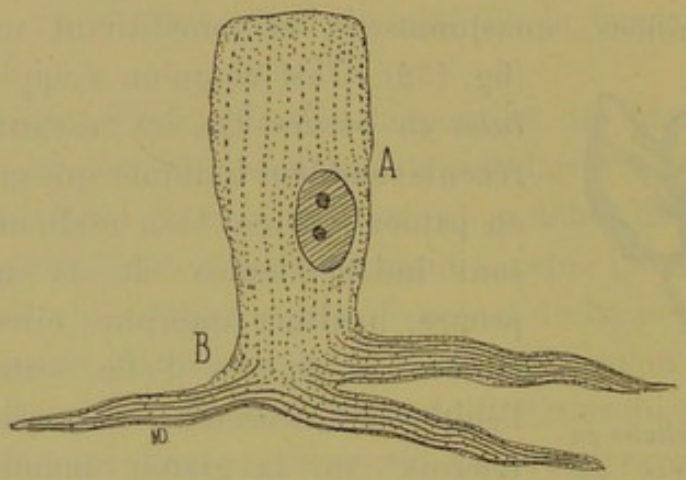


Fig. 153. — Cellule myo-épithéliale (Hydre d'eau douce).
A. Le corps cellulaire épithélial. — B. Sa partie profonde se prolongeant en fibres contractiles.

stater, sous le microscope, la contraction de ces cellules striées des conduits excréteurs.

Cellules myo-épithéliales. — Nous ne saurions, à propos de cette présence de cellules épithéliales contractiles dans les glandes, nous dispenser de faire remarquer que ce n'est pas là le seul cas de fonctions motrices dévolues à des éléments épithéliaux, chez les vertébrés, et que, chez certains invertébrés inférieurs, ce sont les cellules épithéliales ectodermiques et endodermiques, qui seules donnent naissance à des fibres musculaires. Chez les vertébrés, il nous suffira de rappeler les cellules à cils vibratiles. Chez les invertébrés, nous faisons allusion aux faits démontrés par Kleinenberg, en 1872, chez l'hydre d'eau douce. Le corps de cet animal, réalisant la disposition primitive de la gastrula (p. 185), se réduit à un sac muni d'une seule ouverture, et dont les parois ne sont formées

Éléments contractiles ectodermiques et endodermiques.

que par deux couches de cellules, l'une dite *ectoderme*, l'autre *endoderme*, et répondant exactement à l'ectoderme et à l'endoderme de la gastrula; il n'y a pas de mésoderme ; cependant, entre l'ectoderme et le mésoderme, il y a une couche de fibres contractiles, par l'action desquelles se meut l'animal ; mais ces fibres contractiles sont des prolongements de cellules ectodermiques et endodermiques. En effet, certaines cellules ectodermiques par exemple (fig. 153), présentent, à la base de leur corps, des prolongements plus ou moins nombreux qui se disposent parallèlement au plan de la surface du corps, au-dessous de l'ectoderme, et forment, avec les prolongements semblables venus des cellules voisines, une véritable couche de fibres musculaires, dont on constate en effet les contractions. Il en est de même pour les cellules de l'endoderme.

Cellule *neuro-musculaire* de Kleinenberg.

Kleinenberg donna à ces éléments le nom de cellules *neuro-musculaires*, et c'est sous cette dénomination qu'il y a été fait allusion dans la plupart des traités d'histologie ; il voulait indiquer ainsi que des deux parties de la cellule, celle qui est le corps proprement dit, renfermant le noyau, placée entre les autres cellules épithéliales et recevant par suite les excitations extérieures, joue le rôle d'élément nerveux, transmettant ces excitations aux prolongements sous-jacents qui jouent le rôle d'éléments musculaires. Or, il a été reconnu depuis que, dans l'ectoderme de l'hydre d'eau douce, il est d'autres cellules épithéliales, découvertes par Rouget, qui émettent, par leur partie profonde, de très fines fibrilles ayant le caractère de fibrilles nerveuses, et allant précisément se terminer dans les prolongement ou fibres contractiles sus-indiquées. Ces dernières cellules, méritant bien le nom de *neuro-épithéliales*, il était devenu impossible de conserver aux premiers le titre de neuro-musculaires; on les nomme donc aujourd'hui *myo-épithéliales*.

Mieux dite *myo-épithéliale*.

Cette notion de la cellule myo-épithéliale est de la plus grande importance; elle nous montre que chez les métazoaires inférieurs, réduits à un ectoderme et un endoderme, sans mésoderme interposé, les fonctions musculaires sont accomplies par des cellules épithéliales ectodermiques et endodermiques. Chez les métazoaires supérieurs, et notamment les vertébrés, avec la

présence d'un mésoderme, c'est aux éléments de celui-ci qu'échoit la fonction musculaire, et nous verrons en effet que les éléments des muscles dérivent tous du mésoderme ; mais à cette loi générale peuvent exister quelques exceptions particulières : elles sont très rares ; quelques cellules épithéliales ectodermiques peuvent se souvenir, qu'on nous passe l'expression, de leur aptitude ancestrale à jouer le rôle d'éléments de contraction : le seul exemple bien incontestable que nous en connaissions nous est présenté par les cellules myo-épithéliales (nous pouvons maintenant leur donner ce nom) des glandes sudoripares des mammifères, et des glandes analogues des batraciens ; peut-être, ainsi que nous l'avons indiqué, faudra-t-il y joindre aussi les cellules en panier des glandes acineuses et les cellules épithéliales striées de leurs conduits excréteurs.

QUATRIÈME PARTIE

LES TISSUS DE SUBSTANCE CONJONCTIVE

Depuis Reichert (1845) et Virchow (1851)[1], on groupe, sous le nom de *tissus de substance conjonctive*, les tissus conjonctifs, cartilagineux et osseux. C'est qu'en effet ces tissus ont un grand nombre de caractères communs. Tous ils sont formés de cellules entre lesquelles est une substance intercellulaire abondante et solide. Cette substance peut être très molle (certains tissus conjonctifs), ou bien résistante (cartilage), ou enfin très dure (os) ; mais elle est généralement en quantité telle que sa masse totale dépasse celle des cellules entre lesquelles elle est disposée ; de sorte que c'est elle qu'on a vue et reconnue avant les cellules, ce qui lui avait fait donner le nom de *substance fondamentale*.

Caractères communs.

Substance dite fondamentale.

On l'avait même autrefois considérée comme étant la matrice (ancienne théorie de la genèse) des cellules qu'elle renferme, et c'est dans ce sens qu'on entendait cette dénomination de substance fondamentale ; ces théories ont été renversées, et cependant cette dénomination peut être conservée, mais entendue seulement dans ce sens, que, dans les fonctions que remplissent ces divers tissus (fonctions qui consistent à soutenir les organes ou leurs éléments propres, à les relier entre eux, à les séparer, à en combler les interstices), le rôle principal, fonda-

1. Reichert, *Bemerkungen zur vergleichenden Naturforschung über das Bindegewebe, etc.* Dorpat, 1845. — Virchow, *Mémoire sur le tissu conjonctif* (Wurzburger Verhandlungen der Physik.-med. Gesellschaft, 1851, tome II, p. 150). — *Pathologie cellulaire*. Trad. fr. 4e édit. Paris, 1874.

mental, est rempli par cette substance intercellulaire, qui est produite par les cellules. En effet, au début de leur formation, tous ces tissus ne sont constitués que par des cellules, entre lesquelles s'accumule peu à peu la substance fondamentale élaborée par elles, et sur laquelle les cellules continuent à exercer une action nutritive modificatrice.

D'autre part, il y a de grands *rapports chimiques* entre les substances fondamentales de ces divers tissus : la géline, que l'on retire du tissu conjonctif, se transforme en gélatine par la coction, comme l'osséine des os ; et la chondrine du cartilage ne diffère guère de la gélatine.

Substitutions et équivalence de ces tissus de squelette.

Dans la série animale, ces tissus se *remplacent*, se *substituent* très souvent l'un à l'autre : ainsi la sclérotique, la plus externe des membranes du globe oculaire, est formée chez tel animal de tissu conjonctif, chez un autre de cartilage, chez un autre enfin de tissu osseux. Chez un même animal, dans un même organe, ils se continuent parfois graduellement l'un avec l'autre : les cartilages articulaires se continuent avec l'os sur lequel ils reposent ; le tissu conjonctif des tendons, à leur insertion sur l'os, pénètre dans celui-ci et arrive à faire réellement partie de la substance osseuse elle-même. Enfin, dans leur développement, pour la formation d'un même organe, on voit ces tissus se succéder, se substituer l'un à l'autre, la pièce squelettique osseuse étant par exemple précédée par une pièce cartilagineuse semblable. Comme, nous le répétons, ces trois tissus forment principalement des pièces de soutien, on désigne aussi leur ensemble sous le nom de *tissus du squelette*.

Premier rang à donner au tissu conjonctif.

De ces trois tissus, c'est le tissu conjonctif qui est le plus répandu ; c'est lui qui précède les autres et leur donne naissance ; c'est donc par son étude que nous devons commencer.

PREMIÈRE DIVISION : TISSU CONJONCTIF

Le tissu conjonctif se présente sous plusieurs formes qui sont au premier abord très différentes, mais qui sont toutes composées cependant des mêmes *éléments*, dans des proportions diverses, et parfois avec la prédominance presque exclusive de l'un d'eux. Nous étudierons donc d'abord ces éléments; puis nous verrons comment ils se combinent, selon les cas, en proportions diverses.

CHAPITRE XVII

ÉLÉMENTS DE TISSU CONJONCTIF (TISSU CONJONCTIF LACHE)

Pour étudier les éléments qui constituent toutes les espèces de tissu conjonctif, nous nous adresserons à une de ces espèces en particulier, celle où ces éléments sont le plus faiblement isolables, celle qui en même temps est la plus répandue et affecte les caractères les plus généraux, c'est-à-dire à l'espèce ou variété dite *tissu conjonctif lâche*, que nous allons de suite définir. Nous emprunterons cependant aussi dès maintenant quelques exemples aux éléments conjonctifs des tendons.

Le tissu conjonctif lâche et ses éléments. — Quand on dissèque un vertébré quelconque, on trouve sous la peau, de même qu'entre les muscles et entre les divers organes, une substance d'aspect blanchâtre, se laissant facilement étirer, de consistance molle et gluante. C'est le *tissu conjonctif lâche*. Pour en observer les éléments, on peut, dans une goutte d'eau, dissocier un petit fragment de cette glu blanchâtre; mais il est préférable d'opérer cette dissociation sur le tissu encore en place, par le procédé de la *boule d'œdème*, de Ranvier. A cet

Préparation des trois éléments du tissu conjonctif.

effet, on injecte, sous la peau d'un cadavre, à l'aide d'une canule piquante, le contenu d'une seringue de Pravaz, pleine d'eau ou d'une solution d'acide picrique. A l'extrémité de la canule, le liquide ainsi poussé se glisse entre les éléments du tissu conjonctif, les isole, s'accumule dans les espaces ainsi produits et forme une boule d'œdème, dont on peut ensuite, avec des ciseaux, exciser un petit fragment; mis entre lamelle et lamelle ce fragment montre, à l'état de dissociation, les éléments du tissu, qui sont au nombre de trois, savoir (fig. 154):

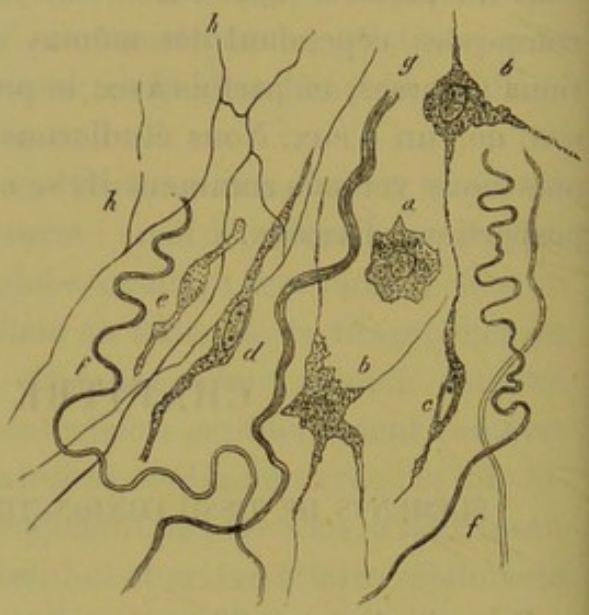


Fig. 154. — Éléments de tissu conjonctif de la grenouille.

a. Leucocyte ou cellule migratrice. — *b*. Cellule étoilée du tissu conjonctif. — *d*, *c* et *e*. Cellules conjonctives d'aspect fusiforme. — *f*, *g*, fins faisceaux de fibrilles conjonctives. — *h*. Réseau de fibres élastiques.

1° Les *faisceaux de fibrilles conjonctives*. Ils apparaissent comme de longues mèches de fins cheveux, c'est-à-dire forment des bandes plus ou moins ondulées et striées parallèlement à leur longueur (*g*, fig. 154); par places, ces faisceaux de fibrilles présentent des étranglements (fig. 155). Par l'addition d'une goutte d'acide acétique à la préparation, ces faisceaux se gonflent, leur striation disparaît (fig. 157), puis ils deviennent transparents et finalement disparaissent, semblant se dissoudre dans le liquide ambiant. Alors on aperçoit beaucoup mieux l'élément suivant qui était plus ou moins voilé par l'abondance des faisceaux de fibrilles conjonctives, et qui résiste indéfiniment à l'action de l'acide acétique.

Fibrilles conjonctives en faisceaux.

2° *Fibres élastiques*. Ce sont des fibres larges de 1 à 10 μ, à contours très nets, d'aspect homogène et brillant (*h*, fig. 154). Quand on les suit sur une certaine étendue, on les voit se bifurquer; puis, en suivant une branche de bifurcation, on la voit alors s'anastomoser avec une branche semblable émanée d'une

Fibres élastiques en réseaux.

fibre voisine. Ces fibres élastiques, dans une préparation par dissociation, sont rarement rectilignes, mais d'ordinaire onduleuses, ou, pour mieux dire, crêpées et contournées en tire-bouchon (fig. 153).

3° *Cellules conjonctives.* Dans les préparations sus-indiquées, mais mieux encore quand on fait la dissociation en employant comme liquide une solution de carmin qui colore le protoplasma et les noyaux, on aperçoit des cellules de forme assez variable (*a*, *b*, *c*, *e*, fig. 154) ; ce sont des plaques, souvent très minces, de protoplasma granuleux avec un noyau. Ces cellules sont généralement plates, quelquefois arrondies et leur protoplasma forme des prolongements qui peuvent aller s'anastomoser avec ceux d'une cellule voisine ; parfois elles sont étoilées (*b*, *b*, fig. 154).

Cellules d'aspects divers.

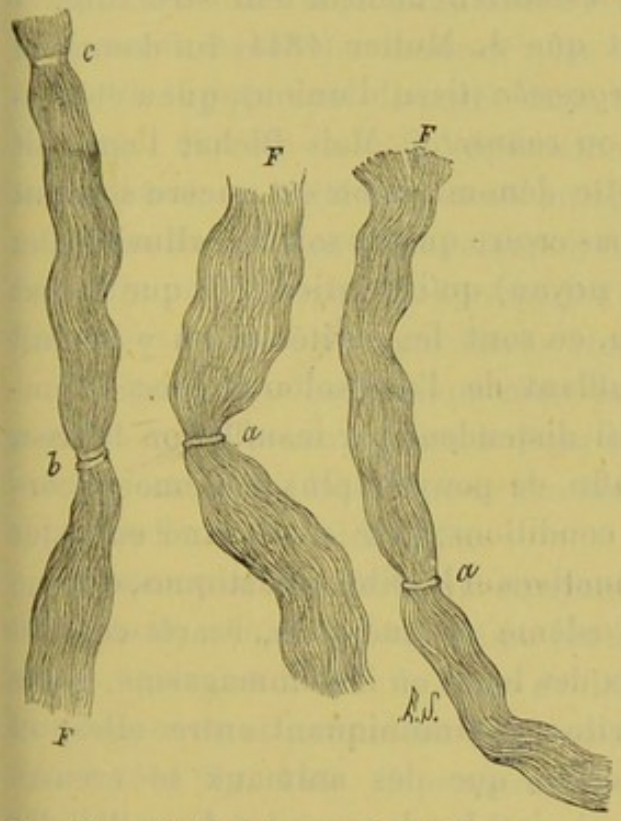


Fig. 153. — Trois faisceaux de fibrilles conjonctives (tissu conjonctif rétro-péritonéal de l'homme), examinés dans la sérosité de l'œdème.

F. Substance fibrillaire des faisceaux. — *a*, *a*. Colliers annulaires. — *b*. Collier ou fibre spirale. — *c*. Collier annulaire peu marqué (Ranvier).

Tels sont les trois éléments essentiels de toutes les variétés du tissu conjonctif et notamment du tissu conjonctif lâche. Nous allons reprendre avec détail l'étude de chacun d'eux ; mais auparavant voyons les divers noms qu'on a donnés au tissu conjonctif lâche et cherchons à expliquer ces noms.

Synonymie du tissu conjonctif lâche. — Ce n'est pas d'après ses éléments que le tissu conjonctif lâche a été dénommé. Le nom de *conjonctif* vient de ce qu'il forme des masses de remplissage interposées entre les organes, ou entre les parties

Origine du terme *tissu conjonctif* (*conjungere*).

d'un même organe, et servant à les réunir (*conjungere*), aussi bien, du reste, qu'à les séparer. Aussi Bichat lui donnait-il le nom de *tissu unissant* ou *système unissant*. « Placées autour des organes, disait-il, les différentes parties de ce système servent en même temps et de lien qui les unit, et de corps intermédiaire qui les sépare. Prolongées dans l'intérieur de ces mêmes organes, elles concourent essentiellement à leur structure. » C'est donc d'après Bichat que J. Muller (1841) lui donna en allemand le nom de *Bindegewèbe* (tissu d'union), qui a été traduit par *tissu conjonctif* ou *connectif*. Mais Bichat l'appelait aussi *tissu cellulaire*, et cette dénomination est encore souvent employée. Il ne faudrait pas croire qu'il y soit fait allusion aux cellules (protoplasma et noyau) qu'il contient. Ce que Bichat appelait *cellule* de ce tissu, ce sont les cavités qu'on y produit artificiellement en y insufflant de l'air, selon le procédé em-

Signification des termes *tissu cellulaire* ou *lamineux*.

ployé par les bouchers qui distendent par insufflation le tissu conjonctif sous-cutané, afin de pouvoir plus facilement écorcher l'animal. Dans ces conditions, l'air se répand entre les faisceaux de fibrilles conjonctives et les fibres élastiques, comme le liquide de la boule d'œdème sus-indiquée, écarte ces éléments, se creuse entre eux des loges où il s'emmagasine, loges incomplètement circonscrites, communiquant entre elles, et qui sont comparables à celles que des animaux se creuseraient en allant se loger et circuler dans un tas de paille. En un mot, ces loges, ces cellules ne préexistent pas, elles sont artificiellenent produites par l'écartement des fibres sur certains points et leur tassement sur d'autres. C'est d'après un semblable ordre d'idées qu'on a aussi employé le nom de *tissu lamineux*, faisant allusion aux lames incomplètes, produites par tassement des fibres ou par étirement de l'ensemble du tissu.

Si la présence de faisceaux de fibrilles conjonctives et de fibres élastiques nous permet de comprendre ces divers noms, en nous montrant qu'ils répondent à des dispositions artificielles de ces faisceaux et fibres, cette composition nous permet aussi de caractériser dès maintenant les diverses variétés du tissu conjonctif. Ces variétés comprennent deux grands groupes : le tissu conjonctif *lâche* ou *diffus* et les tissus conjonctifs

modelés. — Dans le tissu conjonctif *lâche* ou *diffus*, les faisceaux conjonctifs et les fibres élastiques sont jetés sans ordre, s'entre-croisant irrégulièrement dans tous les sens, comme les brins d'un tas de paille ou d'un paquet d'étoupe; aussi la paille ou l'étoupe servent-elles à emballer, à remplir les interstices entre des objets, et nous avons vu que le tissu conjontif lâche remplit des rôles analogues dans l'économie. — Dans les tissus conjonctifs *modelés* au contraire, les faisceaux conjonctifs et les fibres élastiques sont disposés dans un ordre défini, ou parallèlement et côte à côte (ligaments, tendons), ou tassés en membranes, ou nattés et tressés en appareils d'enveloppe (aponévroses, membranes d'enveloppe), de même qu'avec des brins de paille ou d'étoupe régulièrement disposés, on fait des cordes, des nattes et même de grossières étoffes.

Deux grands groupes de tissus conjonctifs (*diffus* ou *modelé*).

Ces premières indications nous permettant de mieux comprendre ce qu'est en général le tissu conjonctif, et en particulier le tissu conjonctif lâche, nous pouvons passer à une étude plus approfondie de ses éléments.

Faisceaux de fibrilles conjonctives. — Ces faisceaux en forme de colonnes (leur coupe est arrondie, fig. 158), plus ou moins épais (en moyenne 100 μ de diamètre), sont striés selon leur longueur et paraissent composés de fines fibrilles placées côte à côte (fig. 155). Cependant on a cru longtemps que ces fibrilles n'existeraient pas réellement, et Reichert pensait qu'il ne s'agit là que d'une substance homogène striée par un fin plissement. Mais par l'action de l'acide osmique ou de l'acide picrique, ou simplement en dissociant dans l'eau les faisceaux conjonctifs d'un tendon de bœuf, on peut isoler les fibrilles composantes, et s'assurer de la réalité de leur existence, car on les voit alors (fig. 156) se croiser, se recourber, s'accrocher en anse les unes sur les autres, selon les hasards de la dissociation. Mais ces fibrilles sont si minces qu'elles échappent à peu près à toute mensuration; elles ne présentent donc pas de contour, c'est-à-dire ne sont pas limitées par deux lignes, mais apparaissent chacune comme un simple trait.

Les fibrilles sont bien réelles.

Ces faisceaux de fibrilles conjonctives se comportent, vis-à-vis de divers réactifs, d'une manière tout à fait caractéristique.

Gonflement et transparence par l'acide acétique.

Par divers *acides*, et spécialement par l'action de l'acide acétique, ils se gonflent (fig. 157), leurs fibrilles s'effacent, ils deviennent transparents au point qu'ils ne sont plus visibles et qu'ils semblent s'être dissous. Mais en réalité il n'y a pas eu dissolution, car par le simple lavage à l'eau, et mieux encore en

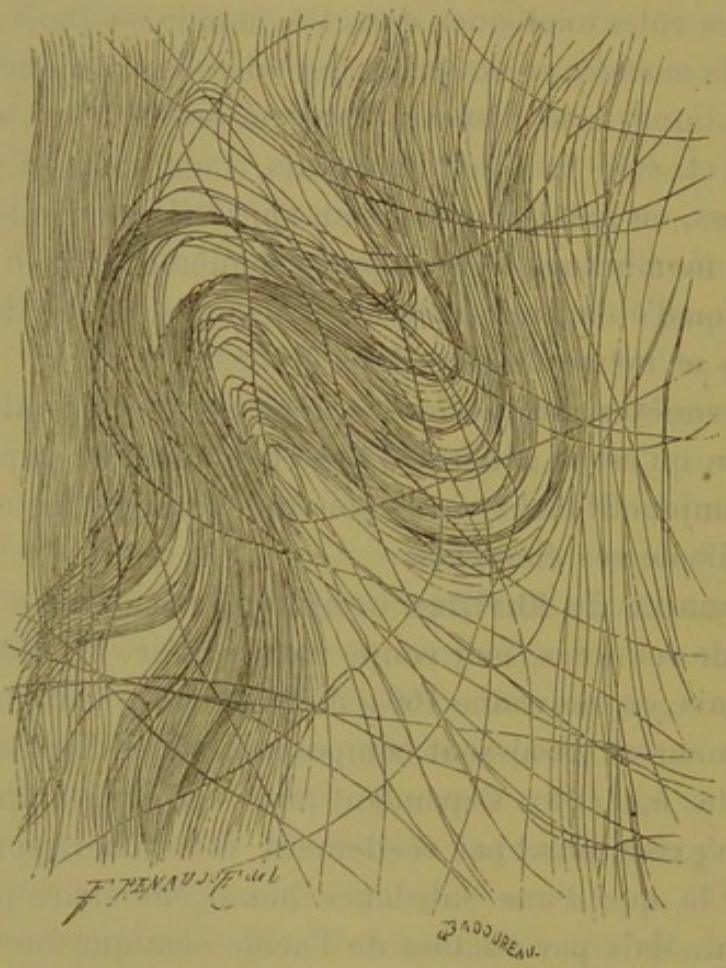


Fig. 156. — Fibrilles conjonctives isolées : tendon de l'homme dissocié avec les aiguilles après vingt-quatre heures de macération dans l'acide picrique. — Les faisceaux tendineux (faisceaux conjonctifs) sont décomposés en fibrilles. — Grossissement de 800 diamètres (Ranvier).

neutralisant l'acide par une faible solution alcaline, on voit réapparaître le faisceau avec sa striation, c'est-à-dire ses fibrilles. Ranvier a montré que cette action de l'acide acétique sur le faisceau résulte de ce que cet acide produit sur chaque fibrille élémentaire un *gonflement* avec raccourcissement ; en se gonflant les fibrilles s'appliquent plus exactement les unes contre les autres, et forment ainsi un milieu homogène que la lumière

traverse sans éprouver les réfractions multiples qui donnent à l'œil l'impression de fibrilles distinctes sous forme de stries. Quoi qu'il en soit, on conçoit combien l'acide acétique est précieux à l'histologiste pour rendre transparentes les masses opaques de tissu conjonctif et y faire apparaître par exemple des tubes glandulaires qui y sont plongés ; aussi cet acide a-t-il été dès longtemps employé pour éclaircir les préparations de divers organes, et il a même été trop longtemps le seul réactif qui se trouvait sur la table de certains histologistes (voir p. 46).

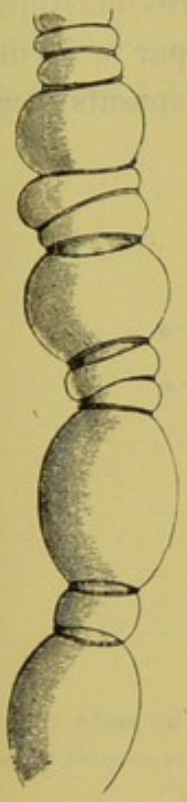


Fig. 157. — Faisceau de tissu conjonctif traité par l'acide acétique. (Gonflement et transparence du faisceau sous l'influence de ce réactif.)

Effet de la coction (*gélatine*).

La *coction* fait également pâlir et disparaître les faisceaux de fibrilles conjonctives ; mais alors il y a véritable dissolution, car la substance de ces faisceaux est transformée en *gélatine*, en colle ; et c'est en effet avec le tissu conjonctif, notamment avec celui de certains poissons (vessie natatoire), qu'on prépare la gélatine et la colle (ichthyocolle).

Enfin, dernier caractère chimique à signaler, la substance des faisceaux conjonctifs a la propriété de se combiner avec le *tannin* et de donner ainsi un composé imputrescible ; tel est le cuir qu'on prépare (tannage) par une longue macération du derme (peau) dans des solutions de tannin.

Gaine du faisceau conjonctif. — Le faisceau conjonctif est donc formé de fines fibrilles, unies sans doute les unes contre les autres par une substance qui fait office de ciment ; mais de plus ces faisceaux sont entourés d'une gaine particulière. En effet, lorsqu'on fait agir sur eux l'acide acétique qui les gonfle, on remarque que ce gonflement n'est pas régulier et que le faisceau est étranglé de distance en distance (fig. 157) ; au niveau de ces étranglements il y a une sorte de collier, qui a l'aspect d'une fibre tantôt en anneau transversal ou oblique, tantôt à trajet spiroïde (*a*, *b*, *c*, fig. 155). Henle avait pensé qu'il y aurait

Colliers annulaires.

là en effet des *fibres élastiques*, opinion qui, jusque dans ces derniers temps, a été soutenue par divers auteurs (Retzius, Boll). Or les fibres élastiques ont des réactions très caractéristiques (voir ci-après), qui ne sont pas du tout celles de ces colliers annulaires spiroïdes. Ces colliers ne sont pas colorés par l'éosine, mais bien par le carmin; ils se dissolvent dans la potasse; ce sont précisément les réactions inverses de celles des fibres élastiques. Ranvier a montré que, sur des faisceaux traités par le carmin, les colliers annulaires ne sont que des épaississements locaux

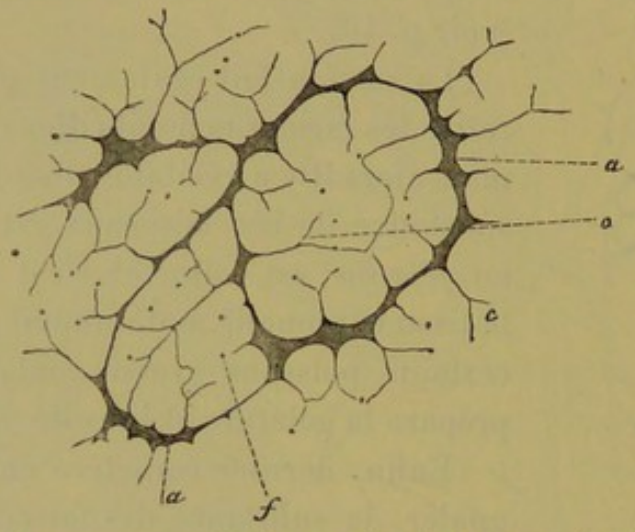


Fig. 158. — Coupe transversale d'un tendon de la queue d'un jeune rat.
a. Limite d'un faisceau. — *c*. Cloisons. — *f*. fibres liées aux cloisons et coupées transversalement. — Grossissement de 400 diamètres (Ranvier).

d'une gaine ou enveloppe qui entoure le faisceau sur toute sa longueur (*a*, fig. 158). Sur des coupes transversales du faisceau cette gaine émet, par sa face interne, de fines expansions membraneuses qui cloisonnent le faisceau (*c*, *f*, fig. 158), et qui, s'anastomosant les unes avec les autres, donnent à la coupe du faisceau une disposition réticulée.

Fibres élastiques. — Elles ont un aspect homogène, réfringent, c'est-à-dire brillant, comme se présenteraient de minces fils de verre étiré. Nous avons dit qu'elles se bifurquent et s'anastomosent (*h*, fig. 154), de manière à former des réseaux, qui ont des aspects divers selon la grandeur des mailles et l'épaisseur des fibres qui les circonscrivent (*b*, fig. 159). Souvent, dans des réseaux à très larges mailles, on trouve quelques

Réseaux élastiques.

mailles très petites au niveau des points de bifurcation ou d'anastomoses, car il y a là comme des séries de petits chiasma par échange de prolongements d'une fibre à l'autre. Le diamètre des fibres élastiques est de 1 à 10 μ et plus; elles ont 2 μ dans le derme de la peau, 5 μ dans les ligaments jaunes. Quand elles sont très épaisses, avec mailles nombreuses et petites, leur ensemble prend l'aspect d'une membrane percée de trous (*membranes fenêtrées* des parois artérielles, fig. 160). Quand elles sont en place, sur une coupe, elles ont une direction rectiligne; mais,

Membranes fenêtrées.

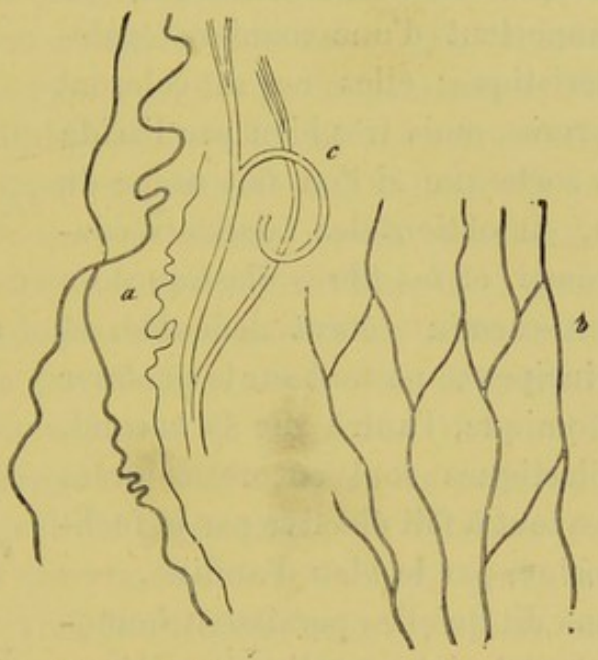


Fig. 159. — Fibres élastiques du tissu conjonctif de l'homme.
a. Fibres isolées. — *b*. Fibres en réseau. — *c*. Fibre rompue et enroulée sur elle-même.

déplacées, dans une préparation par dissociation, elles sont flexueuses et contournées (*a*, *c*, fig. 159); c'est qu'en effet ces éléments sont très élastiques, et reviennent sur eux-mêmes quand ils sont libres; s'ils sont brisés, les extrémités des fragments s'enroulent en boucle ou en tire-bouchon, vrilles de vigne, etc. (*c*, fig. 159).

Leurs réactions sont tout à fait caractéristiques. Elles résistent à la *coction* (ne se dissolvent pas, ne donnent pas de gélatine); elles résistent aux *acides* (ne se gonflent pas, ne deviennent pas plus transparentes); ce sont là autant de caractères inverses de ceux des faisceaux de fibrilles conjonctives. Elles

Résistance à la coction, aux acides, etc.

résistent semblablement à l'action du suc gastrique, à celle de la potasse et des alcalis énergiques en général; mais cette résistance remarquable vis-à-vis de tant d'agents, disparaît en présence de l'inflammation, car, dans un tissu enflammé, ce sont les fibres élastiques qui s'évanouissent les premières par une sorte de fonte. La substance qui les compose a été dite par les chimistes *élasticine*, laquelle ne peut être dissoute qu'en l'attaquant par les acides après plusieurs jours de coction.

Colorations électives.

Vis-à-vis des *substances colorantes*, ces fibres se comportent d'une manière également caractéristique; elles ne se colorent pas par le carmin, mais très bien par l'acide picrique, de sorte que si l'on fait usage du picro-carmin, on obtient les faisceaux conjonctifs en rouge, et les fibres élastiques en jaune, le picro-carmin s'étant dédoublé, et l'un de ses principes se portant sur le premier élément anatomique, l'autre sur le second. Les fibres élastiques sont encore colorées d'une manière tout à fait élective par la fuchsine, par l'éosine, par le bleu d'aniline.

Fig. 160. — Réseau élastique des parois de l'aorte.

1. Chez le bœuf. — 2. Chez le cheval.

Nous avons dit qu'elles paraissent homogènes; cependant, traitées par l'acide osmique en solution aqueuse à 1 p. 100, elles paraissent striées en travers, et l'examen avec un très puissant grossissement montre alors que cette striation est produite par des *grains réfringents placés en série*. En colorant les fibres élastiques par l'éosine, puis en les faisant macérer pendant vingt-quatre heures dans une solution de potasse à 40 p. 100, on les voit formées de grains roses séparés les uns des autres par des intervalles incolores; Ranvier, qui a indiqué cette réaction, en a conclu que les fibres élastiques sont formées par des grais soudés bout à bout.

Grains en série.

Cellules du tissu conjonctif. — Longtemps on a ignoré les éléments cellulaires du tissu conjonctif. Henle n'y avait pu découvrir que des noyaux, et on pensait que ceux-ci étaient les

derniers restes de cellules préexistantes, mais dont tout le corps cellulaire se serait transformé en fibres. En 1851, Virchow montra que ces noyaux sont entourés d'un corps protoplasmique, et c'est à Virchow qu'appartient ainsi la découverte des cellules du tissu conjonctif; mais il n'eut cependant qu'une notion erronée de la constitution de ces cellules. Les voyant sur des coupes, et notamment sur des coupes de tendons, placées dans les intervalles des faisceaux conjonctifs, il crut que tout l'espace stellaire circonscrit par la juxtaposition de trois ou quatre faisceaux représentait le corps cellulaire de ces éléments (voir la fig. 158). Il décrivit donc ceux-ci comme des cellules munies d'une membrane d'enveloppe, avec des prolongements creux, s'anastomosant d'une cellule à l'autre. C'était une cellule selon le type que nous avons appelé schéma de Schleiden-Schwann (voir p. 25). Virchow pensa que, par leurs cavités et celles de leurs prolongements anastomosés, ces cellules étaient les voies de circulation de la lymphe, du plasma sanguin dans l'intimité du tissu, et il leur donna le nom de *cellules plasmatiques*, dénomination qui a été employée pendant près de vingt ans. Mais en 1869, Ranvier[1] renversa entièrement cette manière de voir, en montrant que la prétendue cellule plasmatique de Virchow n'est autre chose qu'un espace interfasciculaire (*a*, *a*, fig. 158), dans lequel on trouve, il est vrai, la véritable cellule du tissu conjonctif, mais tout autrement configurée et constituée (*cellule plate*).

Cellules découvertes par Virchow.

Prétendues cellules *plasmatiques*.

Cellule plate ou cellule fixe du tissu conjonctif. — Par le procédé de dissociation dit de la boule d'œdème (ci-dessus, p. 329), Ranvier obtint ces cellules bien isolées, formées d'un noyau, d'un corps protoplasmique sans enveloppe, avec des prolongements membraniformes très minces. Il insista sur ce fait que leur forme est généralement plate, qu'elles sont disposées à plat à la surface des faisceaux de fibrilles conjonctives, jamais dans leur intérieur; que, obtenues par dissociation dans l'eau pure, elles sont déformées, ratatinées et affectent l'aspect de corps anguleux avec noyau central; que, vues par la tranche, elles parais-

Corps cellulaires sans enveloppe.

1. Ranvier, *Des cellules du tissu conjonctif* (Compt. rend. Acad. des Sciences, 20 décembre 1869). — *Des éléments cellulaires des tendons et du tissu conjonctif lâche* (Arch. de physiol., juillet 1869).

sent fusiformes, mais ne sont que rarement ainsi configurées naturellement (fig. 154).

Cependant quand on examine ces cellules non seulement sur un animal adulte, mais encore sur un jeune sujet, sur un embryon, on constate que leurs formes sont assez variables. Dans le tissu conjonctif embryonnaire, elles sont sphériques avec de nombreux prolongements plus ou moins ramifiés. Dans la queue du têtard, le tissu conjonctif présente des cellules

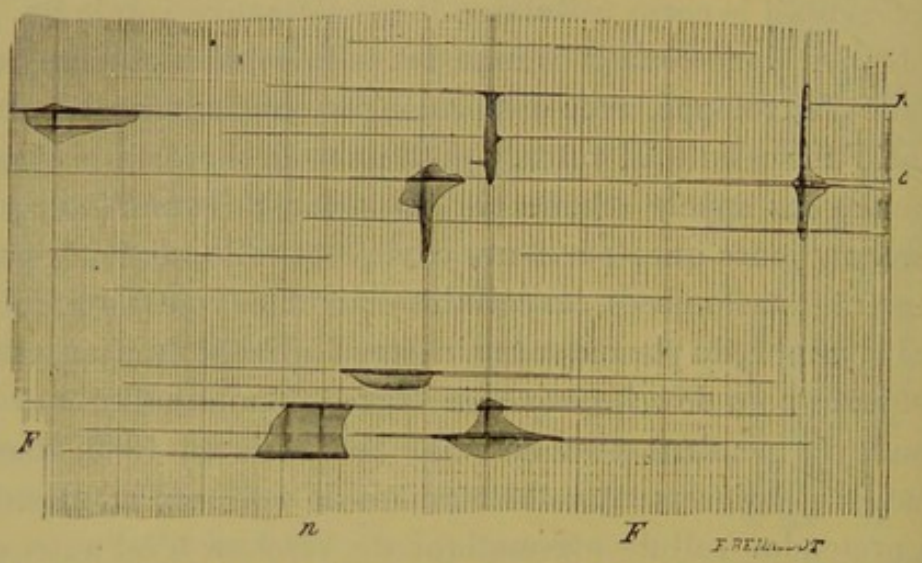


Fig. 161. — Cellules plates du tissu conjonctif ; crêtes d'empreintes ; aponévrose fémorale de la grenouille, colorée au picrocarminate et examinée tendue.

F. Faisceaux conjonctifs. — *c*. Cellules plates avec leurs crêtes d'empreinte. — *n*. Noyaux de ces cellules (Ranvier).

véritablement étoilées (fig. 163), comme celles décrites par Virchow, mais ne répondant pas cependant au schéma de cet auteur, puisque ces cellules n'ont pas de membrane extérieure, sont du protoplasma nu. Puis, dans des tissus conjonctifs divers en voie de développement, on en trouve de *fusiformes*, allongées, ce qui avait fait penser à Lebert et à Robin que ce sont là des cellules en train de se transformer en fibres ou en faisceaux de fibres (cellules dites alors *corps fibro-plastiques*). Enfin dans le tissu adulte elles sont en effet généralement plates, membraniformes.

Variétés de formes.

Ces faits nous rendent compte des noms très divers qu'on a donnés à ces cellules et dont quelques-uns viennent d'être déjà

cités. On les a nommées : *corpuscules du tissu conjonctif*, *corpuscules étoilés du tissu conjonctif*, dénominations qui peuvent être conservées; mais on ne peut conserver ni celle de *corps fibro-plastiques*, ni celle de *cellules plasmatiques* (Virchow), parce qu'elles expriment des idées erronées. Enfin on a adopté généralement le nom de *cellules plates* de Ranvier. Nous allons donc encore insister sur la configuration de ces cellules plates. Synonymies.

Ces cellules plates présentent des *expansions membraniformes* qui se glissent entre les faisceaux conjonctifs sur les-

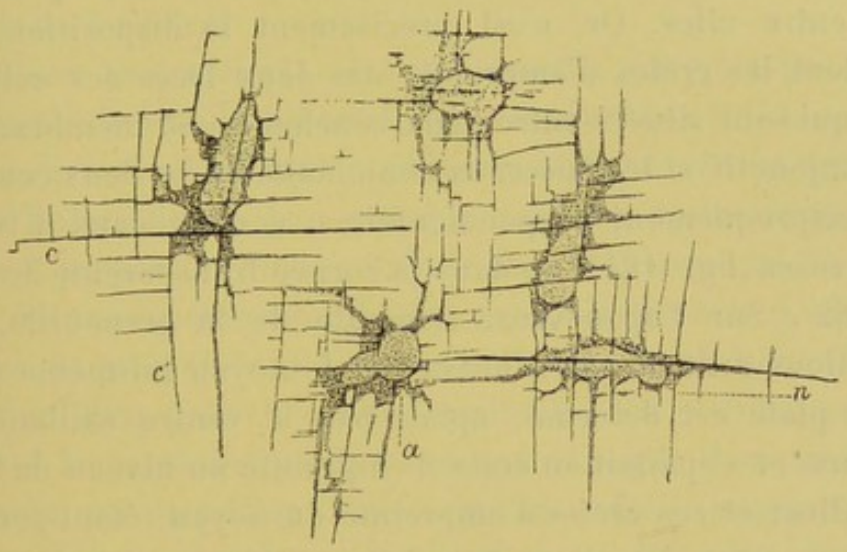


Fig. 162. — Cellules plates du tissu conjonctif : cornée de la grenouille.

a. Corps protoplasmique des cellules. — *c*. Crêtes d'empreinte et prolongements du protoplasma fusant dans les interstices des faisceaux conjonctifs. — *n*. Noyau (Ranvier).

quels elles sont appliquées; Waldeyer compare, par suite, la disposition qu'elles peuvent parfois présenter, à celle d'un livre ouvert dont les feuillets divisés en trois ou quatre groupes se réunissent sous des angles plus ou moins ouverts. Mais souvent ces expansions sont courtes et se réduisent à des saillies longitudinales dites *crêtes d'empreinte*. C'est une disposition dont nous aurons des exemples très nets dans le tissu conjonctif qui forme les tendons (chap. XX). Ces crêtes d'empreinte avaient beaucoup intrigué les histologistes, et avaient été, au début, décrites (Boll) sous le nom de *stries élastiques;* mais Ranvier a montré qu'il ne s'agit pas là d'un élément élastique surajouté à la cellule, mais simplement d'épaississement du corps protoplas- Cellules plates, avec *crêtes d'empreinte*.

mique de celle-ci, corps qui se moule sur les dépressions longitudinales déterminées par la juxtaposition des faisceaux conjonctifs, comme se moulerait une boule de cire qu'on presserait et aplatirait sur la surface des doigts de la main étendus parallèlement; si cette boule était comprimée entre les doigts d'une main et ceux de l'autre, ainsi étendus, mais de manière que la direction des doigts de la main droite fût perpendiculaire à la direction de ceux de la main gauche, la boule de cire se transformerait en une plaque, avec des empreintes (crêtes) interdigitales qui seraient, d'une de ses faces à l'autre, perpendiculaires entre elles. Or, c'est précisément la disposition que présentent les crêtes d'empreinte des deux faces des cellules plates qui sont situées entre deux couches d'une membrane de tissu conjonctif, si les faisceaux conjonctifs de ces deux couches sont réciproquement perpendiculaires, comme dans diverses aponévroses (fig. 161), ou dans la cornée transparente de l'œil (fig. 162). Sur l'aponévrose fémorale de la grenouille, ces dispositions sont si accentuées, que le noyau lui-même de la cellule plate est déformé, aplati par le ventre saillant des faisceaux, et s'épaissit en crête d'empreinte au niveau de leurs intervalles; et ces crêtes d'empreinte du noyau, étant perpendiculaires entre elles d'une face à l'autre, arrivent à donner le dessin d'une croix simple ou à branches multiples (Ranvier).

Nature et origine de ces crêtes d'empreinte.

Nous reviendrons sur ces détails à propos des diverses formes du tissu conjonctif; mais dès maintenant nous devions, même en empruntant des exemples particulièrement démonstratifs à des formes autres que le tissu conjonctif lâche, montrer combien la cellule du tissu conjonctif diffère en réalité de ce qui a été si longtemps admis, sous le nom de cellule plasmatique de Virchow. Il ne peut plus être question de cellules dans le sens de cavités closes, formant les voies de circulation pour la lymphe, pour le plasma. Ces sucs nutritifs baignent les éléments du tissu conjonctif, les cellules plates elles-mêmes, et ont pour voies de passages les interstices entre les fibres et faisceaux de fibrilles. Mais ce n'est pas à dire cependant que les cellules plates ne soient pas en rapport les unes avec les autres par leurs expansions membraniformes; souvent elles consti-

tuent, par ces anastomoses protoplasmiques, un réseau continu, qui peut être à travées très minces là où ces expansions deviennent filiformes (fig. 162). Un pareil réseau doit avoir une certaine influence sur le tissu qu'il parcourt, puisqu'en définitive ce sont les cellules qui président à la nutrition des substances, fibres ou faisceaux de fibrilles, qui sont interposées entre elles; à cela doit se réduire le rôle plasmatique des cellules du tissu conjonctif.

Cellules *fixes*.

Ces cellules plates ont aussi reçu le nom de *cellules fixes du tissu conjonctif*, par opposition aux *cellules migratrices* dont il nous reste à parler.

Cellules migratrices. — Ces éléments ne sont pas caractéristiques du tissu conjonctif; ils se trouvent en lui, sans doute en plus grande abondance qu'ailleurs, mais ils se trouvent aussi dans d'autres tissus, par exemple dans les épithéliums. Nous avons, à propos de l'étude générale du protoplasma (p. 35 et 41), parlé des mouvements amiboïdes des globules blancs, des leucocytes du sang et de la lymphe (cellules lymphatiques). Nous avons vu que, grâce à ces mouvements, ces cellules peuvent perforer la paroi des petits vaisseaux et sortir dans les tissus ambiants, par diapédèse. Telles sont les *cellules migratrices* du tissu conjonctif, dont la première notion est due à Recklinghausen (*a*, fig. 154). Dans les interstices de ce tissu, ces éléments continuent à manifester leurs propriétés amiboïdes, et accomplissent de véritables migrations. Dans le tissu conjonctif de la queue des batraciens qui sont encore à l'état larvaire (têtards de grenouille, axolotl), tissu conjonctif qui est composé de cellules fixes étoilées, et d'une substance intercellulaire amorphe (peu ou pas différenciée en fibres), on observe facilement ces cellules migratrices et leurs déplacements (fig. 163); il en est de même quand on examine la cornée transparente (tissu conjonctif en lames) de l'œil de la grenouille placée dans une goutte d'humeur aqueuse.

Cellules migratrices (leucocytes).

On peut varier cette dernière observation, en plaçant d'abord cette cornée dans le sac lymphatique dorsal de la grenouille, où elle est baignée par la lymphe riche en globules blancs; aussi, quand on en retire la cornée, la trouve-t-on beaucoup plus riche encore en cellules migratrices, par le fait

qu'un grand nombre de globules blancs de la lymphe ont pénétré en elle et se sont joints à ceux qui s'y trouvaient déjà normalement. Recklinghausen pensait que ces éléments se meuvent dans des voies préformées, auxquelles il donna le nom de *canaux du suc;* mais les observations ultérieures ont montré que les cellules migratrices ne suivent pas des chemins

Prétendus canaux du suc.

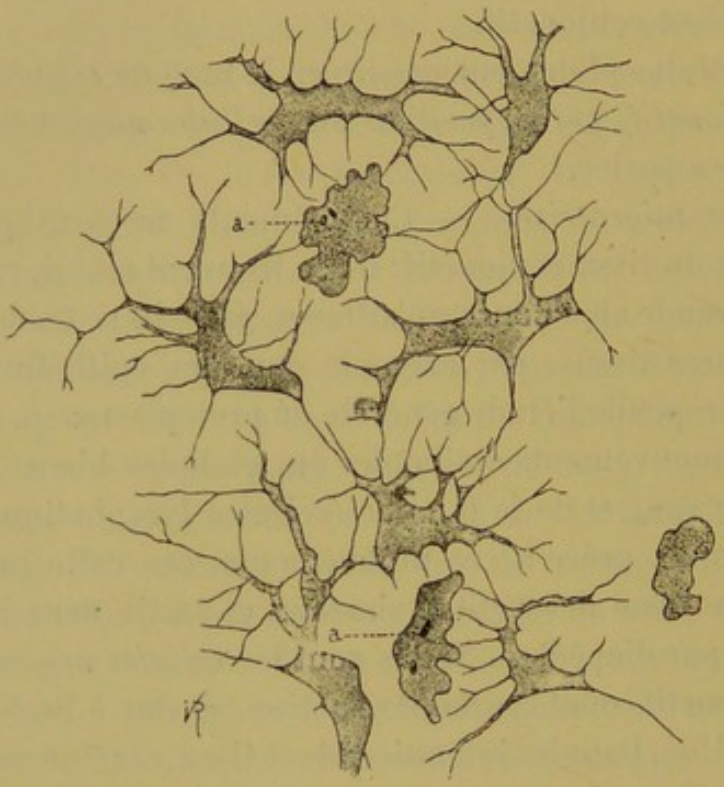


Fig. 163. — Cellules du tissu conjonctif de la nageoire d'un embryon d'axolotl.
a. Cellules migratrices, éparses entre les grands éléments étoilés, lesquels sont les cellules fixes (Metchnikoff).

établis d'avance, autres que les interstices irréguliers entre les éléments de tissus, et en écartant elles-mêmes ces éléments, ou en se déformant par élongation et amincissement extrême lorsqu'un intervalle trop étroit se présente devant elles; dans le tissu conjonctif lâche, on peut dire qu'elles marchent comme un animal qui se fraie une route dans une sorte de forêt vierge, avec cette différence qu'elles peuvent modifier considérablement leur épaisseur pour s'insinuer dans les interstices étroits.

Nous avons dit qu'elles proviennent du sang par *diapédèse*

(p. 41 et 343). Ces cellules migratrices ne peuvent-elles pas avoir une autre origine? Comme elles sont capables de se multiplier par division, il est possible qu'elles se reproduisent sur place, dans le tissu conjonctif, où leur nombre augmentera ainsi, sans nouvel apport par diapédèse. Le tissu conjonctif sera donc alors un lieu de production des cellules lymphatiques. D'autre part, les cellules fixes (cellules plates) du tissu conjonctif, n'ayant pas d'enveloppe, peuvent sans doute ainsi mettre en jeu, à un moment donné, la propriété amiboïde de leur protoplasma, et devenir, par mobilisation, cellules migratrices ; mais d'ordinaire cette transformation n'a lieu que pour les cellules fixes revenues à l'état jeune, embryonnaire, c'est-à-dire pour les cellules filles d'une cellule fixe qui s'est divisée ; par la prolifération de ses cellules fixes le tissu conjonctif peut donc encore être un lieu de production des cellules lymphatiques ou leucocytes.

Diverses origines des cellules migratrices.

Il faut se demander ce que deviennent ces cellules migratrices. Il est certain qu'un grand nombre d'entre elles rentrent dans la lymphe, et par là dans le sang ; c'est une question qui sera examinée à propos de l'origine du système lymphatique ; mais dès maintenant nous pouvons dire que, soit qu'on admette que les lymphatiques communiquent à leurs origines à plein canal avec les espaces du tissu conjonctif, ou qu'on regarde les lymphatiques comme des tubes de drainage à parois closes sur tout leur trajet, les cellules migratrices sont en tout cas capables, par leur amiboïsme, et en perforant ces parois, de pénétrer dans les origines des lymphatiques, de rentrer dans la lymphe et par suite dans le sang. D'autre part, nous avons indiqué déjà (p. 238) que quelques-unes pénètrent dans les épithéliums, et que peut-être il en est qui, dans l'épithélium intestinal, jouent un rôle essentiel dans l'absorption.

Sort ultérieur des cellules migratrices.

Enfin, un fait plus intéressant, et soigneusement démontré par Metchnikoff, c'est que, de même que des cellules fixes peuvent se mobiliser et, au moins par leur descendance, devenir éléments migrateurs, de même des cellules migratrices peuvent se fixer et devenir éléments définitifs du tissu conjonctif. En effet les cellules fixes ne s'incorporent jamais les grains

Mobilisation des cellules fixes, et fixation des migratrices.

de carmin injectés dans les tissus, elles ne sont pas phagocytes ; cependant on trouve, au bout d'un certain temps, des grains de carmin dans certaines cellules fixes, et l'étude exacte de ces faits prouve que ces grains ont été englobés antérieurement lorsque ces cellules étaient à l'état de phagocytes mobiles. Du reste, on a observé toutes les phases de transition entre les cellules mobiles et les fixes, c'est-à-dire qu'on a vu le noyau multilobé des cellules lymphatiques se transformer en noyau sphérique, puis la cellule prendre tous les caractères de la cellule étoilée fixe du tissu conjonctif (observations sur la queue de larves de batraciens, fig. 164). Lorsque nous étudierons les séreuses, nous trouverons de nouveaux exemples de ces transformations, et nous constaterons des formes de passage allant des cellules fixes aux cellules migratrices, et de celles-ci aux cellules épithéliales des séreuses, et même inversement.

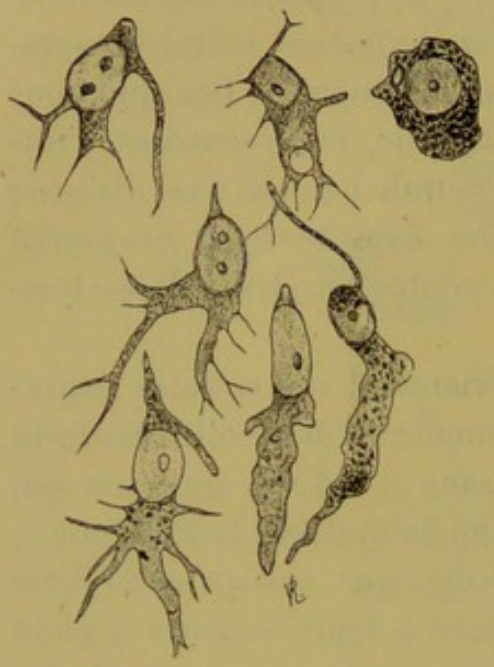


Fig. 164. — Formes de passage entre les cellules fixes et les cellules mobiles ou migratrices du tissu conjonctif. — Éléments cellulaires du tissu conjonctif de la nageoire d'un têtard de grenouille (Metchnikoff).

Cette parenté entre les cellules fixes et les cellules migratrices, les leucocytes, est de la plus grande importance pour l'étude des processus pathologiques, de celui de l'inflammation en particulier. Ainsi, d'après Cohnheim, les globules du pus auraient comme origine exclusive les leucocytes sortis des vaisseaux par diapédèse ; des recherches plus exactes ont montré que les éléments fixes du tissu conjonctif ont aussi, par leur prolifération, leur part dans les processus inflammatoires et spécialement dans la production du pus.

Clasmatocytes. — Tout récemment (1890), Ranvier a découvert, dans le tissu conjonctif, une nouvelle espèce de cellules,

auxquelles il a donné le nom de *clasmatocytes* (κλασμα, fragment ; κυτος, cellules ; on verra plus loin pourquoi ce nom de *cellules à fragments*)[1]. Pour les observer, il faut, après avoir tendu une membrane de tissu conjonctif, en fixer les éléments par quelques gouttes d'une solution d'acide osmique à 1 p. 100, puis les colorer par le violet de méthyle. On trouve alors de grandes cellules fusiformes ou arborisées, qui peuvent, chez les batraciens, avoir jusqu'à 1 millimètre de longueur, dimension réellement énorme pour des éléments anatomiques. Leurs prolongements sont simples ou ramifiés ; ils ne s'anastomosent pas, pour former un réseau, contrairement à ceux des cellules conjonctives voisines.

Les clasmatocytes sont très grands.

Le fait le plus singulier, c'est que ces prolongements sont alternativement renflés et rétrécis (moniliformes), les parties rétrécies étant souvent réduites à un très fin filament, qui se brise, de sorte que des portions plus ou moins volumineuses de la cellule se détachent d'elle et deviennent indépendantes, d'où le nom de *clasmatocytes* donné à ces cellules, et celui de *clasmatose* à cette fragmentation qu'elles subissent. C'est ce qu'on observe en examinant à l'état vivant le mésentère des batraciens. Ces fragments forment, autour des clasmatocytes, des îlots de granulations, répandus dans les mailles du tissu conjonctif, à la nutrition duquel ils paraissent servir ; la *clasmatose* serait donc un mode particulier de sécrétion interstitielle. Dans le tissu conjonctif des mammifères, où Ranvier a également retrouvé ces cellules, il estime qu'elles sont au nombre de plusieurs milliers par millimère cube, ce qui montre combien doit être important le rôle de la clasmatose dans l'organisme des animaux à sang chaud.

Avec des prolongements qui se fragmentent (*clasmatose*).

Quelle est l'origine de ces clasmatocytes ? Quels sont leurs rapports avec les cellules précédemment connues dans le tissu conjonctif? On trouve toutes les transitions de forme et de dimension entre elles et les globules blancs ou cellules migratrices du tissu conjonctif. Mais la masse du clasmatocyte est au moins cent fois plus volumineuse que celle du leucocyte.

1. Ranvier, *Les clasmatocytes* (Compt. rend. Acad. des sciences, 27 janvier 1890). — *Les clasmatocytes et les cellules fixes du tissu conjonctif* (Ibid., 13 février 1893).

On voit donc que le leucocyte, sorti des vaisseaux sanguins par diapédèse et établi dans les mailles du tissu conjonctif, s'y nourrit, s'y engraisse, pour abandonner ensuite, par fragmentation ou effritement, une partie de sa substance, qui est alors utilisée par l'organisme. Cette origine des clasmatocytes, déduite d'abord de la comparaison des formes intermédiaires entre eux et les leucocytes, Ranvier l'a confirmée (1891) par l'observation directe, car, étudiant une goutte de lymphe de grenouille, placée entre lame et lamelle, dans les conditions dites de chambre humide, il a pu, en maintenant la préparation à la température de 25°, voir certains leucocytes s'immobiliser, puis se transformer graduellement en clasmatocytes.

Ce sont des leucocytes transformés.

Il paraîtrait étrange que des éléments si volumineux n'eussent pas été au moins entrevus antérieurement. Or on trouve des descriptions antérieures, mais très incomplètes, qui paraissent se rapporter à ces mêmes éléments [1]. C'est ainsi que, en 1875, Waldeyer avait signalé, dans divers tissus conjonctifs lâches ou interstitiels, des cellules granuleuses volumineuses qu'il a nommées *cellules plasmatiques* (ne pas confondre avec les cellules plasmatiques de Virchow), et que Ehrlich, en 1879, a retrouvé ces mêmes cellules, noté leur propriété de se colorer par l'aniline, et les a nommées *cellules anilinophiles* ou *Mastzellen* (cellules d'engraissement). Enfin Raudnitz (1883) a décrit de nouveau des éléments semblables, autour desquels il a vu des granulations identiques à celles contenues dans la cellule elle-même ; mais, n'ayant pas reconnu que ces granulations sont des fragments de cette cellule, il n'a pas eu la notion réelle du clasmatocyte. D'autre part, ces divers auteurs considéraient ces cellules spéciales comme des modifications des cellules fixes du tissu conjonctif. Ranvier, qui a déterminé la signification et l'origine des clasmatocytes, c'est-à-dire leur formation par évolution des globules blancs, a aussi observé la transformation inverse, le retour des clasmatocytes à l'état de cellules lymphatiques.

Historique et synonymie.

En effet, en produisant une inflammation expérimentale

1. Retterer, *Les découvertes récentes relativement au développement du tissu conjonctif* (Journ. de l'Anat. et de la Physiologie, 1892, p. 211).

du péritoine, il constate au bout de vingt-quatre heures, dans le grand épiploon, que les clasmatocytes ont presque entièrement disparu et qu'ils sont remplacés par un grand nombre de cellules lymphatiques, et, entre les éléments qui ont conservé encore l'apparence des clasmatocytes, il a trouvé, dans les points où l'inflammation est moins accentuée, toutes les formes intermédiaires entre ceux-ci et les globules blancs. Les clasmatocytes irrités sont redevenus embryonnaires, ils se sont transformés en leucocytes, puis ceux-ci se sont multipliés. Metchnikoff en conclut que les clasmatocytes ne formeraient qu'un élément passager du tissu conjonctif et serviraient de réserve leucocytaire pour le cas d'une inflammation.

Retour des clasmatocytes à l'état de leucocytes.

Historique des éléments du tissu conjonctif. — En résumé, les éléments du tissu conjonctif, en prenant particulièrement comme exemple le tissu conjonctif lâche ou diffus, dit aussi tissu cellulaire, sont les suivants : fibres élastiques, faisceaux de fibrilles conjonctives, et cellules (cellules fixes, cellules migratrices, et clasmatocytes). Ces éléments sont toujours indépendants les uns des autres, et simplement juxtaposés, avec des dispositions et dans des proportions qui précisément font distinguer diverses catégories de tissu conjonctif : les cellules sont appliquées sur les faisceaux de fibrilles conjonctives, mais ne sont jamais à leur intérieur; les fibres élastiques sont mêlées aux faisceaux conjonctifs, mais ne sont jamais à leur intérieur, et ne sont même pas disposées en colliers ou spires à leur surface, comme on l'avait cru autrefois par une interprétation erronée des étranglements que présentent ces faisceaux (p. 336); les fibres élastiques sont indépendantes également des cellules, et ce qu'on avait décrit sous le nom de stries élastiques des cellules représente seulement des épaississements, des crêtes d'empreinte dessinées par le protoplasma ou corps cellulaire. D'autre part, les cellules sont jusqu'à un certain point indépendantes les unes des autres, mais on trouve toutes les formes de transition d'une espèce à l'autre : cellules fixes, cellules migratrices ou leucocytes, clasmatocytes sont unis par les liens de la plus intime parenté. Enfin, dans les interstices de tous ces éléments, est

Indépendance des trois éléments du tissu conjonctif.

répandu et circule d'une manière plus ou moins active un liquide analogue au plasma de la lymphe ou du sang, car il paraît n'en différer qu'en ce qu'il ne renferme que peu ou pas de fibrine, c'est-à-dire n'est pas spontanément coagulable.

Ces éléments étant déterminés, il ne sera pas inutile de jeter un rapide coup d'œil sur leur histoire, sur la manière dont ils ont été successivement découverts; cet historique sera l'un des plus propres à donner une idée du développement de la théorie cellulaire en histologie.

Le tissu conjonctif lâche, qui est répandu sous la peau et dans les interstices de tous les organes, devait de bonne heure attirer l'attention ; et en effet c'est à propos de ce tissu qu'a été faite la première tentative d'anatomie générale, par Bordeu, en 1767 (*Recherches sur le tissu muqueux ou organe cellulaire;* voir ci-dessus, p. 5). Cet auteur, qui n'employait pas le microscope, n'a pu constater que les caractères macroscopiques de la substance qui lie les organes entre eux; il la décrit comme une espèce de colle, de gélatine, de gelée de viande, et s'il l'appelle *cellulaire*, c'est à cause de la propriété qu'elle a de conserver l'air qu'on y insuffle et de le retenir dans les cavités circonscrites par les fibres qui la forment : mais en parlant de fibres, Bordeu n'entend pas autre chose que les *filaments* muqueux qu'on observe à l'œil nu en tirant en sens inverse les deux extrémités d'un fragment de cette substance. Cette insufflation du tissu cellulaire lâche avait déjà été faite en 1722, par Albinus, dans un but de recherches anatomiques ; il est probable que, dans un but pratique, elle a été faite, depuis les temps les plus reculés, par les bouchers, à l'effet d'écorcher plus facilement les animaux. Bichat, reprenant cette étude, adopta avec plus d'insistance l'expression de *tissu* ou *système cellulaire* et les idées qui s'y rattachent : il crut que ce tissu est formé de lames juxtaposées et entre-croisées, réellement préexistantes, et que l'insufflation écarte les unes des autres, de sorte que les cavités produites par cette insufflation sont elles-mêmes préexistantes, sous la forme de fentes étroites entre les lamelles ; et longtemps, même après la découverte des éléments anatomiques du tissu conjonctif, persista cette idée de

Bordeu et l'*organe cellulaire.*

Bichat et le *système cellulaire.*

lames et lamelles, comme le prouve le nom de *tissu lamineux* que Robin lui donnait. Bichat ne parle pas, ou ne parle que vaguement de fibres, qu'il n'avait pas vues. Cependant Leeuwenhoek avait déjà vu ces fibres dans les tendons ; là aussi Bichat les vit, ou au moins les faisceaux qu'elles forment ; mais il ne reconnut pas que les tendons ne sont qu'une variété de son tissu cellulaire, c'est-à-dire du tissu conjonctif ; il fit des tendons un système bien à part, le système fibreux, et, ayant traité du système cellulaire tout au début de son anatomie générale, il n'aborde le système fibreux que dans les derniers chapitres, tant il était loin de soupçonner la présence de fibres dans l'un aussi bien que dans l'autre.

La première notion des éléments figurés microscopiques du tissu conjonctif remonte à Lauth (de Strasbourg) qui, en 1834, découvrit les fibres élastiques ; puis Henle, en 1843, découvrit les faisceaux de fibrilles conjonctives, et dès lors proscrivit le nom de tissu cellulaire « à cause de la signification particulière que le mot de *cellule* a reçue dans ces derniers temps, et parce que le tissu en question n'est pas formé de cellules dans ce sens », dit-il, et il adopta celui de tissu coalescent, unissant, *conjonctif*, qui avait été proposé par Muller. Chose singulière, Jourdan, dans sa traduction française de l'*Anatomie générale* de Henle (1843), continue cependant à employer exclusivement la dénomination de tissu cellulaire, n'ayant pas osé, dit-il, adopter cette innovation, qu'il serait cependant à désirer, ajoute-t-il, de voir admettre aussi chez nous.

Lauth découvre les fibres élastiques (1834), et Henle les faisceaux conjonctifs (1843).

Quant aux cellules proprement dites, elles restaient toujours ignorées ; on avait bien vu qu'elles sont nombreuses dans le tissu conjonctif du fœtus, mais on pensait qu'elles disparaissaient dans le tissu adulte, ayant toutes été employées à se transformer en fibres : ainsi, d'après des vues entièrement hypothétiques, Henle pensait que leur corps cellulaire se transformait en faisceau de fibrilles conjonctives, d'où le nom de *fibres de cellules* qu'il donnait à ces faisceaux, et que le noyau de son côté formait en s'étirant la fibre élastique qu'il nommait par suite *fibre de noyau*. C'est à peine s'il admettait la persistance de quelques noyaux non transformés comme seuls représentants

d'éléments cellulaires dans le tissu conjonctif. On comprend donc le retentissement qu'eut la découverte de véritables cellules par Virchow (1851-1858) ; nous avons vu précédemment (p. 339) que de fait cet auteur attribua à cette cellule des parties qui ne lui appartiennent pas ; Ranvier (1869) rectifia ces notions, en faisant connaître la cellule plate et nue ; Recklinghausen fit connaître les cellules migratrices (1862) ; et enfin Ranvier clôt cet historique par la découverte et l'étude complète des clasmatocytes[1].

Virchow découvre l'élément cellulaire.

CHAPITRE XVIII

ORIGINES ET DÉVELOPPEMENT DU TISSU CONJONCTIF

Nous avons, à diverses reprises, fait allusion à l'état du tissu conjonctif chez l'embryon ou le jeune sujet ; il nous faut donc étudier maintenant le développement du tissu conjonctif, rechercher d'où proviennent ses cellules, et quels peuvent être les rapports génétiques entre elles et les fibres et faisceaux de fibrilles. Un fait essentiel domine cette étude, c'est que, au début, chez l'embryon, le futur tissu conjonctif est formé uniquement de cellules, et que c'est de cet élément primordial que dérivent, d'une manière difficile à déterminer, tous les autres éléments.

Origine mésodermique ; mésenchyme. — Les cellules qui forment primitivement le tissu conjonctif sont des éléments mésodermiques. Nous avons vu (p. 209) comment le mésoderme se différenciait en prévertèbres, d'une part, en lames splanchnique et somatique, d'autre part (fig. 208). Dans ces deux lames, les couches qui limitent immédiatement la cavité pleuro-péritonéale forment l'épithélium de cette cavité, et les épithéliums génito-urinaires (p. 212 et 254 ; fig. 90 et 114) ; le reste de ces

1. On trouvera l'histoire (anciennes périodes) du tissu conjonctif dans les deux mémoires suivants : A. Bouchard, *Du tissu conjonctif*. Paris, 1866. — P. Gillette, *Du tissu conjonctif ou lamineux*. Paris, 1872.

lames est d'abord formé de cellules placées côte à côte, assez serrées; mais bientôt elles s'écartent, prennent un aspect plus ou moins étoilé, sont douées de mouvements amiboïdes, et constituent ce qu'on appelle des *éléments mésenchymateux* ou *mésenchyme*. D'autre part, dans la prévertèbre, la région dorsale seule donne naissance aux éléments qui seront les muscles striés (lames musculaires, p. 211, et fig. 90) : le reste, parois latérale et ventrale de la prévertèbre, est formé de cellules qui, en se multipliant, remplissent bientôt la cavité de la prévertèbre (p. 256, fig. 114, A et B), puis prennent une forme plus ou moins étoilée, sont douées de mouvements amiboïdes, et constituent ainsi une nouvelle masse de *mésenchyme*.

Origines du mésenchyme.

Ces éléments mésenchymateux, qu'ils proviennent des lames latérales du mésoderme ou de la prévertèbre, se dissocient, leur masse s'émiette pour ainsi dire, et ils se disséminent pour remplir les intervalles de tous les autres tissus et organes en voie de formation; dès ce moment, le tissu conjonctif a déjà assumé son rôle de remplissage, de soutien, car ce mésenchyme n'est autre chose que le tissu conjonctif embryonnaire, ou du moins, parmi les éléments qui le constituent, le plus grand nombre va former ce tissu. Le mésenchyme produit par la lame somatique se répand dans la paroi du corps, dans les bourgeons des membres, et y remplit les interstices entre les îlots musculaires provenant de la lame musculaire de la prévertèbre; quelques-uns de ses éléments se transformeront en muscles lisses (des artères, des veines, des lymphatiques) ou en cellules enveloppantes des fibres nerveuses (enveloppe du cylindre-axe, voir p. 216); tout le reste représentera du tissu conjonctif embryonnaire; le mésenchyme émané de la lame splanchnique produira de même les muscles lisses des viscères et de leurs vaisseaux, et, par tout le reste de ses éléments, le tissu conjonctif embryonnaire de ces viscères; enfin le mésenchyme provenant de la prévertèbre se répandra autour du canal médullaire et de la corde dorsale, formant le tissu conjonctif embryonnaire d'où dériveront plus tard et les enveloppes du système nerveux et la colonne vertébrale, quelques-uns seulement de ses éléments donnant les

Tissu conjonctif embryonnaire.

muscles lisses de ces parties (vaisseaux), et les cellules enveloppantes des cylindres-axes nerveux (voir p. 91).

Ces *cellules mésenchymateuses*, toutes d'origine mésodermique, ont alors de grandes analogies avec les cellules lymphatiques ou cellules migratrices, et c'est en effet par des mouvements de migration qu'elles vont occuper tous les espaces et interstices où doit se développer du tissu conjonctif. Elles sont formées d'un corps protoplasmique nu, avec un noyau souvent étiré en biscuit, parfois deux noyaux, et présentant en tout cas les phénomènes actifs de division cellulaire. On les nomme cellules *conjonctives embryonnaires*, et lorsqu'on dit que, dans le tissu conjonctif adulte, les cellules fixes reviennent à l'état embryonnaire, à la suite d'une inflammation, on exprime ce fait que la prolifération des cellules fixes donne en effet naissance à de jeunes éléments semblables à ceux du mésenchyme. C'est ce qui a lieu dans les bourgeons charnus des plaies en voie de restauration. On peut donc étudier le développement des éléments du tissu conjonctif, aussi bien sur l'embryon que sur les bourgeons charnus d'un adulte, ces bourgeons charnus étant, pour accomplir leur rôle formateur et restaurateur, du tissu conjonctif revenu à l'état embryonnaire.

Cellules embryonnaires.

Tissu conjonctif muqueux. — La première transformation qui se produit dans ce mésenchyme ou tissu conjonctif embryonnaire, c'est que, d'une part, les cellules s'anastomosent par leurs prolongements, qu'elles perdent leurs mouvements amiboïdes, deviennent fixes, et que, d'autre part, dans les espaces ou mailles interposées entre elles et circonscrites par leurs prolongements, elles élaborent, exsudent et accumulent une substance particulière, transparente, hyaline, semi-liquide, formée presque en totalité de *mucine*. La mucine est caractérisée parce qu'elle n'est pas coagulée par la chaleur; elle est coagulée par l'acide acétique, sous l'influence duquel elle prend un aspect grenu au microscope; ce précipité est redissous par l'eau; elle est liquéfiée et dissoute par la potasse. A cet état, le tissu conjonctif embryonnaire est devenu *tissu conjonctif muqueux;* il est formé de cellules avec substance intercellulaire muqueuse (*substance fondamentale muqueuse*). Tel est le tissu

Production intercellulaire de *mucine*.

conjonctif de la queue de têtard, le tissu conjonctif qui forme la plus grande masse du corps de divers invertébrés, tels que les méduses, qui apparaissent en effet comme des masses gélatiniformes transparentes.

Chez les vertébrés, certains organes restent longtemps (gélatine de Wharton, du cordon ombilical) ou toujours (corps vitré de l'œil) à cet état; le tissu conjonctif muqueux est donc l'une des formes définitives du tissu conjonctif, et nous l'étudierons en passant ces formes en revue. Mais presque partout ailleurs ce n'est qu'un stade de formation, qui évolue bientôt vers une constitution plus complexe, par l'apparition de fibres; à vrai dire quelques-unes de ces fibres ont déjà apparu soit dans la gélatine de Wharton, soit dans le corps vitré; mais, vu l'abondance de la substance fondamentale muqueuse, on considère ces tissus comme des types du tissu muqueux.

Tissu muqueux (la gélatine Wharton en est le type).

Disons enfin que le tissu conjonctif adulte peut aussi faire retour, anormalement à la forme muqueuse, lorsque, à la suite de troubles généraux de la nutrition, une grande quantité de mucine s'accumule dans ses interstices : tel est le *myxœdème* ou *œdème muqueux* du tissu conjonctif sous-cutané, chez les sujets atteints de la cachexie consécutive à l'ablation du corps thyroïde (p. 293).

Myxœdème.

Production des fibrilles conjonctives. — Les premières formations fibrillaires qui apparaissent dans le tissu conjonctif muqueux, lors de son évolution vers la forme adulte, sont les faisceaux de fibrilles conjonctives. Le mode de production de ces éléments est une des questions qui ont le plus exercé la sagacité des histologistes, et donné lieu aux plus nombreuses et longues discussions; pour quelques-uns même la question ne serait pas résolue.

Comme, chez les végétaux, il est constant de voir des fibres provenir de la transformation totale des cellules, et comme en effet, à cette période d'évolution du tissu conjonctif, on voit ses cellules s'allonger, Schwann, dans sa célèbre théorie cellulaire, soutint que le faisceau de fibrilles conjonctives n'est autre chose qu'une cellule qui s'allonge, dont le corps protoplasmique se transforme en fibrille, dont le noyau se flétrit et disparaît. La

Théorie de Schwann; corps fibro-plastiques.

conception de Henle ne fut qu'une légère variante de la précédente : le corps cellulaire donnerait un faisceau de fibrilles; le noyau demeurerait, pour ultérieurement s'allonger et donner la fibre élastique, qui en effet n'apparaît que plus tard. Lebert et Robin adoptèrent la théorie de Schwann, et en conséquence donnèrent le nom de *corps fibro-plastiques* aux cellules fusiformes du tissu conjonctif; pour eux, ce corps fibro-plastique commençait à se subdiviser en pinceau de fibrilles à chacune de ses extrémités; puis cette fibrillation gagnait graduellement toute la cellule fusiforme, qui se transformait ainsi tout entière en un faisceau.

Cependant, une observation plus exacte montra bientôt que les extrémités des prétendus corps fibro-plastiques ne se fibrillent, ne se penicillent pas; que les fibrilles apparaissent sur les côtés de ce corps; et, d'autre part, la découverte de Virchow, en montrant que des cellules persistent dans le tissu conjonctif adulte, et les conceptions de cet auteur sur la constitution de ces cellules, firent rejeter l'idée d'une cellule se transformant dans sa totalité en fibrilles. Virchow pensa que les fibres du tissu conjonctif sont sans rapport génétique avec ses cellules; que ces fibres et fibrilles proviennent de la fibrillation de la substance intercellulaire, qui, d'abord homogène (mucine du tissu muqueux), deviendrait fibrillaire comme, dans un caillot sanguin, la fibrine coagulée, d'abord homogène et gélatiniforme, devient peu à peu striée et d'aspect fibrillaire. Gerlach et Kœlliker se rattachèrent à cette manière de voir.

Théorie de Virchow.

Mais divers auteurs se refusèrent à déposséder ainsi la cellule conjonctive de tout rôle formateur, et prirent une position mixte entre la théorie de Schwann et la théorie de Virchow, c'est-à-dire admirent la transformation en fibrilles d'une partie seulement de la cellule. Ainsi Schultze, qui avait si nettement établi la conception de la cellule (v. p. 26), considérée comme une masse de protoplasma sans enveloppe, pensa que les parties latérales, périphériques, du corps fibro-plastique se transformeraient en fibrilles, la portion centrale demeurant à l'état de protoplasma avec son noyau pour représenter la cellule du tissu conjonctif achevé; en d'autres termes, les fibrilles

Théorie intermédiaire.

conjonctives seraient une élaboration exoplasmique de la cellule (voir p. 72).

Opinions actuelles.

Aujourd'hui la solution du problème oscille entre ces deux dernières manières de voir, qui, à tout bien considérer, ne diffèrent pas aussi profondément qu'on le croirait au premier abord. On n'admet plus que les cellules se transforment en totalité en faisceau de fibrilles; il est bien prouvé que ces faisceaux apparaissent à côté de la cellule; la seule question à résoudre est la part plus ou moins directe que prend la cellule à sa formation. Or, alors même que les fibrilles apparaissent à une certaine distance de la cellule, dans la substance intercellulaire muqueuse, il ne faut pas oublier que cette dernière substance est un produit de ces cellules, qui, ayant présidé à sa formation, continuent à présider à sa nutrition, à ses modifications chimiques et morphologiques, c'est-à-dire à ses transformations. Ce sont donc les cellules qui provoquent le développement des fibrilles, non par une transformation directe de leur protoplasma, mais par une influence à distance exercée sur la substance fondamentale. Mais comme entre cette influence à distance sur une matière précédemment élaborée, et l'élaboration d'une nouvelle substance, on peut se figurer tous les intermédiaires, il y a lieu de se demander s'il n'y a pas aussi divers degrés dans l'action fibro-formative des cellules, et si, de cette influence à distance, pour les cas où il y a une abondante substance fondamentale préformée, on ne passerait pas à une action plus immédiate, à une élaboration directe des fibrilles par le protoplasma, sans état intermédiaire de substance hyaline, alors que précisément cette substance hyaline intercellulaire est trop peu abondante pour suffire à donner naissance à tous les faisceaux qui doivent se former. C'est ce qui paraît avoir lieu en effet pour le tissu conjonctif des tendons, et nous reviendrons sur cette question à propos de ces organes. Disons seulement, à un point de vue général, que les recherches les plus récentes montrent (B. Lwoff) que, dans certains cas, les fibrilles conjonctives se forment incontestablement aux dépens des couches les plus périphériques du corps cellulaire, et que si les cellules peuvent déterminer la trans-

Action fibro-formative des cellules.

formation fibrillaire de la substance fondamentale qu'elles ont précédemment élaborée, elles peuvent aussi produire directement des fibrilles, car on voit de ces fibrilles, qui sont d'abord situées en plein protoplasma, dans le sens des prolongements cellulaires (Flemming)[1].

Produit direct ou indirect des cellules.

Nous conclurons donc en disant que les faisceaux conjonctifs ne sont pas le résultat d'une transformation totale des cellules, mais qu'ils sont un produit *indirect* ou *direct* de ces cellules. Pour comprendre combien cette interprétation diffère de celle de Virchow, pour les cas même où les fibrilles apparaissent dans la substance fondamentale à une certaine distance de la cellule, il faut rappeler la comparaison qu'employait cet auteur : les fibrilles, disait-il, apparaissent dans la substance intercellulaire du tissu conjonctif comme la fibrillation apparaît dans un caillot sanguin (p. 356). Nous répondons : non, les deux processus ne sont pas comparables. La fibrine coagulée, qu'elle ait emprisonné des globules rouges ou qu'elle en soit dépourvue, prend l'aspect fibrillaire ; les globules rouges n'exercent donc aucune action sur cette disposition qui peut se produire en leur absence. Au contraire, dans le développement du tissu conjonctif, qui n'est jamais dépourvu de cellules, qui n'est primitivement formé que de cellules, la fibrillation se produit par l'action même de ces cellules, action qui peut se manifester tantôt par la transformation en fibrilles de la substance fondamentale (*action indirecte*), tantôt par l'élaboration immédiate de fibrilles dans le protoplasma (*action directe*).

Production tardive des fibres élastiques.

Formation des fibres élastiques. — La production des fibres élastiques est d'ordinaire postérieure à celle des faisceaux de fibrilles conjonctives. Ici nous allons retrouver des théories analogues aux précédentes, et arriver à des conclusions assez semblables.

Il est à peine besoin de rappeler que Henle avait émis l'hypothèse que chaque fibre élastique résulterait de l'allongement du noyau d'une cellule, après que le corps cellulaire de celle-ci se serait en totalité transformé en fibrilles conjonctives, d'où le

1. Retterer, *Les découvertes récentes relatives au développement du tissu conjonctif* (Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 1892, p. 211).

nom de *fibres de noyau, fibres nucléaires* donné aux fibres élastiques. Mais aucune observation ne confirma cette manière de voir, et toutes les recherches aboutirent à faire considérer, au contraire, la fibre élastique comme produite par la transformation de la totalité d'une cellule. Les cellules du tissu conjonctif s'anastomosent en réseau par leurs prolongements. Ce sont ces prolongements qui d'abord se transformeraient en substance élastique, puis le corps cellulaire lui-même, et le noyau s'atrophierait et disparaîtrait (Virchow, Robin, Legros, Gerlach, etc.); le réseau cellulaire deviendrait ainsi réseau élastique.

Anciennes théories.

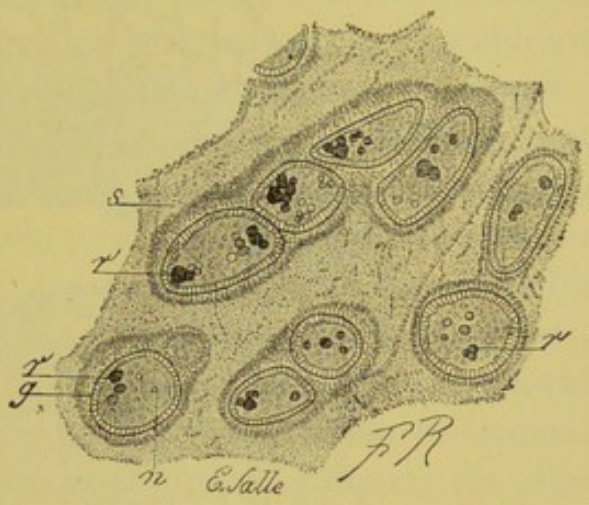


Fig. 165. — Coupe du cartilage aryténoïde du chien adulte.

s. Substance fondamentale avec des grains élastiques. — *n*. Noyau d'une cellule cartilagineuse. — *r*. Granulations graisseuses (teintes en noir pour l'action de l'acide osmique) du protoplasma des cellules cartilagineuses. — *g*. Granulation à la surface du protoplasma. — Grossissement de 300 diamètres (Ranvier).

Cependant, dès 1847, Muller avait constaté que, dans les cartilages réticulés (ces cartilages sont dits aussi élastiques, vu leur composition), les fibres élastiques apparaissent dans la substance fondamentale ou intercellulaire, primitivement hyaline, et ne présentent aucun lien génétique direct avec les cellules de ce tissu (cellules cartilagineuses); et Kölliker ayant suivi avec soin leur mode d'apparition, les vit se produire par juxtaposition en série linéaire de corpuscules ou molécules élastiques. Cet auteur ajoute que la conséquence de cette constitution par des grains bout à bout est ce fait que la fibre élastique, par la macération dans la potasse, se décompose en petits fragments transversaux (voir p. 338).

Ce mode de production, dans la substance intercellulaire, sans intervention directe des cellules, a été confirmé par un grand nombre de recherches, et spécialement par celles de Ranvier. Celui-ci a vu, dans le cartilage aryténoïde, les cellules cartilagineuses entourées d'une sorte de couronne de grains

Leur apparition sans rapports avec les cellules.

(fig. 165), et, partant de cette couronne, des prolongements également granuleux. Ces grains ont les réactions de la substance des fibres élastiques (voir p. 337) : ils sont tantôt disséminés, tantôt disposés en série, et de cette disposition on voit toutes les formes de transition vers la fibre élastique moniliforme et vers la fibre élastique à bords rectilignes et parallèles, ne prenant l'aspect strié transversalement que par l'action prolongée

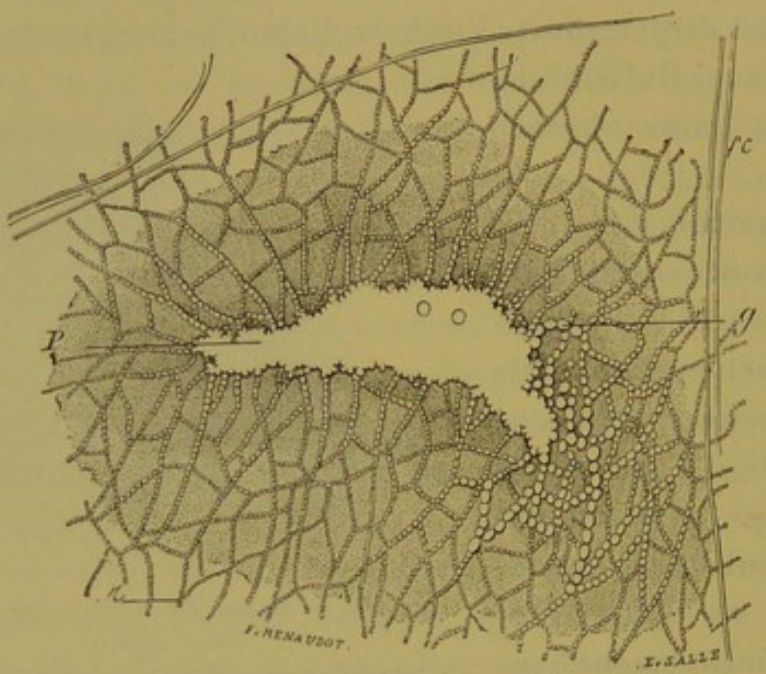


Fig. 166. — Lame la plus interne de la gaine lamelleuse du nerf pneumogastrique du chien adulte, séparée après macération prolongée dans une solution d'acide chromique à 2 p. 1 000.

P. Plaque élastique. — *g*. Grains élastiques volumineux. — *r*. Fibre élastique formée de grains fins. — *fc*. Fin faisceau de fibrilles conjonctives. — Grossissement de 400 diamètres (Ranvier).

Grains élastiques.

de la potasse. Dans la gaine lamelleuse des nerfs (forme particulière de tissu conjonctif condensé, voir ci-après), il a fait la même observation, et dans des conditions d'autant plus démonstratives qu'il s'agit ici de membranes très minces, que les fibres se produisent dans le plan de cette membrane, et que, par suite, il est impossible de prendre ici pour un grain élastique la coupe transversale d'une fibre. La fig. 166 est à cet égard suffisamment démonstrative, pour nous dispenser de toute description.

Il est donc incontestable que les fibres élastiques se pro-

duisent dans la substance fondamentale ou intercellulaire. Mais, de même que pour les fibrilles conjonctives, cela ne veut pas dire que les cellules restent étrangères à cette production; elles la provoquent, au moins par une action indirecte, puisque la nutrition de cette substance, ses transformations sont sous la dépendance de ces cellules. Et ici encore, nous devons penser que cette action, indirecte dans les cas sus-indiqués, peut aussi devenir directe dans d'autres cas et qu'alors la fibre élastique sera une émanation ou même une élaboration immédiate du protoplasma. Alors, sans qu'elles soient en contradiction avec le fait précédent, s'expliquent les observations ou conceptions suivantes. O. Hertwig et Bubnoff auraient vu que, dans le cartilage réticulé, les capsules des cellules cartilagineuses sont perforées, et que c'est au niveau de ces orifices que commence la production des fibres élastiques, véritables émanations du protoplasma cellulaire. Bien plus, Kuskow (1887) prétend que les fibres élastiques en voie de formation partent non de la surface, mais de l'intérieur de la cellule, de la masse protoplasmique qui confine immédiatement au noyau, et de ce noyau lui-même; elles seraient donc une élaboration intra-cellulaire, car elles suivent les prolongements des cellules, et les quittent ensuite plus ou moins rapidement pour plonger dans la substance intercellulaire; mais il nous est difficile d'admettre, avec Kuskow, qu'elles proviennent du noyau lui-même; ce serait faire retour, sous une autre forme, à la vieille théorie de Henle[1].

Discussion et interprétation des faits.

CHAPITRE XIX

DIVERSES ESPÈCES DE TISSU CONJONCTIF

Les éléments que nous venons d'étudier se combinent dans des proportions et avec des dispositions diverses pour former les différentes espèces de tissu conjonctif. A cet égard, nous devons distinguer deux grandes catégories.

1. G. Loisel, *Développement des fibres élastiques dans le ligament cervical du cheval* (Soc. de biologie, 7 juillet 1894).

Dans la première, tous les éléments sus-indiqués sont présents, et les tissus qu'ils constituent ne diffèrent guère que par la disposition, l'ordonnance qu'affectent ces éléments les uns
Premier groupe. par rapport aux autres : nous aurons ainsi : 1° le *tissu conjonctif lâche et diffus;* 2° le *tissu conjonctif condensé;* 3° le *tissu conjonctif des séreuses;* 4° le *tissu conjonctif lamelleux.*

Dans une seconde catégorie, un ou deux des éléments deviennent prédominants, et peuvent présenter des transformations particulières; nous aurons ainsi : 5° le tissu *conjonctif muqueux*, qui représente un état embryonnaire (p. 354), dans lequel tous les éléments n'ont pas encore apparu, état transitoire pour les diverses formes de tissu conjonctif, mais qui est permanent, définitif pour quelques parties de l'organisme;
Second groupe. 6° le *tissu fibreux ou tendineux*, caractérisé par la prédominance du développement des faisceaux de fibrilles conjonctives sur les fibres élastiques; 7° le *tissu élastique*, où domine au contraire la fibre élastique; 8° le *tissu adipeux*, formé essentiellement de cellules du tissu conjonctif dans lesquelles s'est faite une élaboration particulière (cellule adipeuse); ceci nous amènera à parler d'une autre évolution spéciale de ces cellules, savoir : 9° les *cellules pigmentaires.* Enfin nous terminerons cette revue par la question controversée du : 10° tissu *réticulé* ou *adénoïde.*

Nous verrons que, comme dans toute classification, les catégories ainsi établies ne sont pas sans transition des unes aux autres, et que ces divisions sont, à certains égards, artificielles, mais nécessaires cependant pour coordonner les faits qui se relient par maintes formes de passage. D'autre part, outre ses éléments essentiels, caractéristiques, le tissu conjonctif contient encore des *vaisseaux* et des *nerfs.* Mais comme l'abondance et la disposition de ceux-ci varie selon les espèces de tissu, nous n'y avons pas fait allusion dans l'étude générale qui précède, nous réservant de les signaler à propos de chaque variété du tissu conjonctif.

1° **Tissu conjonctif lâche ou diffus.** — Pour l'étude des éléments du tissu conjonctif en général, nous avons presque toujours, dans les pages qui précèdent, fait allusion au tissu

conjonctif lâche et diffus, *tissu cellulaire* de Bichat, et nous avons déjà, par des exemples, expliqué ces dénominations (p. 332). Il nous faut maintenant étudier ses dispositions générales et quelques-unes de ses formes particulières. Ce tissu remplit les espaces et les cavités entre les organes (on le nomme parfois *interstitiel*), de sorte que les masses qu'il constitue n'ont pas une forme à elles, mais sont moulées dans ces interstices : aussi Reichert le nommait-il *tissu conjonctif sans forme;* on le dit *non modelé*, par opposition au tissu conjonctif qui forme par exemple les tendons, organes bien distincts, et qui par suite est le tissu conjonctif *modelé*. Ce sont ces mêmes dispositions qui le font appeler *diffus*, en même temps que la manière irrégulière, sans règle absolue, dont sont disposés les uns vis-à-vis des autres ses éléments constituants, cellules, faisceaux de fibrilles conjonctives et fibres élastiques. Et enfin il est qualifié de *lâche*, parce que ces faisceaux et fibres ne sont pas serrés les uns contre les autres : la lymphe remplit les interstices de ces éléments qui peuvent facilement glisser les uns sur les autres, se déplacer, de même qu'ils se laissent écarter par une plus grande accumulation de lymphe entre eux (œdème, voir p. 329 la boule d'œdème artificiel) ou par l'insufflation d'un gaz (tissu cellulaire, p. 332). Les fibres élastiques et les faisceaux conjonctifs y étant entrelacés dans tous les sens, le tissu est également extensible dans toutes les directions.

Il est non modelé diffus et lâche.

Tissu cellulaire sous-cutané. — Le type le plus complet de ce tissu conjonctif lâche et diffus nous est fourni par le *tissu cellulaire sous-cutané*, qui forme une couche entre la peau (le derme) et les aponévroses d'enveloppe des muscles. C'est grâce à la laxité de ce tissu sous-cutané qu'on peut saisir la peau et la soulever en un repli plus ou moins saillant; alors le derme glisse, se détache de l'aponévrose d'enveloppe en étirant les fibres du tissu cellulaire, et les deux moitiés du pli formé peuvent se juxtaposer presque directement par leurs faces profondes; quand cesse l'action mécanique, le pli produit est effacé par l'élasticité du tissu cellulaire, qui ramène, en se rétractant, la peau dans sa situation primitive. Ces glissements avec déplacements de la peau peuvent aller très loin; c'est ainsi

Il permet les glissements de la peau.

que le repli cutané qui forme le prépuce se dédouble lorsque celui-ci est tiré en arrière du gland, et ce dédoublement se fait presque comme s'il n'y avait rien d'interposé entre les deux lames cutanées préputiales, tant est lâche et extensible le tissu conjonctif qui sépare ces deux lames.

Aussi le tissu cellulaire sous-cutané se prête-t-il avec la plus grande facilité à recevoir diverses substances dans les interstices de ses éléments. Sans revenir sur l'insufflation ou sur la production de l'œdème, rappelons que c'est en lui qu'on pratique les injections hypodermiques, qui, mettant les solutions médicamenteuses en contact immédiat avec les vaisseaux de ce tissu, en assurent l'absorption très rapide. Pour hâter encore cette absorption, on a soin, après que l'injection a produit sur son lieu même une véritable petite boule d'œdème artificiel, on a soin de comprimer et de malaxer, à travers la peau, cette petite boule, afin d'amener le liquide à s'étaler en pénétrant dans un plus grand nombre d'interstices, de manière à être en rapport avec un plus grand nombre de vaisseaux. C'est aussi grâce aux dispositions du tissu cellulaire sous-cutané que, lorsque du sang a été, par rupture vasculaire, répandu dans ses mailles (ecchymose), on hâte la résorption de ses éléments par le massage.

Cas des injections hypodermiques.

Les membranes muqueuses sont, à leur face profonde, doublées le plus souvent d'une couche de tissu conjonctif lâche, dite *couche celluleuse,* semblable à celui qui double la peau, et c'est par des glissements comparables à ceux sus-indiqués que se produit par exemple le prolapsus ou chute du rectum ou invagination de la muqueuse rectale.

Divers tissus conjonctifs lâches. — Pour énumérer toutes les parties qui sont formées par ce tissu cellulaire, il faudrait passer en revue toute l'anatomie descriptive, puisqu'il est interposé entre tous les organes qui se touchent, qu'il revêt leur surface et qu'il pénètre dans leur intérieur, accompagnant les vaisseaux et nerfs, et enveloppant leurs parties constituantes (lobes et lobules des glandes, faisceaux des muscles et des nerfs, etc.). Quelques exemples suffiront.

Le tissu conjonctif lâche est répandu autour de tous les organes.

Le tissu cellulaire ou conjonctif lâche forme aux artères une

enveloppe qui les accompagne dans toutes leurs ramifications et qui leur permet des glissements (locomotion des artères) en rapport avec leur alternative de réplétion plus ou moins complète. Il entoure la vessie d'une sorte d'atmosphère qui permet à ce réservoir de se dilater quand il se remplit, puis de revenir sur lui-même quand il se vide; on dit alors que la vessie, en se dilatant, décolle le péritoine qui la revêt; c'est un phénomène semblable à celui du prépuce dont les deux lames se dédoublent, se décollent. Il en est de même pour l'estomac, qui, en état de réplétion, dédouble les deux lames du grand épiploon et se loge entre elles. Le tissu cellulaire lâche interposé aux muscles leur permet les glissements qui accompagnent leur changement de forme, leur raccourcissement pendant la contraction. Tous ces exemples montrent bien que, si le tissu cellulaire unit les organes entre eux, on peut aussi bien dire qu'il les sépare, ou mieux leur permet de se séparer, car tous les glissements sus-indiqués aboutissent à des séparations, à des changements de rapport.

Gaines de tissu conjonctif des artères.

Des divers viscères.

D'autre part, comme exemple de tissu cellulaire pénétrant dans les organes, nous pouvons citer : la *capsule de Glisson*, qui accompagne dans le foie la veine porte jusqu'à ses ramifications terminales, et s'interpose ensuite entre les lobules hépatiques; les cloisons conjonctives qui pénètrent dans les centres nerveux et entourent les vaisseaux de ces centres; les cloisons qui séparent les lobes et lobules de toutes les glandes, etc.

Cloisons de divers viscères.

Vaisseaux et nerfs du tissu conjonctif lâche[1]. — Les *vaisseaux sanguins* amènent aux éléments anatomiques les matériaux nécessaires à leur activité et emportent les déchets résultant de cette activité, c'est-à-dire que la richesse vasculaire d'un tissu est en rapport avec l'intensité des phénomènes de sécrétion (glandes), de production de chaleur ou de force (muscles), de production d'influx nerveux (centre nerveux). Le tissu conjonctif lâche ne préside à aucun de ces phénomènes réellement actifs; il ne joue qu'un rôle de remplissage, et, en dehors des processus pathologiques, la vie ne paraît pas

Peu de vaisseaux pour son propre compte.

1. L. Testut, *Vaisseaux et nerfs des tissus conjonctifs, fibreux, séreux et osseux.* Paris, 1880.

être très active dans ses éléments. On pourrait donc penser, *a priori*, qu'il n'est pas riche en vaisseaux sanguins, et cette idée est juste en ce sens qu'il ne possède que peu de vaisseaux destinés à son propre usage; mais comme il entoure tous les organes et les pénètre, il se trouve être nécessairement le lieu de passage des vaisseaux de ces organes; aussi est-il très riche en vaisseaux à l'arrivée et à la distribution desquels il préside. On conçoit donc que les artérioles et les veinules du tissu conjonctif lâche, lorsque celui-ci est disposé pour favoriser les glissements, doivent avoir une disposition particulière afin de se prêter à cette fonction; ces vaisseaux sont en effet très longs, et ne se rendent pas directement à l'organe qu'ils doivent irriguer, mais décrivent, avant de l'atteindre, des courbes et des ondulations qui leur donnent un aspect caractéristique; dans ce trajet, ils se bifurquent et présentent de nombreuses anastomoses; leurs subdivisions sont telles qu'ils n'arrivent à leur organe de distribution qu'à l'état de ramuscules. Tel est particulièrement le cas du tissu conjonctif sous-cutané.

Richesse en vaisseaux destinés aux organes qu'il entoure.

Parfois cette richesse vasculaire atteint un degré très élevé, et le tissu conjonctif lâche forme un véritable organe vasculaire, qui rentre cependant dans la catégorie des faits sus-indiqués; tel est le cas pour la *pie-mère*, membrane conjonctivo-vasculaire qui enveloppe les centres nerveux, et surtout pour la pie-mère cranienne ou cérébrale. Les artères qui constituent les réseaux de la pie-mère cérébrale subissent, dans celle-ci, avant de pénétrer dans la substance nerveuse, des divisions méthodiques de manière à ne présenter, à leur entrée dans les masses nerveuses, que le diamètre et la structure de capillaires, ou tout au plus d'artérioles; il en est de même pour les veines. La pie-mère rachidienne est moins vasculaire, et contient de véritables petits troncs vasculaires. Cette différence s'explique bien, et l'explication fait ressortir la signification exacte de la vascularité du tissu cellulaire. Dans les centres nerveux, c'est la substance grise qui a besoin du plus grand nombre de vaisseaux; or, pour l'encéphale, la substance grise est placée à la superficie; la subdivision des vaisseaux s'effectue donc déjà dans la pie-mère. Au contraire, la substance blanche des centres

Cas de la pie-mère.

nerveux est moins vasculaire; or, pour la moelle, la substance blanche est à la superficie et la grise dans la profondeur; aussi les vaisseaux ne subissent-ils pas toutes leurs subdivisions déjà dans la pie-mère, mais surtout en traversant la substance blanche, avant d'atteindre la grise, où finalement ils forment leurs réseaux capillaires. C'est pourquoi, dans la pie-mère encéphalique, l'élément vasculaire domine sur l'élément conjonctif; et, inversement, dans l'enveloppe de la moelle, c'est l'élément conjonctif qui domine très largement sur l'élément vasculaire.

Il est cependant des cas où le tissu conjonctif lâche est très riche en vaisseaux, qui lui appartiennent en propre, qui forment en son sein des réseaux capillaires; c'est lorsque ce tissu évolue selon le type de *tissu adipeux* (ci-après); mais cette exception apparente confirme la règle, car alors il s'agit de la production d'une espèce particulière de tissu conjonctif, caractérisé par la prédominance des cellules et par l'activité élaboratrice spéciale de ces cellules (cellules adipeuses); nous étudierons donc ces détails à propos du tissu adipeux.

Cas spécial du tissu adipeux.

Le tissu conjonctif lâche renferme également des vaisseaux lymphatiques; mais les rapports de ses éléments avec ces vaisseaux est une question toute spéciale que nous traiterons à propos de l'origine des vaisseaux lymphatiques (voir sixième partie, chapitre XXXIV).

Ce que nous avons dit des vaisseaux sanguins du tissu cellulaire, s'applique aussi aux nerfs qu'il renferme; il n'est pas prouvé qu'aucun de ces nerfs et filets nerveux lui appartienne en propre; il n'en est que le distributeur. Il est vrai que dans diverses régions (tissu sous-cutané, péri-articulaire) il renferme des *corpuscules de Pacini*, c'est-à-dire des terminaisons nerveuses; mais ce sont des organes de sensibilité, mis en jeu par des pressions venant de l'extérieur ou produites par le jeu des organes voisins; leur étude doit être faite avec celle du système nerveux ou avec celle de la peau, aux fonctions sensitives de laquelle ils sont associés, et non à propos de l'histologie du tissu conjonctif.

Nerfs et terminaisons nerveuses.

2° **Tissu conjonctif condensé** (*derme; chorion des mu-*

queuses). — Il existe des transitions insensibles entre le tissu conjonctif lâche et diffus, non figuré, et les tissus conjonctifs figurés, membraneux. Ainsi le tissu cellulaire sous-cutané n'est pas également lâche dans toute son épaisseur; ses couches les plus profondes se condensent en une sorte de mince aponévrose, distincte de l'aponévrose générale d'enveloppe des muscles, et qu'on nomme *fascia superficialis;* d'autre part, ses couches superficielles se condensent également et forment un tissu plus serré qui se continue avec le *derme* ou cuir de la peau; il en est de même des rapports du tissu cellulaire lâche des muqueuses avec le *chorion* ou *derme* de ces muqueuses.

Formes de transition.

Derme. — Le *derme* de la peau est formé, comme le tissu conjonctif lâche, et dans les mêmes proportions, par des faisceaux de fibrilles conjonctives, par des fibres élastiques, et par des cellules (cellules fixes et cellules migratrices). Ici encore ces divers éléments sont mêlés sans ordre bien défini et s'entrecroisent; mais ils sont plus solidement liés les uns aux autres, ne se laissent plus séparer par injection de liquide ou insufflation de gaz, ne glissent plus les uns sur les autres. Il n'y a plus que peu d'interstices remplis de lymphe; les intervalles entre les faisceaux de fibrilles sont remplis par une substance amorphe et transparente, substance conjonctive n'ayant pas subi la fibrillation. Il en résulte que le derme est un véritable organe, avec son individualité, ses limites plus ou moins bien définies (très nettes du côté de l'épiderme c'est-à-dire à sa surface superficielle, moins nettes à sa surface profonde); mais ce n'est encore que du tissu *conjonctif condensé*, ses éléments n'affectant pas, les uns par rapport aux autres, une ordonnance régulière, constante et bien définie, comme par exemple les éléments des aponévroses ou des tendons.

Il renferme tous les éléments du tissu conjonctif.

C'est du tissu conjonctif dense.

La face supérieure ou superficielle du derme n'est pas unie, mais présente une série de saillies, dites *papilles du derme*, qui s'enfoncent dans la partie profonde de la couche de Malpighi de l'épiderme (voir la fig. 100, ci-dessus p. 225). Ces papilles sont coniques, simples ou groupées deux à deux (grosse papille bifurquée à son sommet), hautes en moyenne de 100 μ, larges de 50 μ à leur base. Elles renferment des vais-

seaux et les organes terminaux des nerfs de sensibilité (voir *Éléments nerveux;* septième Partie, chapitre XLI). La face profonde du derme est unie, se continue insensiblement avec le tissu cellulaire sous-cutané.

Il sert à loger les dépendances de l'épiderme.

Dans le derme sont logées les diverses productions épidermiques que nous avons précédement étudiées à propos des dérivés épithéliaux (ci-dessus, p. 275 et 290), c'est-à-dire les follicules pileux, les glandes sébacées et les glandes sudoripares. Les glandes sébacées ne dépassent pas les limites du derme et même n'occupent en général que sa moitié supérieure (fig. 133) ; il en est de même des follicules pileux de petite dimension; mais les follicules des gros poils, ainsi que les glandes sudoripares dépassent le derme, c'est-à-dire le traversent, et arrivent jusque dans le tissu cellulaire sous-cutané (fig. 138 et 142). Outre ces diverses parties, le derme renferme encore des faisceaux de muscles lisses, lesquels meuvent les follicules pileux (muscles dit *arrectores pilorum*, redresseurs des poils. Voir ci-après : *Tissus musculaires;* et p. 280, fig. 133, en *m*).

Différences entre les couches superficielles et profondes du derme.

Tout le derme est formé par un feutrage serré de faisceaux conjonctifs et de fibres élastiques. Ce feutrage est moins dense dans ses zones profondes (couche réticulaire du derme), où ces deux ordres de fibres et fibrilles se continuent avec les éléments de même nature du tissu cellulaire sous-cutané ou sous-dermique; en même temps, dans les zones profondes, les faisceaux conjonctifs sont volumineux. A mesure qu'on va de sa profondeur vers sa superficie, on voit ces faisceaux, ainsi que les fibres élastique, devenir plus minces; le feutrage devient plus serré, plus dense, et la substance amorphe interposée soude ces éléments plus solidement entre eux. Dans la substance des papilles ces dispositions sont accentuées au plus haut point, de sorte que facilement les papilles paraissent au premier aspect, sur une coupe, formées d'une matière homogène. Quant aux cellules, elles sont plus nombreuses dans les couches superficielles; comme dans ces couches, et notamment dans les papilles, les faisceaux de fibrilles conjonctives sont très fins, les cellules, reposant à la surface de ces faisceaux, sont moins étalées, ont des formes moins compliquées, et appa-

raissent, sur les coupes, avec un corps fusiforme. D'une manière générale, quoique les faisceaux conjonctifs ne soient pas orientés dans des directions régulières, on peut dire que, dans les régions moyennes du derme, ces faisceaux sont disposés parallèlement au plan du derme, et que les faisceaux verticaux se rencontrent surtout dans sa profondeur, et à sa superficie (papilles).

Chorion des muqueuses. — Le chorion des muqueuses n'est semblable au derme de la peau que pour les muqueuses qui ont un épithélium pavimenteux stratifié ; telles sont notamment la muqueuse buccale, linguale, pharyngienne, œsophagienne. Tous ces chorions ont, à leur face superficielle, des papilles plus ou moins nombreuses, parfois très développées et compliquées (papilles de la langue), et sont dits *chorions dermo-papillaires*. Notons en passant que l'œsophage a un chorion dermo-papillaire, quoique son épithélium soit d'origine endodermique, et cela nous suffira pour réfuter cette prétendue loi d'après laquelle les chorions dermo-papillaires seraient toujours et uniquement associés à des épithéliums d'origine ectodermique.

Chorions dits dermo-papillaires.

Le chorion de la muqueuse vésicale est très analogue au derme ; il est remarquable par sa richesse en fibres élastiques, ce qui est en rapport avec les changements de volume de la vessie selon son état de réplétion et de vacuité. C'est un chorion papillaire, mais les papilles y sont rares, et ne se trouvent guère que vers la partie inférieure de la vessie (région du trigone vésical).

Le chorion des autres muqueuses (à épithélium cylindrique) diffère du derme par une texture plus lâche et par une grande abondance de cellules migratrices ou globules blancs. Cependant le chorion de la muqueuse des fosses nasales diffère peu du derme ; mais le chorion de la muqueuse gastrique, puis encore et surtout celui de la muqueuse intestinale sont infiltrés d'un grand nombre de cellules lymphatiques, et prennent par place la constitution du tissu réticulé des ganglions lymphatiques.

Chorions non papillaires souvent lymphoïdes.

3° **Membranes séreuses**. — On pourra s'étonner de nous voir aborder l'étude des séreuses, de leur trame et de leur épi-

thélium (endothélium) presque aussitôt après celle du tissu conjonctif lâche : c'est que les séreuses appartiennent au tissu conjonctif par tous leurs éléments, aussi bien ceux de leur trame que ceux de leur épithélium ; c'est que les dispositions de leurs éléments dérivent des dispositions des éléments du tissu conjonctif lâche ; c'est que, enfin, le tissu conjonctif lâche ne se présentera avec toutes ses significations que quand nous aurons étudié les séreuses.

Les séreuses appartiennent au tissu conjonctif.

Conformation et constitution des séreuses. On sait que les séreuses, selon le schéma classique de Bichat, forment des sacs sans ouverture, dans lesquels les viscères font saillie. Telle est la disposition du *péritoine*, de la *plèvre*, du *péricarde*, qui sont les trois séreuses typiques de l'organisme, qui sont toutes trois constituées de même et qui ont les mêmes origines embryologiques. Nous énumérerons plus loin les autres séreuses normales ou accidentelles. Toutes ces séreuses présentent un feuillet viscéral qui revêt le viscère, et un feuillet pariétal qui revêt la paroi intérieure de la cavité qui contient le viscère ; ces deux feuillets se continuent l'un avec l'autre. Ils sont tous deux constitués de même, sauf quelques légères différences locales, à savoir par un *épithélium* et par une *trame* conjonctive qui le supporte. Cette trame est aux séreuses, ce que le derme est à la peau, ce que le chorion est à une muqueuse ; et en effet elle est séparée d'ordinaire des organes sous-jacents par une couche de *tissu cellulaire sous-séreux*, qui est l'homologue du tissu cellulaire sous-cutané (tissu conjonctif lâche sous-dermique).

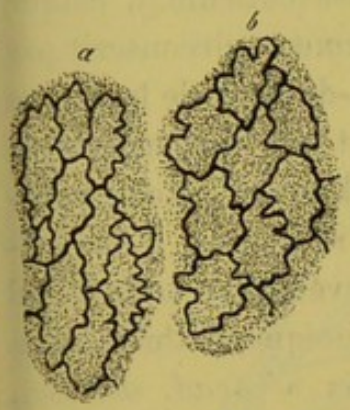


Fig. 167. — Cellules endothéliales d'une séreuse ; les contours des cellules sont dessinés en noir par l'action du nitrate d'argent.

Feuillet viscéral et feuillet pariétal.

Nous avons déjà, à propos des épithéliums en général, donné les caractères généraux de la *couche épithéliale* des séreuses ; elle est de nature endothéliale (p. 219), c'est-à-dire formée par une seule assise de cellules plates, très minces, unies les unes aux autres, au niveau de leurs bords, par un ciment que le ni-

Endothélium.

trate d'argent révèle en le colorant en noir (fig. 167). Les contours ou lignes-limites des cellules sont alors très nettement dessinées. On voit alors que ces contours ne sont pas sinueux comme ceux des cellules endothéliales des vaisseux lymphatiques (fig. 93, p. 220), mais seulement légèrement onduleux et parfois même rectilignes (fig. 92) ; l'ensemble de la cellule dessine une plaque polygonale, parfois quadrilatère, plus souvent à cinq ou six côtés (fig. 94), et pouvant être plus ou moins allongée (fig. 167).

Détails sur la cellule endothéliale.

Chaque cellule endothéliale se limite à sa surface par une plaque très mince de protoplasma condensé (cuticule ?), plaque formant le champ qui se montre si nettement circonscrit par les imprégnations au nitrate d'argent. Au-dessous de la plaque est le corps protoplasmique proprement dit, renfermant le noyau ; d'après les recherches récentes de Ranvier, ce corps protoplasmique serait en continuité, par son réticulum, d'une cellule à la cellule voisine, de sorte « qu'un revêtement endothélial constitue une colonie dont les éléments, quoique distincts, n'en sont pas moins étroitement liés entre eux » (*Acad. des Sc.*, 20 avril 1891).

La *trame*, plus épaisse en général sur le feuillet pariétal que sur le feuillet viscéral, est une membrane de tissu conjonctif mesurant de 50 à 140 μ. Ses éléments sont ceux du tissu conjonctif diffus, et ils sont à peu près semblablement disposés, sauf qu'ils sont plus serrés, plus condensés, les faisceaux de fibrilles conjonctives, comme les fibres élastiques, étant unies en un tout compact par une substance transparente, hyaline, molle, comme nous l'avons vu à propos du derme, type du tissu conjonctif condensé. Les faisceaux conjonctifs sont dirigés dans tous les sens, s'entre-croisent sous les angles les plus divers, mais sont, dans leur ensemble, disposés parallèlement au plan de la membrane qu'ils contribuent à former (fig. 168). Les fibres élastiques y sont fines et y dessinent, par leurs très nombreuses anastomoses, des réseaux d'un aspect presque caractéristiques ; en effet, dans les points où se font les anastomoses, les fibres élastiques donnent naissance à de fines membranes élastiques étendues entre elles comme la membrane

Trame de tissu conjonctif condensé.

Avec riches réseaux élastiques.

interdigitale entre deux doigts d'une patte d'oiseau aquatique, de sorte que ces réseaux élastiques figurent de véritables membranes élastiques fenêtrées (*e*, *e*, fig. 168), dont les trous sont de dimensions très diverses. Enfin le troisième et dernier élément est représenté par des cellules, cellules plates du tissu conjonctif, qui sont appliquées, comme d'ordinaire, sur les faisceaux de fibrilles conjonctives.

Cette constitution, de la séreuse péritonéale par exemple, se

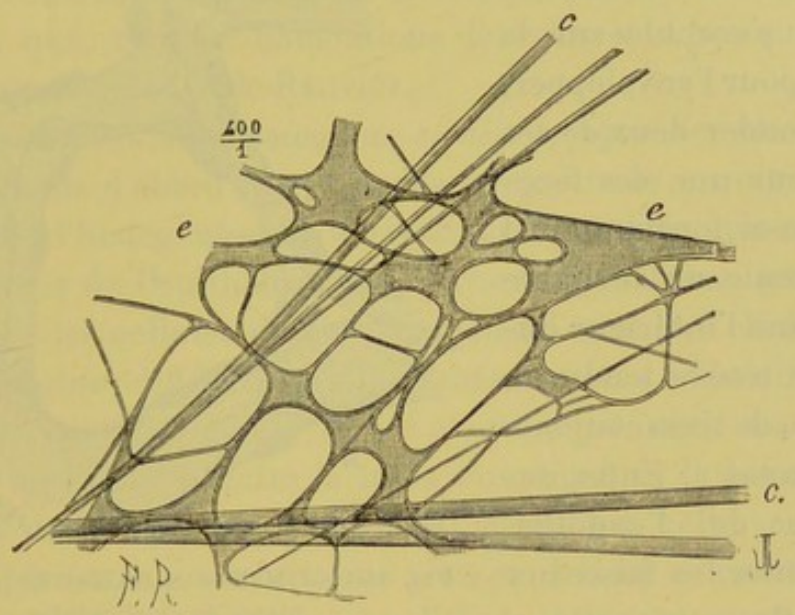


Fig. 168. Trame conjonctivo-élastique de la séreuse péritonéale ; un des feuillets du mésentère du lapin adulte.

e. Réseau élastique. — *c*. Faisceaux de fibrilles conjonctives. — Grossissement de 500 diamètres (Ranvier).

retrouve, avec une plus grande simplicité encore, sur les replis qui rattachent les viscères à la paroi (mésentère, mésocolon), et sur ceux qui vont d'un viscère à l'autre (épiploons). Ces replis se réduisent souvent à une grande minceur, et présentent même par places un amincissement tels qu'ils sont perforés et réduits à une sorte de dentelle à jours. Tel est le cas du *grand épiploon* qui est fenêtré chez l'homme adulte comme chez la plupart des mammifères. Le grand épiploon du lapin, qui se prête bien à l'étude, a révélé des faits très particuliers. Bien tendu, et traité par les réactifs, il se présente comme une dentelle, percée de trous que circonscrivent des travées, d'épaisseur variable. Ces travées sont constituées par des faisceaux de

Étude du grand épiploon.

fibrilles conjonctives, et les plus minces d'entre elles ne contiennent que deux ou même seulement qu'un de ces faisceaux (fig. 169). A leur surface sont disposées des cellules endothéliales, dont le carmin révèle les noyaux (fig. 169) et dont le nitrate d'argent dessine les contours (fig. 170), et qui présentent cette disposition que, sur les travées très fines, dont le diamètre est moins large que celui d'une cellule endothéliale ordinaire, la cellule s'enroule sur la travée pour l'envelopper, et va sonder deux de ses bords sur une des faces de celle-ci, formant ainsi à elle seule un véritable tube dans l'intérieur duquel se trouve tendu un faisceau de tissu conjonctif (Ranvier)[1]. Enfin, au-dessous de l'endothélium, entre les faisceaux de fibrilles conjonctives, sont des cellules plates, appliquées sur ces faisceaux (*n'* fig. 169) ; mais lorsque la travée est très fine, composée seulement d'un faisceau, elle ne renferme pas de cellules plates ; dans sa constitution n'entre aucun autre élément cellulaire que la cellule endothéliale qui en revêt la surface.

Particularités des petites travées épiploïques.

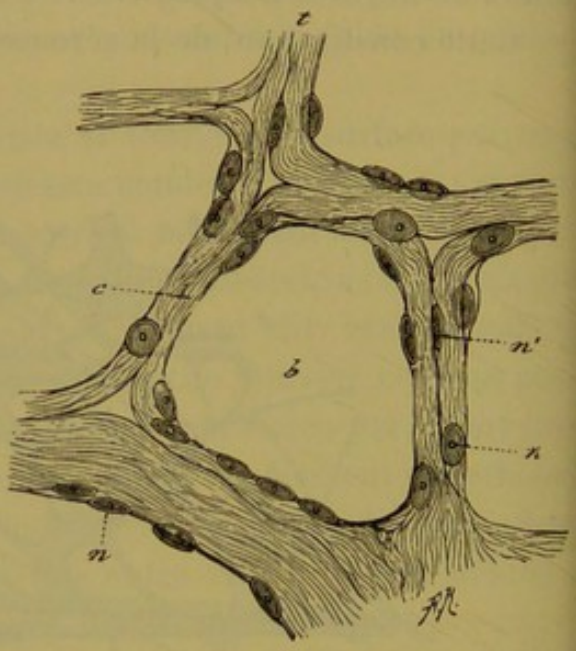


Fig. 169. — Mailles et travées du grand épiploon du chien adulte.

b. Maille. — *t*. Travées. — *n*. Noyaux endothéliaux (les limites des cellules endothéliales ne sont pas visibles, la pièce n'ayant pas subi l'action du nitrate d'argent ; voir la fig. 170). — *n'*. Noyaux des cellules du tissu conjonctif du stroma. — Grossissement de 330 diamètres (Ranvier).

Voilà un petit fait, qui n'est au premier abord qu'une simple curiosité, et qui cependant a permis d'arriver à des conceptions générales de la plus haute importance relativement aux rapports des séreuses et du tissu conjonctif. En effet, comme nous ne pouvons concevoir un faisceau conjonctif sans

1. Ranvier, *Recherches sur la formation des mailles du grand épiploon* (Arch. de physiologie, 1874).

adjonction d'une cellule du tissu conjonctif, et comme sur le faisceau conjonctif unique d'une mince travée épiploïque nous ne trouvons, en fait d'élément cellulaire, que des cellules endothéliales, nous sommes amenés à nous demander si cette cellule endothéliale ne représenterait pas la cellule plate de ce faisceau, si, d'une manière générale, cellules épithéliales des séreuses et cellules du tissu conjonctif ne seraient pas choses équivalentes, morphologiquement et originellement identiques. C'est à cette conclusion qu'on est amené par une série d'observations qui, comme nous allons le voir, sont presque toutes dues aux recherches de Ranvier.

Équivalence de la cellule endothéliale et de la cellule du tissu conjonctif.

Signification morphologique et histologique des séreuses. — Remarquons d'abord que, d'après ce que nous enseigne l'embryologie, l'histogénèse des dérivations blastodermiques (p. 196), les cellules de l'épithélium des séreuses (péritoine, péricarde, plèvre) et les cellules du tissu conjonctif sont des éléments de même origine, différenciés d'une même masse cellulaire. Nous avons vu en effet que la cavité pleuro-péritonéale est creusée dans le mésoderme, entre la lame somatique et la lame splanchnique de celui-ci (fig. 85, p. 200). Plus tard, cette vaste fente pleuro-péritonéale se cloisonne pour se diviser en cavités pleurale, péricardique, péritonéale; l'étude de ce processus est du ressort de l'organogénie et ne doit pas nous occuper, d'autant que chez les vertébrés inférieurs le cloisonnement n'a pas lieu ou n'est que partiel (batraciens chez lesquels il n'y a pas de diaphragme, et où la cavité péritonéale et pleurale communiquent largement). La question histogénique seule nous intéresse, et nous avons vu (p. 208 et fig. 90) qu'elle se réduit à ceci : les éléments qui limitent primitivement la fente pleuro-péritonéale, c'est-à-dire les éléments de la lame splanchnique et de la lame somatique se différencient, en partant d'une forme embryonnaire commune, les uns en épithélium de la séreuse, les autres en mésenchyme, c'est-à-dire, pour le plus grand nombre de ces derniers, en cellules du tissu conjonctif (p. 353). Donc, au point de vue embryologique, cellules endothéliales des séreuses et cellules conjonctives de la trame sous-jacente sont des cellules sœurs; l'histogénie est favorable à cette concep-

Rappel des faits embryogéniques.

tion qui amène à les considérer comme équivalentes, comme pouvant se remplacer les unes les autres.

Séreuses apparaissant tardivement par clivage du tissu conjonctif.

Mais ce n'est pas tout : si la séreuse pleuro-péritonéale se produit à une époque très primitive, dans le mésoderme, par clivage ou fissuration, il est d'autres séreuses qui n'apparaissent que plus tard, et cette fois non plus par clivage du mésoderme embryonnaire, mais par fissuration du tissu conjonctif muqueux qui en dérive. Tel est le cas de la séreuse des centres nerveux, de la cavité qui existe entre la dure-mère et la pie-mère, de la séreuse *arachnoïde*, en un mot. Celle-ci ne se forme que tardivement. L'axe cérébro-spinal est d'abord entouré de tissu conjonctif muqueux (p. 353) ; ses couches les plus externes se condensent en une membrane fibreuse, la dure-mère ; ses couches les plus internes deviennent du tissu conjonctif lâche; puis, dans ce tissu se fait un clivage ; ce qui est en dedans de la cavité ainsi produite (au contact immédiat de la masse nerveuse) devient la pie-mère (étudiée ci-dessus, p. 366) ; quant à cette cavité et aux couches qui la limitent immédiatement, elles deviennent respectivement et la cavité de l'arachnoïde et les deux feuillets (interne ou viscéral, externe ou pariétal) de la séreuse arachnoïdienne. L'épithélium endothélial qui tapisse cette cavité provient des cellules du tissu conjonctif, dont on peut suivre la transformation graduelle en cellules de revêtement. Chez nombre de vertébrés, ce clivage n'a pas lieu, et l'arachnoïde est remplacée par du tissu conjonctif lâche. L'étude de l'arach-

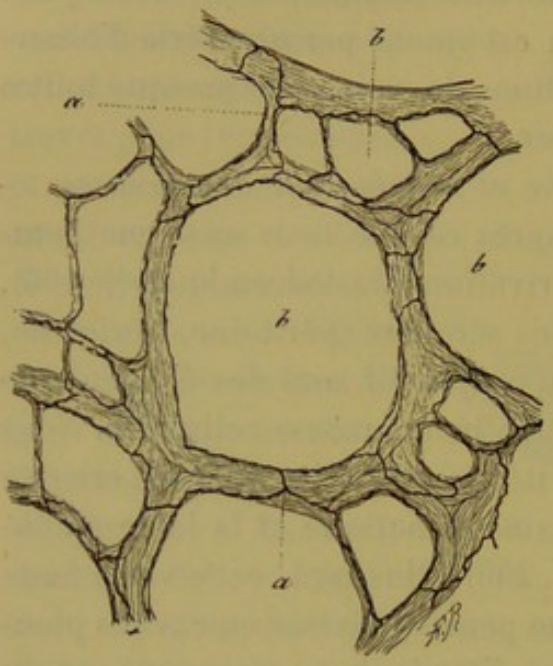


Fig. 170. — Mailles et travées du grand épiploon du chien adulte, après imprégnation d'argent.

a. Interlignes cellulaires ou lignes inter-cellulaires imprégnées d'argent. — *b*. Mailles. — *t*. Travées conjonctives. — Grossissement de 300 diamètres (Ranvier).

Cas de l'arachnoïde.

noïde nous amène donc à cette double conclusion, que, non seulement les cellules endothéliales des séreuses et les cellules ordinaires du tissu conjonctif sont des éléments équivalents, mais que, de plus, d'une manière plus générale, le tissu conjonctif lâche et les séreuses sont des formations équivalentes, et que les secondes dérivent, sont une transformation des premières. Que les interstices qui existent entre les éléments du tissu conjonctif lâche, et qui sont remplis de lymphe, se coordonnent en un plan commun sur une certaine étendue, que par leur ensemble ils dessinent une fente, que, en même temps, les cellules plates du tissu conjonctif se disposent, sur les deux parois de cette fente, en une couche continue de revêtement, et une séreuse sera constituée, avec son épithélium à cellules larges, plates, endothéliales.

Analogies de la cellule endothéliale et de la cellule conjonctive.

Du reste, ces cellules endothéliales ne diffèrent pas, morphologiquement, des cellules du tissu conjonctif, d'une manière aussi accentuée qu'on le croirait au premier abord, en raison de leur aspect en plaque mince, amorphe, ne semblant renfermer de protoplasma qu'autour du noyau. Les nouvelles recherches de Ranvier (avril 1891, voir ci-dessus, p. 372) ont montré que, outre la plaque endothéliale de protoplasma condensé, qui forme le champ si nettement circonscrit par les imprégnations d'argent, la cellule endothéliale est encore formée, au-dessous de cette plaque, par une masse de protoplasma, renfermant le noyau, protoplasma qui présente des prolongements s'anastomosant d'une cellule endothéliale à l'autre, et sans doute, pouvons-nous ajouter, d'une cellule endothéliale à une cellule de tissu conjonctif sous-jacente.

Résultats de l'inflammation expérimentale des séreuses.

Alors viennent toute une série de recherches expérimentales, poursuivies par Ranvier depuis 1869[1]. Elles ont montré que, à la suite d'une inflammation expérimentale du péritoine, ses cellules endothéliales se transforment : les unes, mortellement atteintes, se détruisent; dans les autres, où l'action inflammatoire a été moins intense, la cellule endothéliale perd sa plaque superficielle; le protoplasma sous-jacent, renfermant le noyau,

1. Cornil et Ranvier, *Manuel d'histologie pathologique* (1re édition, 1869-1876; 2e édition 1881-1884).

présente de gros prolongements, et la cellule étoilée qui en résulte est alors identique à une cellule conjonctive. Il n'y a plus alors, à la surface de la séreuse, et en particulier sur les travées de l'épiploon, il n'y a plus un revêtement endothélial, mais un réseau de cellules conjonctives, réseau dans lequel il est impossible de distinguer les éléments qui sont les cellules conjonctives préexistantes de la trame, également hypertrophiées par le processus inflammatoire, et ceux qui proviennent de la transformation des cellules endothéliales; on n'est plus réellement en présence d'une séreuse, mais d'un tissu conjonctif lâche dont les interstices sont représentés par la cavité de la séreuse précédemment existante.

Substitution des cellules conjonctives aux endothéliales.

Mais celle-ci se reconstitue; si l'on attend quelques jours, on voit l'endothélium se reformer, de la manière suivante : les cellules conjonctives qui sont à la surface des travées, aussi bien celles qui proviennent des anciens éléments endothéliaux que celles qui émergent de la trame, aussi bien du reste que les cellules migratrices qui parcourent le tissu en tous sens, s'étalent à la surface de la trame, enveloppent les travées de l'épiploon, arrivent au contact par leurs bords, se soudent en un revêtement continu, sécrètent à leur surface la plaque endothéliale caractéristique, et reconstituent ainsi le revêtement épithélial. Souvent on constate que ces cellules, d'origines multiples mais identiques au fond, sont plus nombreuses qu'il n'est nécessaire pour garnir toute la surface. Alors, dit Ranvier, quelques-unes d'entre elles, ne trouvant plus qu'une place restreinte sur les travées de l'épiploon, y sont fixées seulement par une sorte de pied auquel leur corps, libre dans la cavité péritonéale, est relié par un pédicule plus ou moins long; ces cellules en excès ne sont pas utilisées et tombent dans la cavité. En général, vers le neuvième jour après la production de l'inflammation péritonéale, l'endothélium est complètement reconstitué, mais les cellules qui le composent n'ont pas encore repris complètement leurs dispositions normales, leur protoplasma réticulé est formé de traînées plus grosses, plus granuleuses; ces cellules sont plus épaisses que normalement, et forment de légères saillies (Ranvier, 1891).

De toutes ces recherches nous pouvons donc conclure qu'on peut expérimentalement ramener le pavé endothélial à l'état de réseau de cellules conjonctives étoilées, puis, inversement, voir les cellules conjonctives étoilées se transformer en un revêtement endothélial continu[1].

L'endothélium de la séreuse est une adaptation spéciale des cellules plates.

Ainsi l'endothélium des séreuses peut être considéré comme une adaptation particulière des cellules du tissu conjonctif au rôle de revêtement épithélial continu. Nous comprenons donc maintenant la signification du petit fait (p. 374) qui a été le point de départ de toutes les considérations précédentes, à savoir que dans les petites travées de l'épiploon du lapin, constituées par un seul faisceau conjonctif, ce faisceau conjonctif paraît ne pas être accompagné de cellule conjonctive. Il possède en réalité sa cellule plate; mais celle-ci s'est aplatie au point de devenir cellule endothéliale de revêtement; elle a à la fois la signification et le rôle de cellule conjonctive et de cellule endothéliale.

Formes de transition.

D'autre part, on trouve, sur tous les endothéliums des séreuses, des régions où les cellules n'ont pas pris complètement la forme endothéliale (*c c'*, fig. 171); cela a lieu généralement dans les points où la surface de la séreuse présente de légères dépressions, au niveau desquelles les cellules ne sont pas soumises aux glissements et compressions qui résultent des mouvements des viscères. On observe particulièrement ces dispositions, qui ont été soigneusement étudiées par Tourneux et Hermann (1876), sur le péritoine pariétal qui tapisse le centre phrénique du diaphragme; là, au lieu de constituer une couche unie, l'épithélium péritonéal s'invagine dans les fentes intertendineuses, et tapisse ces enfoncements par des cellules beaucoup plus petites que les éléments endothéliaux ordinaires (fig. 175). Ces cellules, rondes ou polyédriques par pression réciproque, sont formées d'un protoplasma granuleux, sans plaque endothéliale superficielle; elles sont parfois assez semblables à des globules blancs (fig. 174). Ces sortes de nids de cellules jeunes sont des centres de rénovation, où les éléments se multiplient, et d'où ils s'étendent sur les régions voi-

1. Ranvier, *De l'endothélium du péritoine et des modifications qu'il subit dans l'inflammation expérimentale* (Compt. rend. Acad. des sciences, avril 1891).

sines (voir p. 232, rénovation des épithéliums, et fig. 102). Nous reviendrons sur ces dispositions en étudiant les rapports des séreuses avec les lymphatiques.

Synoviales articulaires et tendineuses. — Outre les grandes séreuses splanchniques, péritoine (avec la *séreuse vaginale* du testicule, dépendance du péritoine), plèvre, péricarde, qui se forment de bonne heure par clivage du mésoderme, outre la séreuse arachnoïdienne qui se forme plus tard par fissuration du tissu conjonctif embryonnaire qui entoure les centres nerveux (p. 376), d'autres cavités naissent encore en diverses régions, dans l'épaisseur du tissu conjonctif, et constituent tout autant de véritables séreuses destinées à faciliter les glissements des organes.

Épithélium des synoviales.

Telles sont les *synoviales* qui tapissent la face interne des capsules articulaires; elles sont formées d'une trame de fibres élastiques et de faisceaux conjonctifs, sur laquelle repose un épithélium, dont les dispositions ont donné lieu à de nombreuses contradictions; certains auteurs y décrivent un épithélium stratifié, d'autres un épithélium de cellules cubiques; d'autres enfin un épithélium plat, endothélial. C'est cette dernière disposition qui est constante sur les parties planes de la surface synoviale; mais cette surface présente degrandes irrégularités, et notamment des dépressions; or dans ces dépressions, comme dans celles que nous signalions ci-dessus (p. 379) pour la portion diaphragmatique du péritoine, les cellules ne sont pas plates et étalées, mais cubiques et parfois superposées en plusieurs couches; on voit donc que les divergences entre les auteurs s'expliquent par des variations locales. Le mode de développement des cavités articulaires montre que ces cavités se produisent par fissuration en plein tissu conjonctif; les synoviales ont donc, avec ce tissu, les mêmes rapports que les séreuses splanchniques. Le fait que la synoviale tapisse uniquement la capsule articulaire, et non les surfaces articulaires encroûtées de cartilage, ne s'oppose nullement à l'assimilation des cavités synoviales aux cavités séreuses; à la surface du cartilage articulaire, les cellules cartilagineuses sont très aplaties, très minces tout en conservant leurs caractères de cellules cartilagineuses

Développement des cavités articulaires.

(voir ci-après); elles sont, aux cellules cartilagineuses ordinaires, ce que la cellule endothéliale de la séreuse est à la cellule conjonctive.

Quelques auteurs, pour établir un rapprochement entre les divers éléments qui revêtent les diverses régions de la cavité articulaire, ont pensé pouvoir considérer les cellules de revêtement de la synoviale comme étant de nature cartilagineuse. Nous ferions, pour notre part, ce même rapprochement, mais en sens inverse, assimilant les cellules cartilagineuses superficielles, minces et aplaties, aux cellules endothéliales de la synoviale; les cellules endothéliales de la synoviale sont des cellules conjonctives qui se sont disposées en revêtement épithélial; les cellules plates et minces de la surface du cartilage sont tout ce qu'a pu faire le tissu cartilagineux pour adapter certains de ses éléments à ce même rôle de revêtement. Ce but n'est pas atteint par lui d'une manière bien parfaite, au point de vue morphologique; mais il faut dire aussi qu'il n'est pas atteint non plus d'une manière toujours parfaite pour la surface synoviale proprement dite, dont le revêtement est parfois incomplet par places et affecte tout au moins les caractères de cellules conjonctives aplaties et étalées par pression bien plus que ceux d'un véritable endothélium. On voit en tout cas que, lorsque Bichat assimilait les synoviales aux séreuses et les considérait comme des sacs sans ouverture, il était plus près de la vérité qu'on ne s'est plu généralement à le dire.

Question des surfaces des cartilages articulaires.

Bichat et les synoviales.

Il en est de même des *gaines synoviales des tendons*. Celles-ci ont des dispositions et une structure en tout semblables à celles des séreuses splanchniques. On verra en effet, dans les traités d'anatomie descriptive, comment ces gaines sont de véritables sacs sans ouverture, formés d'un feuillet pariétal qui tapisse le conduit ostéo-fibreux donnant passage au tendon, et d'un feuillet viscéral qui tapisse le tendon lui-même, et que ces deux feuillets sont en continuité l'un avec l'autre par un *mésotendon* (comparable au mésentère ou à un épiploon). Ces mésotendons sont minces, souvent incomplets, c'est-à-dire perforés, fenêtrés, réduits à de simples tractus, comme parfois l'épi-

Mésotendons.

ploon. Ces feuillets et mésotendons sont formés par les mêmes éléments que les séreuses splanchniques : trame de tissu conjonctif, assez développée pour le feuillet pariétal, très mince et réduite à une couche de cellules plates du tissu conjonctif pour le feuillet viscéral; revêtement de cellules plates, étalées, à contours révélés par le nitrate d'argent, de cellules endothéliales, en un mot. Et le mode de formation de ces gaines synoviales tendineuses est aussi celui des séreuses, celui de l'arachnoïde; elles sont représentées primitivement par du tissu conjonctif embryonnaire, qui se clive et se creuse d'une cavité.

Bourses séreuses sous-cutanées. — Les séreuses que nous venons de passer en revue se forment, à des époques plus ou moins primitives, chez l'embryon; elles sont destinées à favoriser les glissements, mais on ne peut pas dire que leur formation soit le résultat mécanique de ces glissements eux-mêmes, car elles apparaissent avant que les organes (articulations, tendons des muscles) se meuvent et se déplacent. Sans doute, leur cause première, ancestrale, chez les formes spécifiques où elles ont apparu pour la première fois, a été ce mécanisme de glissement entre deux organes unis par du tissu conjonctif, et qui ont dû, pour accomplir une fonction nouvelle, se détacher, glisser l'un sur l'autre et par conséquent disloquer, déchirer ce tissu conjonctif lâche et l'amener à l'état de cavité séreuse. Mais si absolument vraisemblables que soient ces hypothèses sur l'adaptation des organes et des tissus, ce ne sont que des hypothèses. Or nous avons mieux que cela; nous avons des faits qui nous montrent, chez l'adulte, cette transformation du tissu conjonctif lâche en une séreuse, et qui viennent ainsi confirmer de la manière la plus éclatante la conception qui rattache les séreuses au tissu conjonctif. Nous faisons allusion aux *bourses séreuses sous-cutanées* et surtout à celles de ces bourses qui sont dites *accidentelles* et *professionnelles*.

Origine mécanique de la formation des séreuses.

Dans toute région où la peau repose sur une partie saillante du squelette (acromion, olécrâne, grand trochanter, rotule, etc.), et où elle est soumise à des déplacements ou glissements fréquents, ces glissements, qui s'effectuent grâce au tissu cellulaire sous-cutané (tissu conjonctif lâche, p. 363), finissent par

tirailler les faisceaux et fibres de ce tissu, les allongent, les amincissent, les feutrent en deux lames distinctes séparées par une cavité. Ainsi se forment, dans les régions sus-indiquées, des cavités de glissement, creusées en plein tissu conjonctif, et dites *bourses séreuses* ou *bourses muqueuses sous-cutanées*. Elles n'apparaissent qu'après la naissance, et sont plus étendues chez l'adulte que chez l'enfant; elles se sont donc produites par le mécanisme même de glissement que leur formation facilite. Bien plus, il en est toute une série qui n'apparaissent que chez l'adulte, et seulement chez certains sujets, en raison de frottements spéciaux en rapport avec l'exercice de diverses professions, et qui sont dites *bourses séreuses accidentelles* ou *professionnelles;* telle la bourse des menuisiers au devant du sternum; celle des portefaix sur les côtés du rachis, des cordonniers sur la partie antéro-inférieure de la cuisse, etc.

Bourses séreuses de formation tardive.

Bourses professionnelles.

Or ces bourses sont des cavités séreuses, ou du moins en sont extrêmement analogues; ce sont des cavités séreuses en voie de formation, et qui acquièrent plus ou moins parfaitement les caractères des séreuses; elles sont limitées par une couche de tissu conjonctif légèrement condensé, qui représente la trame imparfaite de la séreuse; sur cette trame, les cellules du tissu conjonctif se sont étalées en une couche de revêtement, le plus souvent incomplète, mais qui, par places, peut prendre les caractères d'un véritable endothélium; elles sont traversées par des tractus conjonctifs irrégulièrement entre-croisés, qui sont les homologues des travées d'un épiploon fenêtré. Et cependant ces bourses séreuses, de par le mode et l'époque de leur développement, ne sont autre chose que des interstices du tissu conjonctif lâche et diffus, interstices développés par les tiraillements et glissements fréquents des faisceaux de fibres les uns sur les autres, interstices qui se sont fusionnés en une cavité plus ou moins étendue, mais toujours irrégulière, incomplètement cloisonnée, parfois subdivisée en cavités distinctes, toutes dispositions qui traduisent l'origine première de la bourse séreuse. On voit que cette fois nous assistons bien à la transformation du tissu conjonctif lâche en séreuse, et que ce fait, joint à tous ceux révélés par l'étude des

Preuves de l'équivalence des séreuses et du tissu conjonctif lâche.

séreuses splanchniques, nous permet de conclure que tissu conjonctif lâche et séreuses sont choses équivalentes; que les séreuses appartiennent au tissu conjonctif aussi bien par leur trame que par leur endothélium, que par leur cavité.

Équivalence (et substitution) des séreuses et du tissu conjonctif lâche. — Si tissu conjonctif lâche et séreuse sont des formations équivalentes, il est probable que, dans la série animale, l'une de ces formes peut se substituer à l'autre et réciproquement; c'est ce qui a lieu en effet. Chez les batraciens, le tissu cellulaire sous-cutané est remplacé par de vastes bourses séreuses, dites *sacs lymphatiques* (grenouille), communiquant entre elles, et revêtues d'un endothélium, qui n'est pas partout parfaitement continu, mais présente des formes de transition entre l'endothélium vrai et les cellules fixes du tissu conjonctif. Autour des muscles de la grenouille, il y a semblablement, en certaines régions, une séreuse au lieu d'une couche de tissu conjonctif lâche, et, par exemple à la cuisse, il se trouve que l'aponévrose fémorale est interposée entre un sac lymphatique superficiel et un sac lymphatique profond; or, Ranvier a constaté que l'endothélium qui recouvre la face externe de cette aponévrose est continu, formé de cellules qui se joignent par des bords sinueux, à engrenages multiples, comme l'endothélium des lymphatiques (p. 220), tandis que le revêtement de sa face profonde est de cellules étoilées, anastomosées par leurs prolongements, et laissant entre elles des espaces qui ne sont pas recouverts par elles. Nouvelle preuve que les cellules endothéliales vraies et les cellules conjonctives sont des éléments homologues. Inversement, une séreuse splanchnique peut se cloisonner, être envahie par des tractus conjonctifs et se transformer en tissu conjonctif lâche; c'est ainsi que chez certains serpents la partie antérieure de la grande séreuse pleuro-péritonéale se transforme en tissu cellulaire; nous avons du reste déjà dit que, selon les animaux, il y a, autour du système nerveux central, soit du tissu cellulaire, soit une séreuse (arachnoïde, p. 376).

Substitution de cavités séreuses au tissu conjonctif lâche.

Substitution inverse.

Cellules migratrices des séreuses. — Les interstices des éléments du tissu conjonctif lâche contiennent de la lymphe et

sont parcourus par des cellules migratrices. Il en est de même de la cavité des séreuses; elle contient un liquide, dit sérosité (péritonéale, péricardique, etc.), qui se coagule à la façon de la lymphe. Lorsque ces liquides s'accumulent en excès, on dit, pour le tissu cellulaire, qu'il y a *œdème*, pour les séreuses, qu'il y a *hydropisie;* on voit donc que l'œdème est l'hydropisie du tissu cellulaire, et que inversement l'hydropisie est l'œdème d'une séreuse. Cette sérosité ou lymphe des séreuses renferme

Sérosités des séreuses.

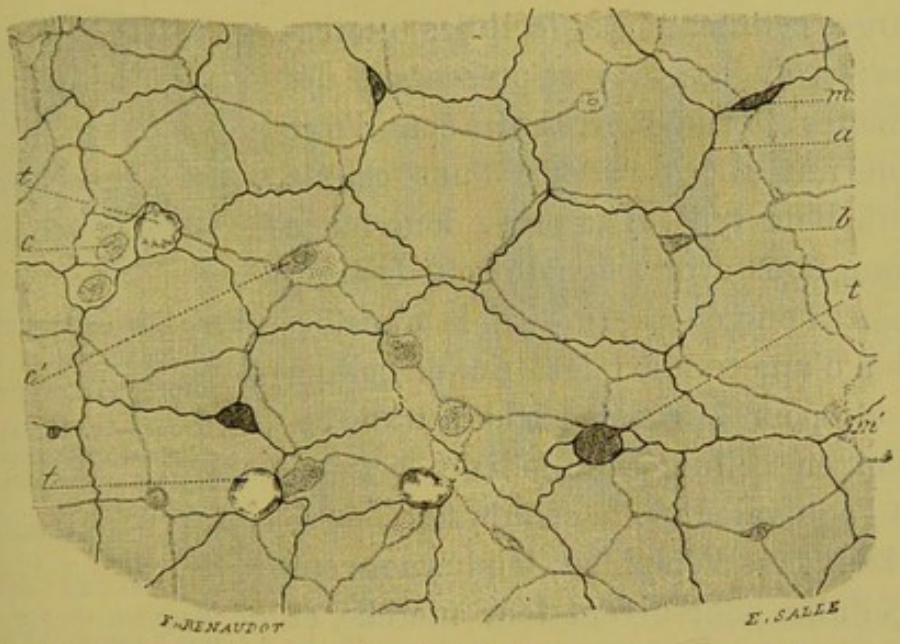


Fig. 171. — Grand épiploon d'un lapin de trois mois, imprégné d'argent, sur place, chez l'animal qui vient d'être sacrifié.

t, t, t. Trous de la membrane. — *a.* Lignes intercellulaires de la face supérieure. — *b.* Lignes intercellulaires de la face inférieure. — *m.* Amas d'albuminate d'argent intercellulaires de la face supérieure. — *m'.* Mêmes amas de la face inférieure. — *c, c'.* Petites cellules intercalaires (Ranvier).

de nombreuses cellules amiboïdes (leucocytes, cellules lymphatiques). Or, non seulement ces cellules migratrices se déplacent en glissant sur les surfaces séreuses, mais encore, elles perforent les cloisons minces qui se trouvent sur leur passage, et c'est à ce mécanisme qu'est due la disposition fenêtrée de l'épiploon (fig. 172 et 173); sur les très jeunes animaux, les orifices de cette fenêtration sont petits, correspondant par leur diamètre à celui d'un globule blanc (fig. 171); ce n'est que plus tard, après avoir été primitivement produits par le passage de ces globules blancs, qu'ils s'élargissent chez l'adulte.

Trajets des cellules migratrices dans les séreuses.

Les recherches de Ranvier ont bien démontré que ces orifices ou trous sont produits par les cellules migratrices, car, sur l'épiploon d'un jeune lapin, on peut surprendre ces cellules engagées dans la membrane (fig. 171). Chose remarquable, parfois une cellule migratrice ainsi engagée ne poursuit pas son chemin, n'achève pas la perforation, mais demeure en place pour obturer l'orifice qu'elle a produit dans l'endothélium; ainsi, dit Ranvier, s'explique la présence de ces petites cellules endothéliales enclavées entre les grandes et larges cellules plates (cellules intercalaires; *c*, *c'*, fig. 171) et présentant des caractères intermédiaires entre ceux d'une cellule migratrice et ceux d'une cellule endothéliale type. Il se passe donc ici le fait que nous avons signalé pour le tissu conjonctif en général (p. 345), la transformation d'une cellule migratrice en cellule fixe, et, pour le cas spécial, sa transformation en cellule endothéliale, celle-ci étant l'équivalent de la cellule fixe.

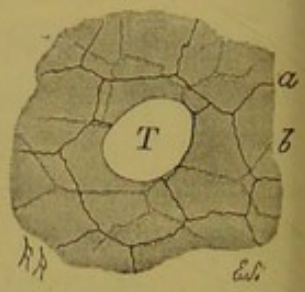


Fig. 172. — Grand épiploon du lapin adulte imprégné d'argent.

T. Trou. — *a*. Lignes intercellulaires dessinées par le dépôt d'argent à la face supérieure. — *b*. Lignes intercellulaires de la face inférieure. — Grossissement de 250 diamètres (Ranvier). On voit que le trou T correspond à droite à une ligne intercellulaire, tandis que sur les autres parties de son contour il est pratiqué aux dépens des cellules endothéliales.

Fenétration des épiploons par les cellules migratrices.

Mais, dans l'épiploon, le plus souvent ces cellules poursuivent leur marche et le perforent de part en part. Or dans les régions très minces de cet épiploon, on peut, après imprégnation par l'argent, voir les lignes de séparation des cellules endothéliales des deux faces de la membrane, et constater que, sur l'une ou l'autre face, les cellules migratrices ne se contentent pas toujours de s'insinuer dans la ligne de séparation de deux éléments endothéliaux et d'écarter ceux-ci, mais que parfois aussi elles les perforent, s'ouvrant un passage en pleine cellule endothéliale. C'est pourquoi, si, sur la membrane argentée, on voit souvent une ligne noire dessinant la circonférence du trou, ce qui montre qu'au bord du trou viennent se terminer les cellules endothéliales des deux faces, c'est-à-dire que la cellule migratrice a passé uniquement entre les éléments endothéliaux (fig. 171), d'autres fois le trou n'est pas limité par une ligne noire, mais

circonscrit par une pareille ligne seulement à une certaine distance de son bord (fig. 173), ce qui montre que la cellule migratrice a perforé le plein d'une cellule endothéliale sur l'une et l'autre face. Parmi ces dispositions, il en est qui montrent que la cellule migratrice, s'insinuant, sur l'une des faces, dans la ligne de séparation de deux éléments endothéliaux, a poursuivi son chemin sur l'autre face en perforant en plein une cellule endothéliale, car sur la première de ces faces on voit partir des bords du trou plusieurs lignes noires divergentes qui indiquent des limites de cellules, tandis que sur l'autre la perforation passe en plein à travers une cellule[1]. Enfin la fig. 172 montre encore une des variétés qui peuvent affecter ces dispositions. Quant à l'agrandissement ultérieur de ces orifices, il peut être le résultat de déchirures consécutives produites par des tiraillements, de même qu'une étoffe quelconque voit s'agrandir à la longue les premiers trous qu'on y pratique; mais il est dû surtout à la confluence de petites perforations produites dans le voisinage immédiat les unes des autres; en effet, par le passage incessant des éléments migrateurs ces orifices sont agrandis, les tractus conjonctifs qui les séparent amincis et rompus, et l'épiploon se transforme ainsi en un véritable réseau (épiploon réticulé). Il en résulte une sorte de remaniement complet de la disposition de ses éléments, de son revêtement épithélial, et notamment cet arrangement de cellules endothéliales qui s'enroulent autour d'une mince travée et dont chacune va souder ses deux bords opposés sur l'un des

Diverses dispositions de ces orifices.

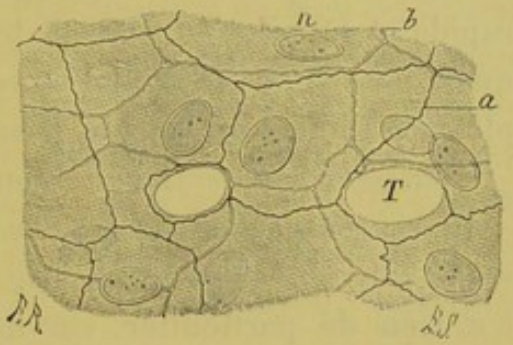


Fig. 173. — Grand épiploon du lapin adulte imprégné d'argent : disposition typique des trous produits par le passage d'une cellule migratrice perforant le plein d'une cellule endothéliale.

T. Trous. — *a*. Lignes intercellulaires de la face supérieure. — *b*. Lignes intercellulaires de la face inférieure. — *n*. Noyau. — Grossissement de 330 diamètres (Ranvier).

1. Ranvier, *Recherches sur la formation des mailles du grand épiploon* (Arch. de Physiologie, 1874).

côtés de la travée, enveloppant à elle seule toute la surface de celle-ci (p. 374).

Absorption au niveau des séreuses.

Comme conséquence de son assimilation aux interstices du tissu cellulaire, la cavité d'une séreuse doit être très favorable à l'absorption des liquides qui y seront injectés; et en effet l'expérience a montré qu'une injection sous-cutanée et une injection intrapéritonéale sont choses équivalentes, au point de vue de la rapidité de l'absorption. Il y a longtemps que Magendie, dans ses expériences, avait, pour obtenir une absorption rapide et sûre des substances toxiques, substitué l'injection dans la plèvre à l'injection sous la peau.

Vaisseaux et nerfs des séreuses. — Les séreuses possèdent des *vaisseaux sanguins* dont la disposition n'a rien de particulier, car nous n'avons pas à décrire ici les gros vaisseaux que les mésentères renferment et qui sont destinés aux viscères; il nous suffira de faire remarquer que, à cet égard, ces replis des séreuses (mésentère, mésogastre, épiploons, mésotendons, etc.) remplissent le même rôle que le tissu cellulaire, en servant de support et de conducteur des vaisseaux pour les organes auxquels ils sont annexés (p. 366).

Pauvreté en vaisseaux propres.

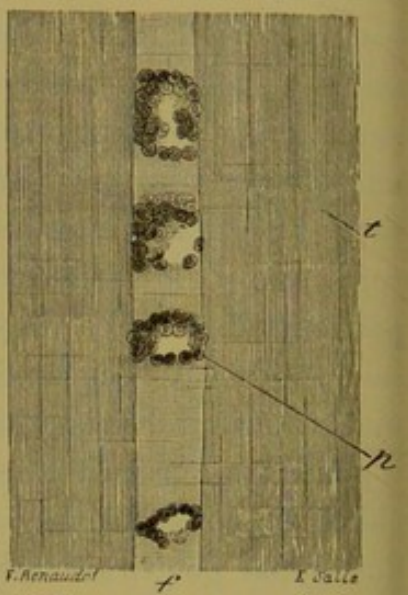


Fig. 174. — Centre phrénique du lapin, fixé par l'acide osmique, vu par sa face péritonéale.

f. Fente lymphatique. — *t.* Faisceaux tendineux. — *p.* Puits lymphatique. — Grossissement de 120 diamètres (Ranvier).

Quant aux vaisseaux sanguins appartenant en propre aux séreuses, ils sont généralement peu abondants, et moins encore dans le feuillet pariétal que dans le feuillet viscéral; l'arachnoïde en est très pauvre, peut-être même totalement dépourvue.

On trouve dans les séreuses de nombreuses *ramifications nerveuses,* dont le mode de terminaison n'est pas bien connu. Dans le mésentère, dans les capsules articulaires, ces nerfs sont en rapport avec des corpuscules de Pacini; ceux-ci n'appartiennent pas réellement à la séreuse, mais bien au tissu conjonctif

lâche interposé entre les deux feuillets du mésentère ou annexé aux articulations.

Rapports des séreuses avec les lymphatiques.

Mais c'est surtout avec les *lymphatiques* que les séreuses présentent des rapports importants, singuliers, et encore discutés. En 1862, Recklinghausen observa ce fait singulier que, si on dépose, sur la surface péritonéale du centre phrénique d'un lapin, quelques gouttes de lait ou d'une émulsion de graisse, on voit bientôt les vaisseaux lymphatiques du diaphragme s'injecter de ce liquide, c'est-à-dire renfermer des globules de lait ou de graisse[1]. Une solution de bleu de Prusse donne les mêmes résultats; tous ces liquides pénètrent dans des fentes lymphatiques situées entre les faisceaux tendineux superficiels du centre phrénique, fentes sur lesquelles la séreuse péritonéale passe en pont. On en a conclu qu'il y avait des orifices de communication entre la cavité péritonéale et ces fentes lymphatiques (stomates de Recklinghausen). Restait à voir et étudier ces stomates

Or, les études de Ranvier lui ont montré que, en effet, sur la face péritonéale du centre phrénique, dont les éléments ont été fixés par l'acide osmique, on trouve, de place en place, au niveau des fentes lymphatiques, des amas de cellules rondes circonscrivant un orifice central, ou (fig. 174), pour mieux dire, un court canal, qui, profondément, s'ouvre dans la fente lymphatique; il a donné à ces dispositions le nom de *puits lymphatiques*. Si, d'autre part, on reprend cette étude sur des pièces traitées par le nitrate d'argent, pour voir les limites des cellules endothéliales du péritoine, on voit que, au niveau de chaque puits lymphatique, cet endothélium n'est pas perforé; il est complet, mais formé de petites cellules qui varient de forme et de dimension (fig. 175). Ces cellules ne paraissent pas solidement unies; elles sont la plupart reconnaissables comme cellules lymphatiques ou globules blancs (p. 386). Ranvier en conclut que, pour expliquer les résultats de l'expérience de Recklinghausen, il n'est pas nécessaire d'invo-

Question des *puits lymphatiques*.

1. Recklinghausen, *Die Lymphgefässe und ihre Beziehung zum Bindegewebe*. Berlin, 1862. — *Das Lymphgefässsystem* (in *Handbuch der Lehre von den Geweben von Stricker*, 1871, p. 214).

quer l'existence de stomates permanentes; les petites cellules qui occupent les orifices de ces puits sont faciles à déplacer; elles peuvent se déplacer d'elles-mêmes par amiboïsme, et, par suite, laisser passer ou entraîner elles-mêmes les corpuscules déposés à la surface péritonéale du centre phrénique. Or, puisqu'on sait que, par leur amiboïsme, les cellules migratrices peuvent rentrer dans les vaisseaux comme elles en sont sorties, il nous semble qu'on pourrait dire que ces puits lymphatiques, représentés par des rangées concentriques de globules blancs (fig. 174), aussi bien que ces îlots endothéliaux de petites cellules (fig. 175) qui sont aussi des globules blancs, tout cet ensemble peut être considéré comme une véritable troupe de cellules migratrices accumulées en des points qui deviennent leurs lieux habituels de passage.

Cellules migratrices.

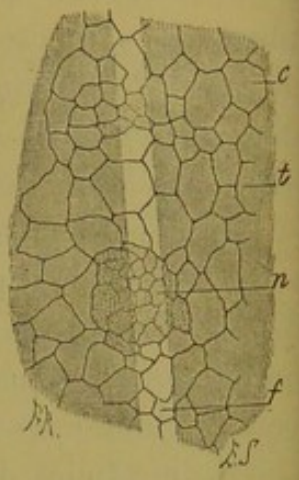


Fig. 175. — Centre phrénique du lapin, imprégné d'argent, vu par sa face péritonéale.

f. Fente lymphatique. — *t*. Faisceaux tendineux. — *c*. Cellules endothéliales ordinaires. — *n*. Ilots de cellules plus petites et à protoplasma granuleux. — Grossissement de 200 diamètres (Ranvier).

D'après les études que Hermann et Tourneux ont faites de ces mêmes puits lymphatiques, ces auteurs sont arrivés à une interprétation qui paraît au premier abord singulièrement différente de la précédente, et qui cependant ne s'en éloigne guère, si l'on veut bien se rappeler que les cellules migratrices, s'arrêtant dans l'interstice des cellules endothéliales, peuvent s'y fixer et s'y transformer ensuite en cellules endothéliales (p. 386), comme elles se transforment ailleurs en cellules fixes du tissu conjonctif. En effet, se basant sur les formes de transitions graduelles qu'on trouve entre les cellules placées dans les puits lymphatiques et les larges lamelles endothéliales du péritoine (ci-dessus, p. 379), Hermann et Tourneux pensent qu'on se trouve là en présence d'un phénomène de rénovation de l'épithélium péritonéal (p. 231 et fig. 102); que ces amas de cellules ne sont que des nids d'éléments épithéliaux jeunes, destinés à remplacer, dans les régions qui les entourent, les lamelles endothéliales enlevées par la desquamation (p. 379).

Centres de rénovation.

4° **Tissu conjonctif lamelleux**. — Les faits exposés à propos des séreuses nous permettront de comprendre facilement les dispositions du tissu conjonctif lamelleux. Nous avons vu que certaines travées de l'épiploon fenêtré étaient réduites à un ou deux faisceaux de fibrilles conjonctives, avec ou sans

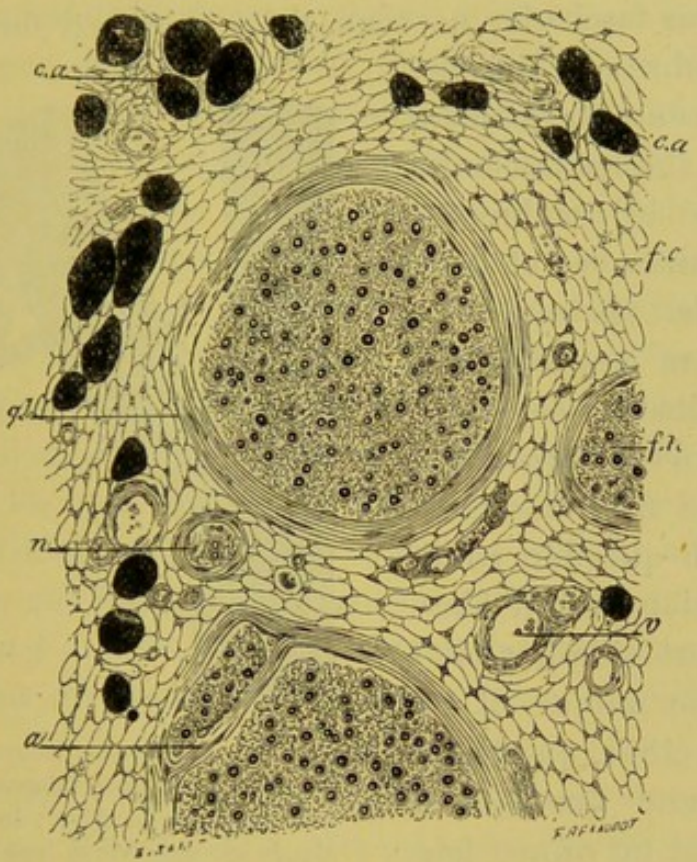


Fig. 176. — Gaine lamelleuse des nerfs. — Nerf collatéral des doigts de la main ; coupe transversale du petit tronc nerveux fixé par l'injection préalable, dans les vaisseaux sanguins, d'une solution osmique à 1 p. 100.

fn. Faisceau nerveux. — *gl*. Gaine lamelleuse. — *a*. Cloison de division d'un faisceau nerveux (dépendance de la gaine lamelleuse). — *n*. Un fascicule nerveux très grêle, avec sa gaine lamelleuse. — *v*. Vaisseau sanguin. — *fc*. Tissu conjonctif interfasciculaire. — *ca*. Cellules adipeuses colorées en noir par l'acide osmique. — Grossissement de 150 diamètres (Ranvier).

fibres élastiques, et ne possédant d'autres cellules que celles qui étaient étalées à leur surface sous forme d'éléments endothéliaux (p. 374). Qu'au lieu d'une travée on se figure une membrane très mince de fibres conjonctives et élastiques, ayant à sa surface des cellules plates, plus ou moins étalées, de manière à affecter une disposition rappelant celle d'un endothélium, et on aura l'idée de ce qu'est une des lamelles du *tissu conjonctif*

Lamelles conjonctives avec cellules plates de revêtement.

lamelleux. Ce tissu forme des gaines qui enveloppent divers organes peu volumineux, tels que les follicules de certains poils; mais il se trouve surtout développé autour des fascicules nerveux, où il prend, en effet, le nom de *gaine lamelleuse des nerfs* (Ranvier).

Gaine lamelleuse des nerfs, périnèvre, gaine de Henle. — Sur les gros fascicules nerveux, cette gaine est formée d'un grand nombre de lamelles disposées concentriquement (fig. 176); sur les fascicules plus petits, le nombre des lamelles diminue, et lorsqu'un tronc nerveux s'est subdivisé en ses ramifications terminales, dont chacune peut n'être formée que d'une seule fibre nerveuse, la gaine en question continue à envelopper cette fibre, mais elle est réduite alors à une lamelle unique. Il y a longtemps (1854) que Robin avait vu une fine lamelle enveloppant un mince faisceau nerveux, et l'avait décrite, sous le nom de *périnèvre*, comme un *élément anatomique* constitué par une substance amorphe semée de noyaux; Henle, de son côté, avait décrit la lamelle qui entoure les dernières subdivisions des troncs nerveux, réduites à une ou deux fibres nerveuses, et la considérait aussi comme représentant un tube membraneux, hyalin, sans structure, avec des noyaux à sa surface, et on continue encore aujourd'hui à donner le nom de *gaine de Henle* à la gaine lamelleuse des tout petits nerfs. Mais l'analyse histologique a montré, grâce aux recherches de Ranvier, que ces lamelles, qu'elles soient simples ou multiples, ne sont pas un élément anatomique, mais un

Le périnèvre de Robin.

La gaine de Henle.

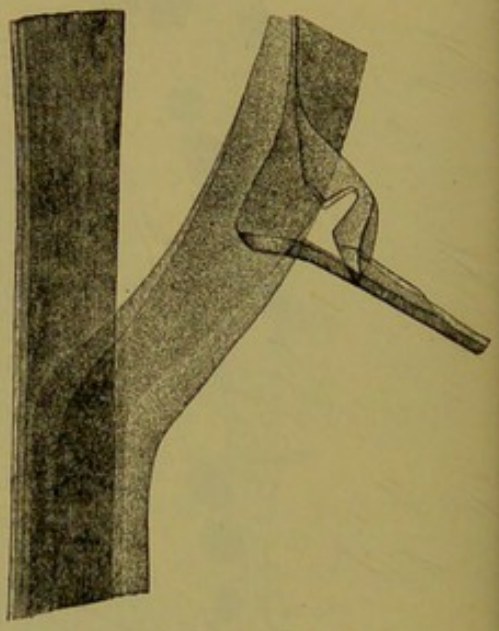


Fig. 177. — Lamelles isolées de la gaine lamelleuse du gros faisceau nerveux du nerf sciatique du chien ; dissociation pratiquée sur une coupe longitudinale faite après injection interstitielle de gélatine et durcissement par l'alcool. — Grossissement de 50 diamètres (Ranvier).

tissu, lequel est formé des divers éléments du tissu conjonctif[1].

En effet, sur une coupe transversale d'un tronc nerveux (sciatique, médian, collatéral des doigts), on constate que le nerf est formé par un certain nombre de faisceaux plongés dans du tissu conjonctif lâche (tissu conjonctif interfasciculaire, *fc*, fig. 176), et entourés chacun d'une enveloppe particulière, très nettement dessinée sous forme de gaine, et laissant déjà deviner, par sa fine striation concentrique (*gl*, fig. 176), sa constitution par des lamelles superposées. Si le nerf a été divisé en coupes longitudinales, il est facile, en dissociant ensuite les éléments de la coupe, de séparer ces lamelles les unes des autres (fig. 177) et de voir que, par exemple, il y en a de dix à quinze autour d'un gros faisceau nerveux. Concentriquement disposées, ces lamelles rappellent l'aspect que présenterait une main de papier cylindriquement roulée; cependant elles ne sont pas, dans leur superposition, entièrement libres et indépendantes les unes des autres; mais, se subdivisant par places, elles s'anastomosent les unes avec les autres, affectant une disposition que Ranvier a désignée sous le nom de *systèmes de tentes*, c'est-à-dire de lamelles secondaires, obliques, très irrégulièrement disposées, allant d'une lamelle primitive à sa voisine. Gaine lamelleuse.

Ces lamelles sont toutes formées de faisceaux de fibrilles conjonctives, placés côte à côte ou entre-croisés, et mêlés de fibres élastiques, le tout solidement soudé par une substance unissante hyaline, semblable à celle de la trame des séreuses. Dans l'épaisseur d'une lamelle, il n'y a pas de cellules; celles-ci sont disposées uniquement dans les intervalles qui séparent deux lamelles voisines; si la gaine se réduit à une seule lamelle (gaine de Henle), c'est sur la face interne de celle-ci que sont disposées les cellules.

Les noyaux de ces cellules en sont les seules parties qu'on aperçoive d'abord; sur une coupe transversale traitée par le carmin, ces noyaux, colorés en rouge, dessinent des traînées de taches dans les intervalles des lamelles. Les corps cellulaires Éléments cellulaires des lamelles.

1. Ranvier, *Recherches sur l'histologie et la physiologie des nerfs* (Archiv. de physiologie, 1872, p. 429).

Cellules endothéliales revêtant la lamelle.

auxquels ils correspondent ne peuvent être aperçus que par l'action du nitrate d'argent, car ces corps cellulaires sont réduits à une mince lame semblable à celle des cellules endothéliales; aussi le nitrate d'argent en dessine-t-il nettement les limites (fig. 178). Si on a imprégné d'argent un tout petit ramuscule nerveux, dont la gaine lamelleuse est réduite à l'état de gaine de Henle, on voit la surface de ce ramuscule parcourue par des lignes noires, fines, peu sinueuses, semblables aux lignes limites des cellules endothéliales des séreuses (fig. 178). S'il s'agit d'un faisceau nerveux entouré de lamelles multiples, on voit se dessiner divers plans de traits noirs superposés, et par le jeu de la mise au point, on arrive facilement à constater que chacun de ces plans correspond à un intervalle de deux lamelles, c'est-à-dire au dessin des contours des cellules qui occupent chaque intervalle.

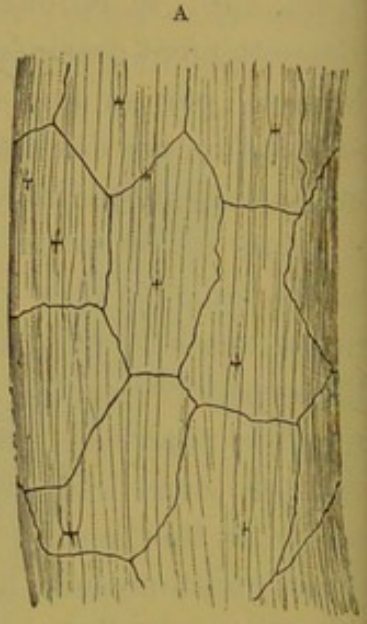


Fig. 178. — Nerf thoracique de la souris (il est formé d'un seul fascicule nerveux) imprégné d'argent. Ce réactif a dessiné, d'une part (à la surface du fascicule), les limites des cellules plates (endothéliales) de la gaine lamelleuse (ou gaine de Henle), et, d'autre part (dans le fascicule nerveux), de petites croix latines répondant aux étranglements annulaires des fibres nerveuses. Grossissement de 200 diamètres (Ranvier).

Formes de transition.

De même que nous avons trouvé toutes les formes de transition entre le tissu conjonctif lâche et les séreuses, de même nous trouvons des intermédiaires entre le tissu conjonctif ordinaire et les formes les plus accentuées du tissu conjonctif lamelleux. Ainsi, autour des fascicules des gros nerfs, les lamelles engainantes les plus externes sont formées de fibres lâchement unies et ne constituant pas une membrane complète, mais une membrane percée d'orifices dans les intervalles de ces faisceaux de fibres; ces lamelles externes sont à l'état de tissu conjonctif simplement condensé, et elles ne sont pas revêtues de cellules à type vraiment endothélial, mais de cellules étoilées formant un revêtement incomplet. Au contraire, les lamelles

les plus internes, les plus profondes, et qui sont en même temps les plus minces, affectent la texture précédemment décrite comme type, et elles sont revêtues de cellules à dispositions parfaitement endothéliales.

En faisant l'étude du système nerveux nous aurons à revenir non sur la structure de la gaine lamelleuse des nerfs, mais sur ses dispositions variables selon les régions, sur ses rapports avec les autres éléments, et sur la manière dont elle se poursuit et se développe sur certains corpuscules terminaux (lamelles emboîtées des corpuscules de Pacini).

CHAPITRE XX

DIVERSES ESPÈCES DE TISSU CONJONCTIF

(Suite).

Les quatre espèces de tissu conjonctif que nous venons de passer en revue renferment nettement les trois éléments de ce tissu (faisceaux de fibrilles conjonctives, fibres élastiques et cellules); nous allons voir maintenant une catégorie de tissus conjonctifs qui diffère des précédentes en ce que, ici, tous les éléments du tissu conjonctif ne sont plus présents, ou qu'au moins certains d'entre eux sont représentés dans des proportions si faibles que leur présence est négligeable.

5° **Tissu conjonctif muqueux**. — Ce tissu conjonctif renferme des cellules et des faisceaux de fibrilles conjonctives, mais il ne renferme pas ou presque pas de fibres élastiques; et, de plus, les cellules et faisceaux conjonctifs sont noyés dans une abondante substance fondamentale riche en mucine.

Absence ou rareté des fibres élastiques.

Nous l'avons dit (p. 354), à une certaine phase de son développement, le tissu conjonctif est à l'état muqueux; il est alors formé seulement de cellules étoilées qui ont accumulé dans leurs interstices une abondante substance semi-liquide, riche en mucine. Mais bientôt, par le processus précédemment étudié (p. 357), les faisceaux de fibrilles conjonctives apparais-

sent dans cette substance intercellulaire. On a alors le *tissu conjonctif muqueux* proprement dit. Celui-ci persiste dans cet état chez un grand nombre d'invertébrés et de vertébrés. Chez les mammifères, il forme quelques organes transitoires (cordon ombilical) ou permanents (corps vitré).

Cordon ombilical et sa *gélatine*.

Gélatine de Wharton. — Le cordon ombilical, qui relie le fœtus au placenta, est enveloppé d'un revêtement épithélial (gaine épidermique) et contient les vaisseaux de la circulation placentaire, plongés dans une substance gélatiniforme abondante qu'on appelle la *gélatine de Wharton*. C'est le type du tissu conjonctif muqueux. Au milieu d'une substance fondamentale ou intercellulaire muqueuse, on y trouve de grandes cellules à longs prolongements anastomosés. Ces cellules sont de protoplasma nu, sans enveloppe, et c'est à tort qu'on les a décrites, sous l'influence des idées de Virchow (p. 339), comme représentant des voies canaliculées pour la circulation du plasma nutritif (cellules plasmatiques). Jetés sans ordre dans la substance muqueuse, mais cependant orientés d'une manière générale selon l'axe du cordon, sont des faisceaux de fibrilles conjonctives. Cette trame conjonctive, très peu abondante au début, est d'autant plus développée qu'on examine un cordon appartenant à un fœtus près du terme de la gestation. Dans la substance muqueuse de la gélatine de Wharton, on trouve aussi quelques cellules migratrices. Ce tissu est entièrement dépourvu de réseaux vasculaires, de vaisseaux qui lui soient propres. Les gros vaisseaux de la circulation placentaire (veine ombilicale et artères ombilicales) ne font que le traverser sans lui donner de ramifications.

Corps hyaloïde. — Le *corps vitré*, ou *humeur hyaloïde*, qui remplit la chambre postérieure du globe oculaire, en arrière du cristallin, est, chez le fœtus (fig. 118; p. 267), une masse de tissu conjonctif muqueux, traversée par des vaisseaux (artère capsulaire se rendant à la capsule du cristallin); mais ce tissu se modifie rapidement par atrophie de ses éléments figurés, de sorte que chez l'adulte le corps vitré n'est presque plus qu'une masse de substance muqueuse; les éléments figurés se sont condensés à sa périphérie, où ils se tassent en une *mem-*

Son état primitif chez le fœtus.

brane hyaloïde, composée presque uniquement de substance amorphe dans sa partie postérieure, plus riche en fibrilles conjonctives à sa partie antérieure où elle forme la zone de Zinn s'insérant sur le cristallin. Cette membrane hyaloïde présente à sa face interne des traînées assez riches de cellules, semblables à des leucocytes (cellules sous-hyaloïdiennes). Par cette face interne, elle émet de nombreux prolongements dans l'intérieur de l'humeur vitrée, qui est ainsi cloisonnée et subdivisée en loges communicantes. On trouve encore dans ces loges quelques cellules migratrices, mais la plupart de ces éléments, ainsi que les cellules étoilées du tissu conjonctif, sont devenus immobiles, dégénérés, avec production de vacuoles dans leur protoplasma. C'est tout ce qui reste du tissu conjonctif muqueux primitif; les vaisseaux ont disparu[1].

Humeur vitrée ; membrane hyaloïde.

6° **Tissu fibreux ou tendineux**. — Le tissu fibreux ou tendineux, destiné à former des cordes tendineuses, des ligaments, des membranes inextensibles, est un tissu conjonctif où l'élément élastique n'est pas (ou presque pas) représenté. Il se compose essentiellement de faisceaux de fibrilles conjonctives associés parallèlement les uns à côté des autres, tous dans la même direction, avec des cellules plates dans leurs intervalles. Le tendon étant le type de ce tissu, on donne le nom de *faisceau tendineux* à cette association de faisceaux de fibrilles conjonctives. Il importe donc de ne pas confondre, malgré la similitude des noms, le faisceau de fibrilles conjonctives, qui est ici l'élément composant, avec le faisceau tendineux, qui est le résultat de l'association d'un plus ou moins grand nombre de ces éléments composants. Pour éviter toute confusion, nous donnerons, dans les descriptions qui vont suivre, le nom de *fibre tendineuse* au *faisceau de fibrilles* conjonctives, ou emploierons indifféremment un de ces deux termes; nous dirons donc, pour le moment, que le faisceau tendineux est formé par la réunion d'un certain nombre de fibres tendineuses.

Faisceau tendineux et fibre tendineuse.

Les faisceaux tendineux, en s'associant à leur tour, forment

1. Réal y Beiro, *Sur le développement de l'œil et particulièrement de ses éléments mésodermiques* (Thèse, Faculté de méd. de Paris, 1885).

des organes divers selon leur mode d'association : s'ils se disposent tous parallèlement les uns aux autres, nous avons les *tendons* proprement dits et les *ligaments;* s'ils se croisent en formant des plans successifs dans lesquels ils ont, d'un plan à l'autre, des directions obliques ou perpendiculaires, nous avons les diverses *membranes fibreuses*. Leeuwenhoeck avait vu les fibres tendineuses ; Bichat les connaissait et en faisait l'élément du *tissu fibreux;* mais il ne savait pas que cet élément est aussi celui du tissu conjonctif, et il faisait du tissu fibreux un système tout à fait à part (ci-dessus p. 351).

Tissu fibreux des anciens.

Tendons. — Un tendon peut être composé d'un seul faisceau tendineux ; ce sont ces *tendons simples* qu'il faut prendre comme point de départ de cette étude. Tels sont les tendons filiformes de la queue du rat ou de la souris, qu'on peut facilement isoler sur une grande longueur et examiner en entier, par transparence, avant et après l'action des réactifs. On constate alors que ce tendon simple, ce faisceau tendineux, est formé uniquement de faisceaux de fibrilles conjonctives (*fibres tendineuses*), avec des cellules plates dans leurs intervalles.

Tendon simple.

Les *fibres tendineuses*, qui, ne l'oublions pas, ne sont autre chose que des faisceaux de fibrilles conjonctives, sont toutes disposées parallèlement côte à côte, dans le sens de l'axe du tendon, avec une direction parfaitement rectiligne, sans aucune ondulation. Leur constitution est du reste celle que nous avons décrite, d'une manière générale, en étudiant les éléments du tissu conjonctif (p. 333), : elles sont composées de fibrilles toutes rectilignes et parallèles, ce qui donne au faisceau un aspect finement strié dans le sens de la longueur ; l'acide acétique gonfle les fibrilles et fait disparaître la striation. A la surface de chaque faisceau de fibrilles conjonctives existe, comme il a été dit précédemment, une couche enveloppante différenciée, émettant des expansions qui pénètrent dans le faisceau et y forment des cloisons incomplétées (p. 336) ; c'est ce qu'on voit facilement sur une coupe transversale (fig. 158). Seulement, la *fibre tendineuse* est généralement plus volumineuse (deux ou trois fois) qu'un *faisceau de fibrilles conjonctives*

Disposition parallèle des fibres tendineuses.

du tissu cellulaire ; et ses fibrilles composantes sont également plus épaisses, plus distinctement visibles (p. 333).

De même que les fibres tendineuses sont ordonnées, dans le faisceau tendineux, suivant une direction régulière et constante, les *cellules conjonctives* sont disposées en traînées régulières le long de ces fibres, dans les intervalles qu'elles limitent par leur juxtaposition. Sur un tendon simple de la queue du rat coloré par le carmin, on voit ce faisceau tendineux parcouru par des traînées longitudinales qu'on reconnaît formées de cellules placées bout à bout, en série ininterrompue (fig. 180). Par dissociation, ou simplement en comprimant un peu la préparation, de manière à aplatir le tendon, on arrive à mieux distinguer les formes et les rapports de ces cellules (fig. 179), qui ne sont autre chose que des cellules plates du tissu conjonctif, mais qui cependant présentent des détails de configuration assez particulière, pour qu'on leur ait donné le nom de *cellules tendineuses*.

Traînées régulières de *cellules tendineuses*.

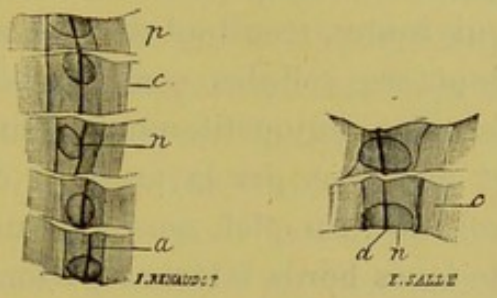


Fig. 179. — Cellules des tendons de la queue de la souris.

c. Cellules. — *p*. Prolongements latéraux. — *n*. Noyaux. — *a*. Crête d'empreinte. — Grossissement de 325 diamètres (Ranvier).

En effet, l'ensemble de leur corps représente une plaque rectangulaire, souvent très large (fig. 179) vu des expansions en aile dont nous parlerons plus loin, mais d'ordinaire plus longue (dans le sens de l'axe du tendon) que large (dans le sens perpendiculaire à l'axe du tendon) et ces plaques placées bout à bout, en se correspondant par leur petit côté (fig. 180), sont disposées en séries ou *chaînes cellulaires* parallèlement aux faisceaux conjonctifs, de telle sorte que chaque cellule est séparée de celle qui la précède ou qui la suit par un interligne droit, perpendiculaire ou oblique à l'axe de la chaîne. Ces cellules sont incurvées selon une de leurs faces (fig. 181), et appliquées par cette face sur un faisceau conjonctif (ou fibre tendineuse), comme une tuile sur le faîte d'un toit, comme une affiche sur une colonne. Elles renferment chacune un

Chaînes cellulaires.

noyau, et généralement celui-ci n'est pas placé au centre de la cellule, mais un peu plus près de l'un des bords transversaux, et de telle sorte que, pour deux cellules voisines, les noyaux sont au voisinage d'une même ligne intercellulaire (fig. 180), c'est-à-dire que ces noyaux se correspondent deux par deux (*disposition géminée*), ce qui semble indiquer que ces deux cellules proviennent de la division d'une même cellule mère.

Noyaux géminés.

Fig. 180. — Tendon de la queue d'un jeune rat. Faisceau tendineux isolé recouvert d'une rangée de cellules.

c. Cellule. — *f*. Faisceau. — *e*. Crête d'empreinte. — Grossissement de 500 diamètres (Ranvier).

Ranvier, auquel nous devons la connaissance de ces dispositions, a également signalé et interprété diverses particularités qui toutes résultent de la manière intime dont ces cellules sont appliquées sur un faisceau conjonctif, moulées sur ce faisceau, et modelées par la pression des faisceaux voisins[1]. En effet, on voit, d'une part, que, de leurs bords latéraux partent de fines *expansions en ailes* (*p*, fig. 179) qui s'étendent plus ou moins loin en s'insinuant entre les faisceaux conjonctifs ou fibres tendineuses voisines, et peuvent même aller jusqu'au contact d'expansions semblables émanées des éléments d'une autre chaîne cellulaire. Ces expansions en ailes sont extrêmement minces, peu colorables, et formées par une lamelle de protoplasma desséché, momifié pour ainsi dire; elles sont plus visibles, plus épaisses, légèrement granuleuses sur un très jeune animal, et s'amincissent et se parcheminent chez l'adulte. D'autre part, ces cellules présentent les *crêtes d'empreinte* précédemment étudiées d'une manière générale (p. 341), qui, pour le cas particulier des cellules tendineuses, sont régulièrement disposées (*a*, fig. 179;

Expansions et crêtes d'empreinte.

1. Ranvier, *Des éléments cellulaires des tendons et du tissu conjonctif lâche* (Arch. de Physiol., 1869, p. 471). — *Nouvelles recherches sur la structure et le développement des tendons* (Arch. de Physiol., 1874).

e, fig. 180 et 181), toutes parallèles à l'axe de la traînée cellulaire; du sommet de ces crêtes d'empreinte peuvent aussi partir des expansions en ailes. Enfin, dernier détail de même ordre que les précédents, dans les intervalles des crêtes d'empreinte, et dans ces crêtes elles-mêmes, le protoplasma est strié dans le sens de la longueur de la cellule, ses granulations étant disposées en séries parallèles à l'axe des fibres tendineuses, comme si tout, dans la forme et la constitution de cette cellule, était orienté et moulé en raison des rapports intimes de son corps avec les fibres tendineuses (fig. 179).

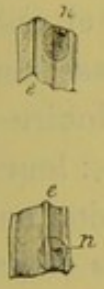


Fig. 181. — Deux cellules isolées des tendons de la queue d'un rat.

n. Noyaux. — *e*. Crêtes d'empreinte. — Grossissement de 350 diamètres (Ranvier).

Quand on examine une coupe d'un semblable faisceau, on voit que les fibres tendineuses, par leur juxtaposition, délimitent des espaces étoilés. On sait (p. 339) que ces espaces stellaires (fig. 158) répondent à ce que Virchow avait pris pour la cellule conjonctive, dite par lui cellule plasmatique. Il avait pris le contenant pour le contenu. Ce sont en effet dans ces espaces que sont placées les cellules plates avec leurs expansions en ailes et leurs crêtes d'empreinte. Henle, qui n'avait vu que le noyau de ces cellules, pensait que ces espaces seraient vides ou pleins de lymphe. Nous savons aujourd'hui comment ils sont occupés par des cellules nues, sans enveloppe, et disposées en traînées continues. Espaces stellaires.

Un faisceau tendineux, un tendon simple de la queue du rat, ne présente pas d'autres éléments que ceux qui viennent d'être décrits, et qui par suite sont bien désignés sous le nom de fibres tendineuses et de cellules tendineuses. Il n'y a ni fibres élastiques ni cellules migratrices. Les espaces stellaires sont en effet trop étroits, et trop bien remplis par les cellules fixes, pour pouvoir, malgré leur disposition en canaux longitudinaux, recevoir et laisser circuler d'autres éléments. Tendons simples.

Mais il est rare qu'un tendon soit formé par un seul faisceau tendineux comme dans la queue de la souris; le plus souvent, et c'est le cas de tous les tendons du corps humain, plusieurs

Tendons composés.

faisceaux tendineux (faisceaux primitifs) se groupent parallèlement côte à côte et s'associent en *faisceaux secondaires*, puis ceux-ci, selon le volume du tendon, en faisceaux tertiaires, etc. Dans les espaces circonscrits par la juxtaposition de ces faisceaux de divers ordres sont alors disposées des cloisons de tissu conjontif à peu près semblable au tissu conjontif lâche ou tissu cellulaire, c'est-à-dire renfermant non seulement des faisceaux de fibrilles conjonctives et des cellules fixes, mais encore des fibres élastiques, des cellules migratrices, des vaisseaux et des nerfs. Ce tissu conjonctif qui sépare et unit les faisceaux tendineux est seulement un peu plus dense, un peu plus condensé que le tissu conjonctif lâche ordinaire. Les *fibres élastiques* y forment un réseau fin et grêle : leur présence ne nous permet pas moins de dire que le tendon ne renferme pas de fibres élastiques, propres, car ici ces fibres ne sont pas mêlées aux éléments tendineux (fibres tendineuses et cellules tendineuses), mais seulement interposées entre les faisceaux secondaires de ces éléments, comme, dans un muscle, le tissu conjonctif est interposé entre les faisceaux de fibres contractiles.

Cloisons de tissu conjonctif.

Vaisseaux.

Les vaisseaux sanguins, peu abondants, mais cependant plus nombreux qu'on ne le croyait autrefois, forment un premier réseau dans l'enveloppe commune du tissu cellulaire du tendon, puis pénètrent dans les cloisons sus-indiquées, où ils s'anastomosent en longues séries d'arcades allongées ; les capillaires ne pénètrent pas dans les faisceaux primitifs. La présence de lymphatiques dans les tendons est une question encore controversée. Enfin les tendons possèdent des nerfs, dont nous étudierons ailleurs le mode de terminaison (voir chap. XXVII).

A propos du tissu musculaire, nous décrirons la manière dont les tendons se continuent avec les muscles ; à propos des os, la manière dont ils s'y insèrent.

Ligaments très analogues aux tendons.

Ligaments. — Les *ligaments* articulaires sont constitués à peu près comme les tendons ; les faisceaux de fibrilles conjonctives n'y sont pas toujours disposés d'une manière aussi régulière, et quelques fibres élastiques sont mêlées à ces faisceaux.

Nous parlerons plus loin de certains ligaments spéciaux qui

sont formés essentiellement de fibres élastiques (*ligaments jaunes* des vertèbres), et qui, par suite, appartiennent non au tissu fibreux, mais bien au tissu élastique (p. 408).

Membranes fibreuses. — Au lieu de se disposer toutes parallèlement à un axe commun de manière à constituer un cordon à peu près cylindrique, les fibres tendineuses (gros faisceau de fibrilles conjonctives) et les faisceaux tendineux qu'elles forment, peuvent s'étaler sur un plan, ou bien se croiser régulièrement, et notamment se disposer en plans superposés, dans l'un desquels les faisceaux ont une direction perpendiculaire à celle des faisceaux du plan voisin. D'après ce type général, qui offre des variétés infinies, sont constituées les *membranes fibreuses.*

Plans de fibres tendineuses.

Ainsi les *aponévroses* dites d'*insertion* sont de véritables tendons étalés en membranes. Les *aponévroses d'enveloppe* sont formées par au moins deux plans de fibres : les faisceaux d'un plan sont perpendiculaires à ceux de l'autre. Il en résulte que les cellules plates, interposées entre ces deux plans, présentent des crêtes d'empreinte également perpendiculaires entre elles de l'une à l'autre face de la cellule, puisque chacune de leurs faces se moule sur les intestins des faisceaux conjonctifs du plan correspondant (Voy. fig. 161, p. 340).

Aponévroses tendineuses.

La *dure-mère*, enveloppe le plus externe des centres nerveux, est également une membrane fibreuse, composée de deux couches, dont chacune est formée de faisceaux conjonctifs disposés en bandes, et ayant, dans une couche, une direction oblique par rapport aux faisceaux de l'autre. Elle renferme d'assez nombrenses fibres élastiques. Il est intéressant de remarquer que l'ensemble des méninges nous présente côte à côte trois des principales formes ou variétés du tissu conjonctif : la méninge la plus interne, ou pie-mère, est du tissu conjonctif lâche (tissu cellulaire) et a été étudiée p. 366 ; la méninge moyenne est une séreuse (p. 376 : *Arachnoïde*) ; et enfin la méninge externe ou dure-mère est une membrane fibreuse.

Dure-mère.

L'*albuginée* du testicule est une membrane fibreuse formée de faisceaux de fibres conjonctives diversement entre-croisées.

Albuginée.

Avec la *sclérotique*, enveloppe fibreuse du globe oculaire, nous arrivons à une membrane fibreuse moins régulièrement

Sclérotique de l'œil.

constituée ; ses faisceaux s'entre-croisent dans tous les sens, forment un véritable feutrage, et il est difficile de décomposer la sclérotique en lames superposées, les fibres passant irrégulièrement des couches superficielles dans les profondes ; il en est de même des fibres élastiques très fines qu'elle renferme. Mais en avant, la sclérotique se continue avec la *cornée transparente*, et ses éléments prennent alors des dispositions plus régulièrement coordonnées, dont l'étude mérite de nous arrêter.

Importance de la cornée en histologie.

Cornée.— La *cornée transparente* du globe oculaire a été une des formations conjonctives qu'on a le plus étudiées, pour arriver à la connaissance générale des éléments du tissu connectif ; il convient donc d'insister ici sur son analyse histologique qui résumera et précisera un grand nombre de questions examinées dans les pages qui précèdent.

Le tissu propre de la cornée (abstraction faite des épithéliums qui revêtent l'un sa face antérieure, l'autre sa face postérieure) est un tissu conjonctif dont les faisceaux sont disposés en lamelles superposées (*lames de la cornée*) ; mais ces lames ne sont pas complètement séparées sur toute leur étendue ; elles s'anastomosent par des lames secondaires qui vont obliquement de l'une à l'autre (Ranvier), c'est-à-dire que nous retrouvons ici ces *systèmes de tentes* précédemments décrits à propos du tissu conjonctif lamelleux ou engainant (p. 393 et fig. 177). De plus, la cornée est traversée de part en part par des *fibres suturales*, qui ne sont pas des faisceaux de fibrilles conjonctives, mais ont les mêmes réactions que la gaine amorphe qui entoure ces faisceaux et forme par place autour d'eux les colliers spiraux précédemment décrits (p. 335) ; ces fibres suturales, très développées dans la cornée des poissons plagiostomes (Ranvier), sont moins abondantes et plus rudimentaires (ne traversant pas toute la cornée) chez l'homme et les mammifères.

Lames de tissu conjonctif.

Transparence due au contact intime des éléments.

La cornée est parfaitement transparente, parce que ses lames sont très exactement en contact les unes avec les autres, et parce que dans chaque lame les faisceaux de fibrilles conjonctives sont également dans un contact intime ; mais la compression, le tiraillement, l'action de l'eau, une demi-dessiccation, en modifiant légèrement les dispositions des parties, font aussitôt

disparaîtae la transparence. On constate alors que la cornée est formée de faisceaux de fibrilles conjonctives ; mais, chose singulière, ces faisceaux conjonctifs ne donnent pas, par la coction, de la gélatine, mais de la chondrine, nouvelle preuve de la parenté intime de tous les tissus dits de *substance conjonctive* (p. 328 et 335). Dans chaque lame cornéenne ces fibres sont dirigées parallèlement les unes aux autres ; mais celles d'une lame sont perpendiculaires à la direction des fibres de la lame suivante. Il en résulte que, sur une coupe faite perpendiculairement au plan de la cornée, si les fibres d'une lame sont vues selon leur longueur, celles de la lame qui précède et de celle qui suit sont vues en coupe transversale, c'est-à-dire montrent une série de champs polygonaux, dont chacun correspond à un faisceau conjonctif.

Cellules cornéennes avec fusées protoplasmiques et crêtes d'empreinte.

Entre les lames, et uniquement entre elles, sont disposées les *cellules cornéennes* qui ne sont autre chose que des cellules fixes, des cellules plates du tissu conjonctif; elles possèdent donc des prolongements et des crêtes d'empreinte; mais ces divers détails présentent des dispositions qu'on pourrait prévoir *a priori*, d'après ce fait que ces éléments sont fortement comprimés entre deux lamelles à fibres perpendiculaires, et qu'ils remplissent exactement les intervalles où ils peuvent glisser leurs prolongements. Le corps protoplasmique de ces cellules présente donc des sortes de fusées (p. 342) qui s'étendent au loin en suivant les fins interstices que dessine, sur les faces voisines de deux lamelles, la juxtaposition des faisceaux conjonctifs, de sorte que ces fusées sont rectilignes, perpendiculaires entre elles, et munies de ramifications perpendiculaires à la branche principale dont elles émanent. La figure 162 (p. 341) donne, mieux que toute description, l'idée de ces dispositions géométriques; elle montre également que les crêtes d'empreinte du corps cellulaire sont perpendiculaires entre elles d'une face à l'autre, et qu'elles se continuent avec les prolongements en fusées, puisque ces deux dispositions sont dues à une seule et même cause. Nous avons déjà dit que la transparence de la cornée est due à cet accolement exact de tous ses éléments, dont les uns remplissent parfaitement les

intervalles des autres. Aussi les cellules de la cornée ne sont-elles visibles en place que si on les colore, et le procédé qui fournit à cet égard les meilleurs résultats est l'imprégnation au chlorure d'or : une cornée, immergée pendant cinq minutes dans du jus de citron, puis pendant un quart d'heure dans une solution de chlorure double d'or et de potassium, montre nettement les cellules cornéennes colorées en violet (fig. 162, p. 341)[1].

Divers types de cellules cornéennes.

Du reste, ces cellules cornéennes, comme toutes les cellules plates du tissu conjonctif, présentent des formes assez variables selon les animaux. La figure 162 (p. 341), qui est de la cornée de la grenouille, nous donne un type moyen de ces cellules; chez quelques animaux, elles sont moins aplaties, avec un corps cellulaire plus petit, avec des prolongements filiformes, de sorte qu'elles rappellent l'aspect des cellules osseuses ou corpuscules osseux, d'où le nom de cellules cornéennes à *type corpusculaire* que leur a donné Ranvier; tel est le cas de la cornée des reptiles, des oiseaux; chez le cheval, le bœuf, elles sont plus grandes avec des prolongements plus aplatis; enfin chez le lapin, le chien, l'homme, mais surtout chez le rat, elles affectent le *type membraniforme*, car elles représentent alors de larges lames ou membranes de protoplasma qui se joignent d'une cellule à l'autre par des prolongements en contact sur une grande étendue, de sorte que leur ensemble arrive à déterminer la présence, entre deux lames de faisceaux conjonctifs, d'une lame de protoplasma percée de trous et semée de noyaux.

Images négatives de ces cellules.

L'imprégnation au nitrate d'argent donne de ces cellules une représentation intéressante : en passant un crayon de nitrate d'argent sur la face antérieure de la cornée en place, puis en détachant ensuite celle-ci et la plongeant dans l'eau distillée, la couche épithéliale étant enlevée par raclage, on voit les cellules dessinées en clair et leurs interstices en noir, le nitrate d'argent n'ayant été réduit que par la substance intercellulaire. On a donc, comme le montre la fig. 182, de véri-

1. Ranvier, *Leçons d'anatomie générale : La cornée.* Paris, 1881.

tables images négatives des cellules cornéennes (Comparer la figure 182 avec la figure 162, p. 341).

Outre les *cellules fixes*, la cornée renferme aussi des *cellules migratrices*. Forcées de se frayer d'étroits passages en écartant les lames, ces cellules s'étalent et s'aplatissent, se moulant entre les faisceaux et s'allongeant dans leurs interstices. Une curieuse expérience de Cohnheim montre que ces éléments, qui ressemblent alors à des cellules fixes, sont cependant bien des leucocytes immigrés dans la cornée. A cet effet, on injecte, dans le sac lymphatique dorsal d'une grenouille, de l'eau tenant en suspension de fins granules de bleu d'aniline; les leucocytes de la lymphe incorporent ces granulations, et, en répétant pendant plusieurs jours cette opération, on constate bientôt que tous les leucocytes en circulation en sont chargés; or, si à ce moment on provoque une légère inflammation de la cornée par le contact avec un crayon de nitrate d'argent, on constate que les cellules migratrices deviennent plus nombreuses dans la région irritée, et qu'elles y sont chargées de grains d'aniline, preuve que ce sont bien des éléments immigrés. Du reste, comme nous l'avons dit pour le tissu conjonctif en général (p. 345), il est probable que des cellules migratrices peuvent s'immobiliser dans la cornée et y devenir cellules fixes, cellules cornéennes proprement dites.

Démonstration des cellules migratrices.

Fig. 182. — Cornée de la grenouille, imprégnée négativement au nitrate d'argent.

a. Espaces ménagés en clair et correspondant aux cellules plates et à leurs prolongements. — *m*. Substance intercellulaire (Ranvier).

Le tissu conjonctif de la cornée ne renferme pas de vaisseaux. Il est par contre très riche en fines ramifications nerveuses; mais celles-ci ne lui appartiennent pas en propre; on ne voit pas de fibrilles nerveuses se terminant dans les cellules cornéennes; ces fibrilles sont destinées essentiellement à l'épi-

Pas de vaisseaux, mais richesse en nerfs.

thélium cornéen (fig. 106, p. 238) ; nous les étudierons à propos des terminaisons nerveuses en général (septième partie, chap. XLI).

Avec l'étude de la cornée, nous terminons les variétés de tissu conjonctif qui ont encore des rapports assez directs avec la forme commune dite tissu cellulaire ou conjonctif lâche, et nous allons passer à des types tout à fait spécialisés soit par la prédominance, soit par la transformation de l'un des éléments.

7° **Tissu élastique**[1]. — Nous avons vu que les fibres élastiques sont un des éléments du tissu conjonctif lâche, de la trame des séreuses, du tissu conjonctif lamelleux, mais qu'elles deviennent plus rares ou absentes dans le tissu fibreux, dans les ligaments articulaires ; par contre, il est des ligaments de nature particulière qui sont formés à peu près uniquement de fibres élastiques, avec une proportion négligeable de fibrilles conjonctives ; le type nous en est donné par les *ligaments jaunes* qui unissent entre elles les lames vertébrales.

Prédominance presque absolue des fibres élastiques.

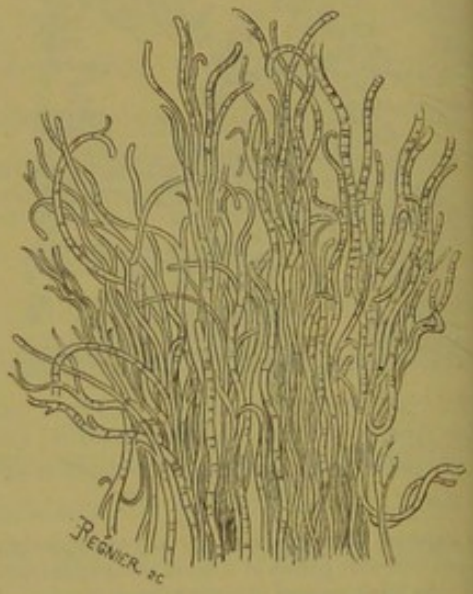


Fig. 183. — Fibres élastiques du ligament cervical du bœuf. — Grossissement de 350 diamètres.

Ligaments jaunes.—Ces ligaments se composent de grosses fibres élastiques, disposées parallèlement (verticalement d'une lame à l'autre), se divisant et s'anastomosant (fig. 183). Le diamètre de ces fibres est beaucoup plus considérable chez l'adulte que chez le jeune sujet, ce qui montre que les fibres élastiques, après s'être formées (voy. p. 359), sont capables de croître encore, aussi bien en longueur qu'en épaisseur. Ainsi réunies en masse, les fibres élastiques ont une couleur jaunâtre claire, d'où le nom de *tissu jaune élastique*.

Ainsi sont encore constitués le ligament cervical des grands

1. Marc Sée, *Anatomie et physiologie du tissu élastique*. Paris, 1860.

quadrupèdes (fig. 183), le ligament suspenseur du pénis, les ligaments rétracteurs des ongles du chat et des grands félins, certains ligaments de l'aile des chauves-souris, etc. Nous ne parlerons pas ici des membranes élastiques des artères, que nous étudierons à propos de ces vaisseaux (chap. XXXII).

Remarques sur la physiologie du tissu élastique. — Ces tissus élastiques ne possèdent presque pas de vaisseaux; c'est qu'en effet le mouvement nutritif est très peu actif en eux. Leur propriété élastique est indépendante de l'état de vie, de nutrition, et, une fois formée, une masse de tissu élastique fonctionne et se comporte comme du caoutchouc ou un ressort élastique quelconque, qui ferait partie de l'organisme. Nous devons, à cette occasion, présenter quelques rapides considérations comparatives sur l'élasticité et la contractilité.

Peu ou pas de vaisseaux.

La *contractilité*, dont nous verrons que les muscles sont doués au plus haut degré, mais que nous connaissons déjà par l'étude du protoplasma, est la propriété de changer de forme, et cette propriété, dans les éléments anatomiques, est essentiellement liée à l'état de vie, c'est-à-dire ne peut se manifester en dehors des échanges respiratoires et nutritifs. Un muscle qui ne reçoit plus de sang, ou qui est détaché d'un organisme, ou qui est dans un organisme qui vient de périr, un pareil muscle perd aussitôt sa contractilité ; sa substance se coagule (rigidité cadavérique), puis elle se décompose (putréfaction).

La contractilité demande des échanges nutritifs très actifs.

L'*élasticité*, au contraire, qui est la propriété par laquelle un élément qui a été déformé, étiré, revient très exactement à sa forme primitive, propriété que les fibres élastiques possèdent au plus degré, n'est pas liée, dans les fibres élastiques, à l'état de vie, c'est-à-dire de circulation du sang, de respiration, de nutrition. Les ligaments jaunes, sur un cadavre, sont aussi parfaitement élastiques que sur le sujet vivant ; ils résistent très longtemps à la putréfaction, en conservant leur élasticité. Si un fragment de ligament élastique est soumis à la dessiccation, il devient dur, rigide, et perd, cela va sans dire, son élasticité ; mais s'il est alors plongé dans l'eau et s'en imbibe, les fibres élastiques reprennent leurs dimensions primitives et en même temps leurs propriétés. On conçoit donc que les liga-

Différence entre l'élasticité et la contractilité.

ments formés de tissu élastique pur peuvent être très pauvres, même presque totalement privés de vaisseaux.

8° **Tissu adipeux**. — Le tissu adipeux est un tissu conjonctif dans lequel prédominent les éléments cellulaires, lesquels ont pris un développement et une constitution particulières qui leur ont fait donner le nom de *cellules adipeuses*. Des cellules adipeuses peuvent se trouver éparses dans presque toutes les parties formées de tissu conjonctif lâche; mais, le plus souvent, elles sont agglomérées par petites masses, dites *lobules adipeux*, et la réunion d'un grand nombre de ces lobules forme le tissu adipeux, par exemple le tissu adipeux sous-cutané, qui, chez les sujets gras, les enfants, les femmes, occupe, sous le nom de *pannicule adipeux*, les couches moyennes du tissu cellulaire sous-cutané.

Lobules adipeux.

Idées de Bichat.

Bichat croyait que la graisse est à l'état de gouttes libres occupant les mailles, les prétendues cellules (p. 332) ou cavités du tissu cellulaire. D'après lui, la graisse aurait été répandue dans ces espaces comme y est accumulée la lymphe dans l'œdème, comme y est contenu le liquide injecté dans l'opération histologique dite de la boule d'œdème artificiel (p. 329). Les études microscopiques ont montré que la graisse est contenue dans une cellule, dans le sens histologique de ce mot, c'est-à-dire dans un élément anatomique protoplasmique, et que sa présence est due à une élaboration accomplie par ce protoplasma (voir p. 78).

Cellule adipeuse. — En effet, la cellule adipeuse à l'état jeune est, comme toute cellule du tissu conjonctif embryonnaire, formée d'une petite masse de protoplasma granuleux, avec un noyau. Elle commence à se caractériser comme devant évoluer selon le type adipeux, par l'apparition de fines gouttelettes de graisse (gouttes brillantes, réfringentes, colorées en noir par l'acide osmique) dans l'intérieur de ce protoplasma (B, fig. 30, p. 78); ces gouttelettes augmentent de nombre et de volume, se touchent, deviennent confluentes (C, fig. 30), et se fusionnent finalement en une grosse goutte centrale, qui refoule à la périphérie le protoplasma et le noyau (D, fig. 30). Pendant ce temps, le protoplasma s'est sécrété une membrane d'enveloppe,

Évolution de la cellule adipeuse.

sans l'aide de laquelle il serait impuissant à maintenir cette grosse goutte huileuse.

Par suite, la cellule adipeuse a acquis un volume relativement considérable, qui varie de 35 à 130 μ. Pour étudier la disposition de ses parties constituantes, un excellent moyen est de faire dans le tissu adipeux une injection interstitielle d'une solution à 1 p. 100 de nitrate d'argent. On reconnaît alors les parties suivantes (fig. 184) : — Une *membrane cellulaire* mince et transparente (*m*, fig. 184); en écrasant la préparation, on fait éclater quelques-unes de ces cellules, dont le contenu s'échappe, et alors la membrane apparaît plissée et plus ou moins vide (p. 74). On peut aussi faire macérer pendant vingt-quatre heures un fragment de tissu adipeux dans l'éther qui dissout la graisse, et, sur la cellule flasque et vidée, on voit la membrane former des plis bien distincts. — Une *couche de protoplasma* finement granuleux double cette membrane (*p*, fig. 184); on voit souvent dans ce protoplasma de fines gouttelettes ou granulations graisseuses, qui, incessamment élaborées par lui, vont rejoindre et grossir la masse graisseuse centrale (p. 78; fig. 30 en D). — Sur un point, cette couche de protoplasma est plus épaisse et renferme le *noyau de la cellule*. Celui-ci est de forme arrondie, s'il est vu à plat; s'il se montre de profil, sur le côté de la cellule, il paraît ovalaire et placé dans un croissant de protoplasma (*n*, fig. 184). Il n'est pas rare de trouver deux noyaux dans une seule cellule, ce qui indiquerait peut-être que deux cellules se sont fondues en une pour donner naissance à cette cellule adipeuse, ou, ce qui revient au même, qu'une division du noyau a eu lieu sans que la division cellulaire s'ensuive, de sorte que la cellule à deux noyaux ainsi produite est l'équivalent de deux cellules fusionnées. —

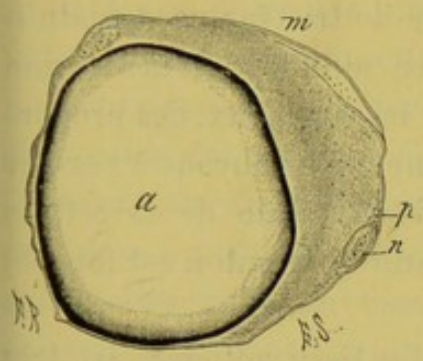


Fig. 184. — Cellule adipeuse isolée du tissu conjonctif diffus sous-cutané du chien, après injection interstitielle de nitrate d'argent à 1 p. 100.

m. Membrane. — *n*. Noyau entouré de protoplasma granuleux (*p*). — *a*. Sphère de graisse. — Grossissement de 300 diamètres (Ranvier).

Sa constitution.

Entre la couche de protoplasma et la masse de graisse centrale, il peut y avoir une mince zone de liquide transparent. — Enfin la *sphère graisseuse centrale* (*a*, fig. 184) est reconnaissable à sa grande réfringence.

Graisse de la cellule adipeuse.

Cette graisse est à l'état liquide quand la cellule est vivante; mais après la mort, après le refroidissement du cadavre, elle est cristallisée (margarine) sous forme de longues aiguilles radiées. Sous le microscope, les réactifs de cette graisse sont l'acide osmique qui la colore en noir intense, et le bleu de quinoléine qui la teint en bleu. La graisse des cellules adipeuses de l'homme est un mélange de tristéarine, tripalmitine, trimargarine et trioléine ; mais ce sont surtout la stéarine et la palmitine qui dominent. Selon les animaux, ces proportions varient, fait important et sur lequel nous aurons à revenir plus loin, à propos de la physiologie générale de la cellule adipeuse (p. 414); ainsi la graisse ou suif du mouton est formée presque uniquement de stéarine.

Richesse vasculaire.

Vascularité du tissu adipeux. — Le tissu adipeux est très riche en vaisseaux. Chaque lobule adipeux reçoit une artériole et émet une veinule, et est parcouru par un réseau capillaire (fig. 185); il n'y a qu'une cellule dans chacune de ces mailles, et même chaque cellule est-elle comprise dans une sorte de petite cage formée par les capillaires anastomosés autour d'elle. Comme cette richesse vasculaire est en rapport avec l'activité élaboratrice du protoplasma de la cellule, qui ne peut former de graisse que grâce aux matérieux apportés en abondance par le sang, le développement du réseau capillaire est le premier phénomène qui se produit dans une partie de tissu conjonctif lâche qui doit donner naissance à un lobule adipeux, et cette vascularisation prélude à l'évolution des cellules de ce tissu en cellules adipeuses. On voit alors, d'une artériole principale, se détacher de place en place une artériole plus petite, qui donne naissance à une série de capillaires divergents, anastomosés, formant un petit territoire vasculaire; ces territoires vasculaires, appendus à l'artériole principale, figurent assez bien les feuilles ovalaires d'un végétal en rapport avec la tige, d'où le nom de *réseaux limbiformes* qu'on leur a donné (Renaut).

Réseau vasculaire caractéristique.

C'est seulement après la production de ces réseaux que les cellules conjonctives comprises dans leurs mailles commencent à évoluer vers l'état de cellules adipeuses, c'est-à-dire à élaborer de la graisse; chaque réseau limbiforme devient aussi un lobule adipeux (fig. 185).

Rôles du tissu adipeux. — Le tissu adipeux joue dans l'économie deux rôles différents : un rôle mécanique ou physique, et un rôle relatif à la nutrition (élaboration de matériaux de réserve).

Il remplit un *rôle mécanique* lorsqu'il forme des coussinets protecteurs entre les organes, ou au niveau de ceux qui sont exposés aux chocs extérieurs; les masses qu'il forme alors ne disparaissent pas chez les sujets amaigris: elles sont du tissu adipeux de constitution. Tels sont les coussinets graisseux de la plante des pieds, la graisse de la fosse temporale, et la *boule de Bichat*, paquet cellulo-adipeux interposé au muscle buccinateur et au masséter, au niveau de la partie antérieure de celui-ci. Le tissu adipeux remplit un *rôle physique* en formant sous la peau une couche qui est mauvaise conductrice de la chaleur et protège contre le refroidissement; aussi les mammifères qui vivent dans les mers froides ont-ils un pannicule adipeux très développé. Il ne se produit pas dans les régions où la peau doit, pour accomplir ses usages, demeurer mince, comme sur le pénis, les paupières, le scrotum, le dos de la main et du pied.

Rôle mécanique protecteur.

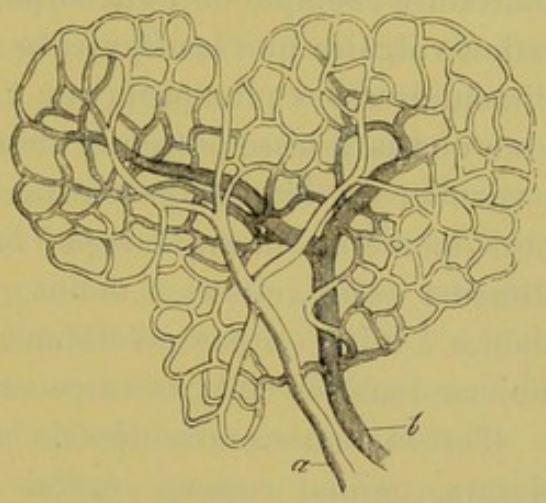


Fig. 185. — Vaisseaux d'un lobule adipeux. *a*. Artériole. — *b*. Veinule. — Grossissement de 100 fois (Kölliker).

Mais l'accumulation du tissu adipeux sous la peau, et dans le tissu cellulaire lâche des organes abdominaux, répond surtout à un *rôle de provision de matériaux de réserve;* la graisse s'emmagasine dans les périodes où l'alimentation est surabondante, pour être reprise et utilisée comme combustible de l'or-

Rôle de provision de réserve.

ganisme, lorsque l'alimentation est insuffisante. Il y a donc à rechercher comment la graisse est emmagasinée dans les cellules adipeuses, et comment elle peut être cédée par elles à certains moments.

Cette graisse est élaborée et non simplement déposée.

Dans l'acte par lequel une cellule adipeuse accumule de la graisse en son intérieur, il n'y a pas seulement dépôt; il y a élaboration : le protoplasma de la cellule ne prend pas les matières grasses toutes formées dans le sang, mais il les élabore avec les matériaux fournis par le sang. La preuve en est dans ce fait expérimental, qu'on peut engraisser un animal avec une nourriture exempte de tout corps gras, et dans ce fait d'observation vulgaire que les féculents sont, de toutes les substances alimentaires, les plus propres à l'engraissement. Rappelons du reste que la graisse présente, chez chaque animal, un mélange particulier de stéarine, palmitine, etc. (p. 412), c'est-à-dire que, alors même qu'un sujet reçoit beaucoup de graisse dans ses aliments, cette graisse, à moins qu'il se nourrisse d'êtres semblables à lui, n'est pas précisément la graisse même qu'il accumulera dans ses cellules adipeuses.

C'est là un cas particulier de la propriété générale du protoplasma, animal comme végétal (voir p. 76), d'assimiler des substances et de les élaborer en produits nouveaux, et les recherches des chimistes sont très explicites à cet égard. Autrefois, avant Liebig, on pensait que les animaux ne peuvent pas former de la graisse de toute pièce, et que par exemple les herbivores ne sauraient contenir et fournir (dans le lait, par exemple) d'autres graisses que celles qui proviennent des substances grasses végétales contenues dans leurs fourrages. Liebig montra le contraire; ses recherches furent confirmées par celles de Magendie, Claude Bernard, et notamment par celles de Hubert (de Genève), qui démontra que des abeilles, nourries exclusivement avec du sucre, peuvent cependant faire de la cire[1].

Question générale de physiologie.

Cette graisse, élaborée et mise en réserve par l'activité du protoplasma, est cédée à certains moments, encore par cette

1. Des expériences confirmatives de toutes ces conclusions ont été récemment publiées par Kaufmann (*De l'origine et du mode de formation de la graisse dans l'organisme animal.* Soc. de Biologie, 25 avril 1896, p. 414).

même activité. On voit en effet, dans l'amaigrissement, en même temps que diminue la boule graisseuse centrale de la cellule adipeuse, augmenter le liquide transparent interposé entre elle et la couche de protoplasma (p. 412) ; finalement la graisse est remplacée par une goutte de ce liquide, qui à son tour est résorbé, et la cellule revient à l'état de masse protoplasmique. Ce processus peut être provoqué localement et se présenter avec quelques variantes, si par exemple on détermine une inflammation artificielle dans du tissu conjonctif riche en cellules adipeuses; on voit alors le protoplasma de chacune de celles-ci augmenter de volume, en même temps que le noyau se divise, se multiplie, la graisse est peu à peu résorbée, et chaque cellule adipeuse se transforme, par division, en une agglomération de jeunes cellules formées chacune d'une simple masse de protoplasma avec un noyau; ce sont des cellules filles revenues à l'état embryonnaire, c'est-à-dire à l'état des cellules mésodermiques de l'embryon; elles peuvent ensuite prendre les dispositions de cellules plates du tissu conjonctif[1].

Régression de la cellule adipeuse.

9° **Cellules pigmentaires.** — L'étude de l'évolution de la cellule du tissu conjonctif en cellule adipeuse, nous amène à parler de sa transformation en *cellule pigmentaire*. Du pigment peut prendre naissance dans diverses espèces de cellules, par exemple dans les épithéliums, et c'est à la présence de pigment dans l'épiderme que la peau doit sa teinte foncée dans les races de couleurs (p. 225), ou dans certaines parties du corps chez les races blanches (aréole du mamelon, scrotum, marge de l'anus, etc.). Mais nous ne nous occuperons ici que des cellules pigmentaires d'origine mésodermique, mésenchymateuse, c'est-à-dire appartenant au tissu conjonctif (*chromoblastes*).

Chromoblaste ou cellule pigmentaire mésodermique.

Une cellule pigmentaire (fig. 186) est caractérisée par la présence, dans son protoplasma, de fines granulations qui, chez l'homme, sont d'un noir intense, mais qui, chez certains animaux, par exemple chez les batraciens, peuvent présenter des teintes très diverses. Ces granulations de pigment ou de *mélanine* sont insolubles dans l'éther, l'alccol, l'eau ; elles résistent

Mélanine; ses caractères.

1. Ranvier, *Des lésions du tissu conjonctif lâche dans l'œdème* (Compt. rend. Acad. des sciences, avril 1872).

à l'acide sulfurique, mais elles sont dissoutes par la potasse et décolorées par le chlore. Ce dernier fait est important, car certains tissus, ceux du poumon, peuvent être infiltrés de fines granulations de charbon qu'on pourrait prendre pour du pigment, confusion facile à éviter par l'emploi du chlore qui ne modifie pas les particules de charbon.

Pas de pigment dans le noyau.

Ce pigment est intimement mêlé au protoplasma, mais il respecte toujours le noyau, qui par suite apparaît comme une tache blanche dans le corps cellulaire noir.

Il est une élaboration de ce protoplasma, et on peut l'y trouver sous forme de quelques grains rares et épars, ou nombreux et tassés les uns contre les autres; cette élaboration est produite avec les matériaux que le protoplasma emprunte au sang, et peut être spécialement avec l'hémoglobine, puisque la matière mélanique, comme l'hémoglobine, contient du fer (0,25 p. 100 dans la mélanine).

Fig. 186. — Cellules conjonctives pigmentaires, provenant de la pie-mère de certains sujets; et grains de pigment épars entre les cellules. — Grossissement de 250 diamètres (Pouchet et Tourneux).

Distribution des chromoblastes chez les mammifères.

Chez l'homme et les mammifères, ces cellules conjonctives pigmentaires se trouvent dans la choroïde et l'iris, nous voulons dire dans le corps même de ces deux membranes, car nous ne parlons pas ici des cellules pigmentaires de leur face interne, lesquelles sont d'origine ectodermique (voir p. 266 et fig. 118) et sont en effet tout autrement configurées que les cellules conjonctives, puisqu'elles forment un épithélium. Dans la choroïde, les cellules pigmentaires, conjonctives, étoilées, sont surtout accumulées à sa face externe, dans une couche de tissu cellulaire lâche, dite *lamina fusca*, interposée entre la choroïde et la sclérotique, de sorte que, quand on sépare cette dernière membrane, nombre d'éléments pigmentaires demeurent accolés à sa face interne. Dans l'iris, elles sont plus ou moins abondantes, ou, pour mieux dire, elles sont plus ou moins chargées de pigment, selon que les yeux sont clairs, bruns ou noirs. On en trouve également dans la pie-mère (fig. 186), fait qui est à

rapprocher du précédent, car la choroïde est à l'œil (à la rétine) ce que la pie-mère est aux centres nerveux; elles sont plus abondantes dans la pie-mère rachidienne, surtout au niveau du bulbe, que dans la pie-mère cérébrale. — Enfin on les rencontre aussi dans le derme, et, chose remarquable, elles y sont d'autant plus abondantes que l'épiderme sus-jacent est lui-même plus pigmenté. De là sans doute est née une théorie d'après laquelle le pigment de l'épiderme ne serait pas élaboré par les cellules épidermiques elles-mêmes, mais leur serait fourni par les cellules conjonctives pigmentaires dermiques ou chromoblastes, lesquelles seraient douées de mouvements amiboïdes, de sorte que, après s'être chargées de pigment au voisinage des vaisseaux, par transformation de l'hémoglobine, elles le porteraient aux éléments de l'épithélium cutané sus-jacent. Nous pensons que les cellules de l'épiderme ont, aussi bien que celles du tissu conjonctif, la propriété d'élaborer du pigment.

Chromoblastes des vertébrés inférieurs.

Chez les vertébrés inférieurs (batraciens, lézards), les chromoblastes sont beaucoup plus abondants, notamment dans le derme, et leurs granulations pigmentaires sont de teintes diverses, les unes jaunes, les autres noires. Ces chromoblastes sont alors doués de mouvements amiboïdes très actifs : tantôt ils sont pourvus de longs prolongements étoilés; tantôt ils rétractent ces prolongements et se ramassent en un petit corps sphérique; de ces diverses dispositions résultent les changements de couleur de la peau, si connus de tous, aussi bien pour la grenouille que pour le caméléon. Le degré de lumière extérieure modifie l'état des chromoblastes et par suite la couleur de la peau; sous l'influence de l'obscurité ou d'un éclairage faible, ces éléments rétractent leurs prolongements et la peau devient plus claire; sous l'influence des rayons solaires, les prolongements s'étendent, s'étalent au maximum, forment presque une couche continue de pigment, et la peau devient plus noire. De plus, les expériences de Pouchet, Paul Bert, Vulpian, ont montré que ces mouvements des chromoblastes sont régis par le système nerveux, c'est-à-dire qu'il est des nerfs, suivant les mêmes trajets que les vaso-moteurs, mais

Leur amiboïsme est sous la dépendance du système nerveux.

qui en sont distincts, et président les uns à la rétraction des chromoblastes et à la pâleur de la peau, les autres à l'étalement ou noircissement. Ce sont là des études très intéressantes, qui ont été poussées très loin, mais sur lesquelles nous ne saurions insister. Il en est de même des complexus chromoblastiques qui, chez les mollusques céphalopodes, sont connus sous le nom de *chromatophores*, et dont la constitution et le mode de fonctionnement, d'ailleurs encore discuté, ne sauraient être exposés ici.

Terminaisons nerveuses.

Les chromoblastes, étant soumis à l'influence du système nerveux, doivent recevoir des terminaisons nerveuses. Depuis Leydig (1873), nombre d'auteurs ont recherché ces terminaisons, et, selon les idées alors régnantes, avaient cru voir des fibres nerveuses venir se mettre en continuité de substance avec le protoplasma du chromoblaste. Appliquant à cette étude le procédé de Golgi, qui dessine si bien les ramifications nerveuses, Eberth et Bunge[1] ont récemment montré que des fibrilles nerveuses (cylindres-axes nus) viennent se terminer par des ramifications libres, par une sorte de buisson terminal, au contact des chromoblastes, c'est-à-dire à leur surface, sans les pénétrer. Les figures que donnent ces auteurs rappellent tout à fait le *buisson terminal* des nerfs à la surface des fibres musculaires striées; parfois les dispositions sont plus simples et rappellent les terminaisons motrices des muscles lisses (voir ci-après : 5e part., chap. XXVII et XXVIII).

Avec la cellule adipeuse et la cellule pigmentaire, nous n'avons pas épuisé la liste des transformations que peut présenter la cellule du tissu conjonctif. Nous avons parlé précédemment (p. 347) des *clasmatocytes* de Ranvier. Nous nous réservons de parler ailleurs de quelques autres formes, telles que les *cellules vésiculeuses* de certains tendons, dont l'étude sera plus intéressante après celle du cartilage (p. 438).

10° **Tissu réticulé ou adénoïde**. — Cette forme de tissu conjonctif se trouve essentiellement dans les ganglions lymphatiques et dans la rate; nous en ferons l'étude avec celle du

1. Eberth et Bunge, *Die Nerven der Chromatophoren bei Fischen* (Arch. f. Mikr. Anat. 1895, tome XXXVI, p. 370).

système lymphatique; nous serons alors mieux à même d'interpréter sa constitution intime, encore très discutée aujourd'hui (6e part., chap. XXXIV).

DEUXIÈME DIVISION

CHAPITRE XXI

TISSUS CARTILAGINEUX

Les tissus cartilagineux sont formés de *cellules* entre lesquelles est une *substance intercellulaire* ou *substance fondamentale* solide. Cette substance varie, et c'est d'après sa nature que l'on distingue plusieurs espèces de cartilages : cartilage hyalin, cartilage réticulé ou élastique, fibro-cartilage, cartilage calcifié. Mais la cellule est toujours constituée à peu près selon le même type, et c'est elle qui représente l'élément, le caractère commun de tous les cartilages. Il convient donc d'étudier d'abord la *cellule cartilagineuse*. Nous passerons ensuite en revue les diverses espèces de tissu cartilagineux.

Constance de la cellule cartilagineuse.

Cellules cartilagineuses. — Ce qui caractérise la *cellule cartilagineuse*, c'est la présence autour de son corps protoplasmique d'une enveloppe ou *capsule* (*a*, fig. 15, p. 54). Cette enveloppe est relativement épaisse, car elle présente un double contour, mais sa limite interne (du côté du protoplasma) est plus nette, en général, que sa limite externe, où elle se confond plus ou moins avec la substance fondamentale (fig. 189). Elle peut aussi présenter un aspect strié, comme si elle était formée de couches concentriques, dont les internes sont plus nettement distinctes que les externes. L'épaisseur de cette capsule varie de 3 à 8 μ (fig. 188). Nous indiquerons plus loin la composition chimique de cette capsule, identique à celle de la substance fondamentale du cartilage hyalin. — Cette capsule, ou sa cavité, était désignée autrefois sous le nom de *chondroplaste*, et on croyait qu'il pouvait se rencontrer des chondroplastes

Enveloppe ou *capsule* caractéristique.

Chondroplastes.

vides, ne contenant que du liquide hyalin, et pas de corps cellulaire. Nous savons aujourd'hui qu'il n'y a pas de chondroplaste sans cellule à son intérieur, puisque c'est précisément le corps cellulaire qui a élaboré autour de lui la capsule. Aussi donne-t-on le nom de cellule cartilagineuse non plus seulement au contenu, mais à l'ensemble de la capsule et du corps protoplasmique qu'elle renferme. Les cellules cartilagineuses ont un diamètre qui varie de 4 à 30 μ. Leur forme se rapproche en général d'une sphère ou d'un ovoïde; nous aurons à signaler à cet égard diverses variétés.

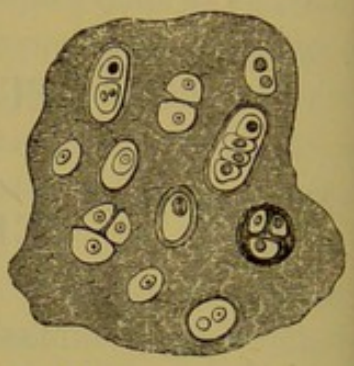


Fig. 187. — Schéma de tissu cartilagineux hyalin adulte, complètement développé, avec les capsules renfermant un plus ou moins grand nombre de cellules.

Corps cellulaire protoplasmique.

Le corps cellulaire (*c*, fig. 189) remplit très exactement la cavité de la capsule, mais il peut s'en détacher facilement, quand par exemple on examine une coupe de cartilage dans de l'eau pure; l'eau pénètre par endosmose à travers la capsule, et le corps cellulaire, refoulé vers le centre, prend des formes étoilées irrégulières. Aussi, pour éviter ces déformations, faut-il, si le fragment de cartilage n'a pas été fixé préalablement par l'acide osmique, placer les coupes dans une goutte de sérum, ou de solution à 7 p. 1000 de chlorure de sodium, ou d'une solution saturée d'acide picrique. Dans ces conditions, on voit un corps protoplasmique légèrement granuleux, moulé exactement sur la cavité qu'il occupe (fig. 188). Ce protoplasma renferme souvent des granulations graisseuses, que l'acide osmique colore en noir, et de la matière glycogène que la teinture d'iode colore en brun acajou; il peut même parfois présenter des granulations pigmentaires; il est pourvu d'un, souvent de deux noyaux sphériques; ce noyau possède un, deux et jusque à quatre nucléoles.

Fig. 188. — Cellules cartilagineuses avec leurs capsules.

A gauche, une capsule ne renfermant qu'un corps cellulaire. — A droite, une capsule avec deux corps cellulaires, c'est-à-dire deux cellules filles, qui ne se sont pas encore sécrété chacune sa capsule propre.

La cellule cartilagineuse se multiplie par division indirecte ou caryocinèse : nous avons dit précédemment (p. 54) qu'on avait donné à son mode de reproduction l'épithète d'*endogène*, ce qui veut dire seulement que cette division a lieu dans l'intérieur de la capsule. Mais ce qui est plus important, c'est que les deux cellules filles ainsi produites se sécrètent à leur tour une capsule, et restent cependant encloses dans la capsule primitive, de sorte qu'elles forment un groupe ayant une enveloppe commune (fig. 189; voir aussi la fig. 15, p. 54, et la fig. 193, ci-après). On donne à cette enveloppe commune le nom de *capsule mère*, expression abrégée qui veut dire *capsule de la cellule mère*, et par une semblable abréviation, celui de *capsules filles* aux enveloppes propres des deux cellules filles. La division s'effectuant ensuite pour ces cellules filles, on voit se produire des séries de capsules emboîtées les unes dans les autres (fig. 189 et 193); mais bientôt les plus externes, les plus anciennes, distendues par l'augmentation de volume de leur contenu, présentent des contours de moins en moins nets et se confondent avec la substance fondamentale (*e*, fig. 189). Cependant, les cellules cartilagineuses qui proviennent de la division multipliée d'une cellule primitive, si elles ne restent pas encloses dans une capsule commune, demeurent cependant longtemps encore groupées dans le voisinage les unes des autres, représentant ainsi des *familles* distinctes, selon l'heureuse expression de G. Pouchet.

Multiplication endogène.

Capsules mères et capsules filles.

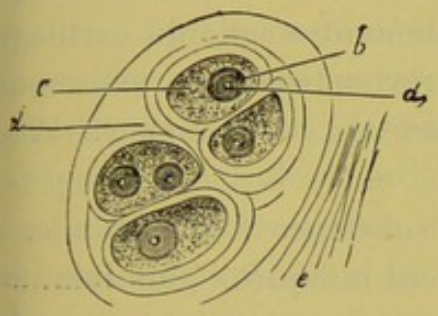


Fig. 189. — Cellules cartilagineuses du calcanéum d'un fœtus de chien.

d. Capsules primitives et secondaires. — *c*. Corps cellulaire protoplasmique. — *b*. Noyau. — *a*. Nucléole. — *e*. Substance fondamentale (intercellulaire) ayant pris un aspect strié (Ranvier).

Ces cellules ou familles de cellules sont disposées dans une substance fondamentale (fig. 187), plus ou moins abondante, qui peut être transparente et homogène (*cartilage hyalin*), ou contenir un réseau de fibres élastiques (*cartilage élastique* ou *réticulé*), ou être formée de faisceaux de fibrilles conjonctives (*fibro-cartilage*), ou enfin être infiltrée de sels calcaires (*cartilage*

Diverses espèces de cartilages.

calcifié). Dans tous les cas, cette substance fondamentale est solide, dense, résistante, plus que dans aucune forme du tissu conjonctif; à cet égard, les cartilages sont une transition du tissu conjonctif vers le tissu osseux, la plus dure et la plus solide des formations squelettiques.

Cartilage hyalin. — Ce cartilage, par la facilité avec laquelle il est entamé par le rasoir, se prête facilement à la pratique des coupes, et sa transparence permet d'étudier directement celles-ci, dans un liquide qui, tel que le sérum ou la solution picrique, n'amène aucune altération des éléments. La description que nous venons de donner de la cellule cartilagineuse en général se rapporte spécialement à celle du cartilage hyalin (fig. 187, 189, 193); nous n'y reviendrons pas, mais nous devons étudier la substance fondamentale et ses rapports avec les capsules des cellules.

Substance intercellulaire hyaline.

Substance fondamentale. — La substance fondamentale, à part quelques circonstances qui seront indiquées plus loin, ne présente à l'examen microscopique aucun détail figuré; elle est homogène, transparente, anhiste, *hyaline* en un mot; à l'œil nu, la masse du cartilage paraît légèrement blanchâtre, avec reflet bleuâtre sur une tranche un peu épaisse : elle est parfaitement transparente en coupe mince. Mais diverses matières tinctoriales colorent cette substance fondamentale d'une manière caractéristique. Le bleu de quinoléine la colore en bleu, en violet intense; l'hématoxyline en bleu violet. L'analyse chimique montre qu'elle est constituée par de la cartilagéine, qui diffère de la substance collagène du tissu conjonctif, en ce que, par la coction, elle ne donne pas de la gélatine, mais bien de la *chondrine*, laquelle, à l'inverse de la gélatine, est précipitée par l'action de l'acide acétique. Cette substance ne forme pas, comme celle du tissu conjonctif, un composé imputrescible avec le tannin. Mais il ne faut pas s'exagérer l'importance de ces caractères chimiques, car nous avons vu que la cornée transparente, qui est incontestablement du tissu conjonctif, donne cependant de la chondrine par l'ébullition (p. 405); d'autre part, dans le cartilage en voie de développement, la substance fondamentale, quoique présentant les mêmes réactions colorées que

Chondrine.

dans le cartilage adulte, ne présente pas encore les caractères chimiques de la chondrine.

Identité de la substance fondamentale et des capsules.

La capsule des cellules de cartilage est de même nature que la substance fondamentale. On peut en effet constater que les capsules, à leur limite externe, se confondent insensiblement avec la substance fondamentale ; nous verrons, en étudiant le développement du cartilage, que, à une certaine époque, la cellule cartilagineuse ne sécrète pas de capsule distincte, mais directement de la substance hyaline intercellulaire, et que la différenciation de la capsule paraît répondre à une élaboration plus lente, plus stratifiée. Capsule et substance fondamentale ne sont donc qu'une même chose. Aussi est-il des cartilages, ceux des cyclostomes par exemple, où, à l'inverse du cas précédent, la substance fondamentale n'est représentée que par d'épaisses capsules contiguës et pressées les unes contre les autres par leur surface externe. Ces rapports entre ces deux formes d'une même substance avaient été reconnus dès longtemps, et exprimés d'une manière sans doute trop exclusive, d'une part, par Reichert, qui disait que toute la substance fondamentale du cartilage est une substance intercellulaire et qu'il n'existe pas de capsules, et, d'autre part, par Schultze, qui disait qu'il n'y a pas dans le cartilage de véritable substance interstitielle et que la substance fondamentale résulte uniquement de la fusion des capsules de cartilage.

Absence de vaisseaux, et cependant nutrition active.

Le cartilage hyalin ne renferme pas de vaisseaux ; ceux-ci ne le pénètrent que lorsqu'il doit être transformé en substance osseuse (*ossification*, ci-après, Chap. XXIII). Cependant la vie, la nutrition des cellules cartilagineuses est active, puisqu'on les voit se multiplier. C'est que la substance fondamentale est perméable au plasma exsudé du sang, et son imbibition par ce plasma suffit pour apporter aux cellules les matériaux de nutrition. Bichat, qui ne connaissait du cartilage que sa substance fondamentale, telle qu'on la voit à l'œil nu, le considérait comme dépourvu de tout phénomène vital, et appuyait cette opinion d'une part sur l'absence de vaisseaux, d'autre part sur ce que le cartilage résiste à la putréfaction. Mais c'est la substance fondamentale, sorte de squelette extérieur sécrété par les cel-

lules, qui résiste à la putréfaction ; les cellules, cela va sans dire, n'y résistent pas. Et ce qui prouve encore leur parfaite vitalité, c'est la manière dont elles se comportent quand on produit dans les cartilages une inflammation expérimentale. En effet, quand, sur un chien par exemple, on fait subir à un cartilage costal une petite perte de substance, et qu'on examine au bout de huit jours l'état des choses à ce niveau, on voit que la brèche précédemment produite est comblée par une masse molle et pulpeuse : l'examen microscopique, sur une coupe, montre que les cellules cartilagineuses voisines de la perte de substance se sont activement multipliées, ont rongé et ouvert les capsules mères, et ont donné ainsi naissance à la masse pulpeuse qui est formée de jeunes cellules composées simplement d'une masse globuleuse de protoplasma avec un noyau. Les cellules cartilagineuses sont revenues, par prolifération, à l'état de cellules embryonnaires.

Inflammation expérimentale.

Prétendus canalicules du suc.

On a pensé que la perméabilité de la substance fondamentale homogène ne saurait suffire à la nutrition des cellules cartilagineuses, et on a cherché si cette substance ne serait pas parcourue par des canaux, des *canalicules du suc*. Déjà en 1873 Hénocque, et plus récemment van der Stricht (1886-1887) ont décrit des dispositions de ce genre ; il ne s'agirait pas réellement de la présence de canaux, mais seulement d'une disposition fibrillaire de la substance fondamentale. Renaut pense que ces aspects fibrillaires sont dus à ce que, dans la substance intercellulaire, il y a deux ordres de parties, qui, tout en présentant une seule et même composition chimique, diffèrent quant à leur manière de se laisser imbiber par les liquides et de perdre leur eau par une demi-dessiccation très lente. La substance qui perd plus facilement son eau serait disposée en trabécules anastomosées, cloisonnant la masse hyaline proprement dite (substance trabéculaire et sa formation cloisonnante), et, par sa propriété de prendre comme de perdre rapidement les liquides, serait une sorte de réseau servant à la répartition et à la circulation des sucs nutritifs dans le tissu cartilagineux. Mais cette formation trabéculaire cloisonnante n'existerait pas dans tous les cartilages hyalins. Quoi qu'il en soit de ces questions encore controver-

sées, il n'en reste pas moins établi que le cartilage hyalin ne présente ni fibres isolables, ni véritables canaux du suc.

La plupart des organes formés de cartilage hyalin sont entourés d'une membrane fibreuse, le *périchondre*, dont nous parlerons dans un instant à propos de l'accroissement du cartilage.

Distribution du cartilage hyalin. — Nombreux sont les organes ou parties d'organes formés, chez les vertébrés et chez l'homme en particulier, par du cartilage hyalin. Le cartilage hyalin est très répandu.

Il faut d'abord citer le *squelette de l'embryon;* presque toutes ses pièces, qui, comme l'humérus et le fémur, seront plus tard de substance osseuse, sont d'abord constituées par du cartilage hyalin. Successivement le tissu osseux se substitue au cartilage, et les seules parties qui conservent, chez l'homme, leur constitution primitive, ne sont guère représentées que par les *cartilages costaux* et les *cartilages articulaires* ou cartilages d'encroûtement des surfaces articulaires des os. Chez les autres vertébrés, et surtout chez les vertébrés inférieurs, un beaucoup plus grand nombre de pièces du squelette demeurent cartilagineuses, par exemple une grande partie de l'omoplate, du sternum, etc.

Les *cartilages articulaires*, qui forment des lames de revêtement aux extrémités articulaires des os, présentent des dispositions histologiques intéressantes. Sur une coupe perpendiculaire à leur surface, on voit qu'on peut y distinguer plusieurs couches, qui diffèrent entre elles par la forme et la disposition de leurs cellules cartilagineuses. En allant de la surface libre, articulaire, vers la face profonde, par laquelle le cartilage adhère à l'os, on trouve : — Une *première couche* dont les cellules sont aplaties, lenticulaires, disposées parallèlement à la surface ; sur la coupe ces cellules paraissent fusiformes, minces, allongées ; cette couche comprend de deux à six rangées de ces cellules. Nous avons déjà parlé de cette couche à propos des synoviales articulaires, ci-dessus, p. 381. — Une *seconde couche*, à laquelle on passe graduellement, renferme des cellules cartilagineuses arrondies. — Une *troisième couche*, la plus épaisse, est formée par de longues capsules mères, en forme de longs boyaux rectilignes, disposés perpendiculairement à la Étude des couches particulières du cartilage articulaire.

surface, c'est-à-dire au plan de la lame cartilagineuse, et renfermant des cellules filles, avec leurs capsules filles, empilées les unes sur les autres, comme des pièces de monnaie ; il peut y avoir une ou plusieurs piles côte à côte dans chacun de ces boyaux. Les cellules cartilagineuses y sont donc en familles dont chacune forme une série longitudinale, d'où le nom de *cartilage sérié* donné à cette disposition. — Dans la partie la plus profonde, la plus voisine de l'os, la substance fondamentale de ce cartilage sérié est infiltrée de sels calcaires et est dite *cartilage calcifié* (Voir ci-après, p. 473).

Détails sur la couche sériée.

La couche de *cartilage sérié* est, avons-nous dit, la plus épaisse, la plus importante ; sa disposition sériée fait que, quand on exerce sur une lame de cartilage articulaire une traction violente, de manière à le déchirer, la surface de la déchirure prend un aspect fibroïde, la séparation s'étant faite au niveau des grandes capsules en boyaux longitudinaux, ce qui avait fait croire autrefois que ces cartilages seraient formés de fibres implantées perpendiculairement sur l'os. Dans certaines arthrites chroniques, après disparition des couches superficielles du cartilage articulaire, la couche profonde, ou de cartilage sérié, se trouve à nu ; ses boyaux ou longues capsules mères se vident, après prolifération des cellules, et la substance fondamentale persiste sous forme de filaments qui rappellent à l'œil nu l'aspect des fibres d'un velours, d'où le nom d'*état velvétique* du cartilage. Les cartilages articulaires sont dépourvus de membrane conjonctive de revêtement, et nous avons déjà insisté sur ce que ce tissu cartilagineux est à nu du côté de la cavité articulaire (p. 381) ; au contraire, les cartilages que nous allons encore énumérer sont revêtus d'un périchondre, ils sont dits *périchondrés*.

Cartilages costaux ; leurs modifications avec l'âge.

Les *cartilages costaux* sont, chez le jeune sujet, à l'état de cartilage hyalin type ; mais avec l'âge ils subissent quelques modifications, qu'on peut qualifier du titre d'*altérations*. Les corps cellulaires renferment des gouttes de graisse relativement volumineuses ; la substance fondamentale se fissure par places et prend un aspect fibroïde (fig. 190) ; enfin quelques capillaires sanguins pénètrent dans cette substance, s'y creusant des canaux dilatés par place ; dans ces dilatations les capillaires

sont entourés de cellules jeunes (leucocytes et cellules conjonctives embryonnaires) semblables à celles de la moelle des os ; c'est ce qu'on nomme la *moelle du cartilage ;* cette moelle peut contenir quelques faisceaux de fibrilles conjonctives.

Comme formés de cartilages hyalins, il faut encore citer : les cartilages de la saillie nasale (cartilage de la cloison, cartilages latéraux, cartilages des ailes du nez) ; les cartilages ou demi-anneaux cartilagineux de la trachée et des bronches ; les cartilages du larynx (excepté l'épiglotte, le cartilage de Wrisberg et le cartilage de Santorini). Avec l'âge, ces cartilages hyalins deviennent très durs, par dépôt de sels calcaires. On admet généralement qu'il s'agirait là d'une simple calcification (cartilage calcifié, p. 433) ; mais, d'après des recherches récentes, il y aurait réellement transformation des cartilages du larynx en tissu osseux proprement dit. Chez les vertébrés inférieurs, le cartilage hyalin est plus répandu encore ; ainsi, chez la grenouille, c'est ce tissu, et non le tissu conjonctif fibreux, qui forme la sclérotique du globe oculaire.

Énumération des autres cartilages hyalins.

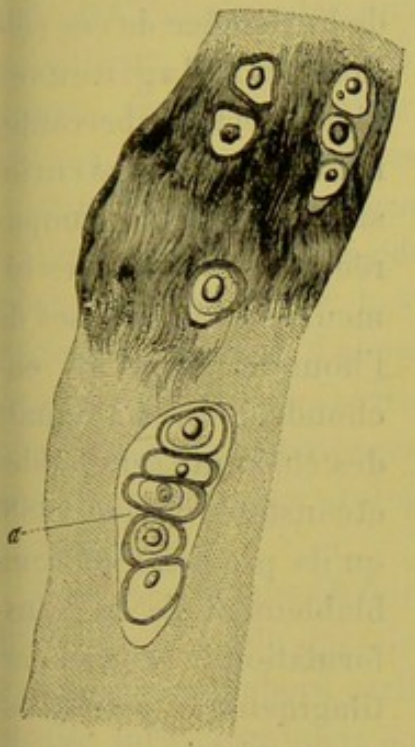


Fig. 190. — Cartilage costal d'un vieillard.

A la partie supérieure de la figure, la substance fondamentale paraît décomposée en fibrilles (qui résistent à l'acide acétique) ; — en *a*, longue capsule avec cellules filles.

Variétés de cartilage hyalin. — Dans la tête des mollusques céphalopodes est un squelette cartilagineux qui est d'abord constitué, chez les très jeunes sujets, selon la forme typique du cartilage hyalin ; mais bientôt il se modifie, quant à la forme de ses cellules. Celles-ci émettent des prolongements protoplasmiques qui se ramifient au loin dans la substance fondamentale (fig. 191) ; la capsule de la cellule continue à envelopper ces prolongements, c'est-à-dire forme des canalicules ramifiés qui les renferment. Ces cellules cartilagineuses ramifiées sont

Cellules cartilagineuses à prolongements ramifiés.

aussi disposées, vu leur mode de multiplication, en *familles* ou groupes issus d'une même cellule mère, et, vu cette disposition et cette origine, on reconnaît que, dans chaque îlot ainsi formé, chaque cellule n'a pas de prolongements sur toutes ses faces, mais seulement sur celles qui répondent à la périphérie, à la surface libre de l'îlot (fig. 191). La constatation de l'existence de ces cellules cartilagineuses d'une forme si aberrante, n'est pas une pure curiosité d'histologie comparée. En effet, dans les tumeurs cartilagineuses de l'homme, dans les enchondrômes, on a signalé des éléments semblables et constaté (Carrieu, 1888) qu'ils proviennent semblablement de la transformation de cellules cartilagineuses primitivement sphériques. On en a même rencontré dans des tissus normaux, par exemple dans le cartilage corniculé du larynx (Ranvier) et dans le ligament rond de l'articulation coxo-fémorale (fibro-cartilage).

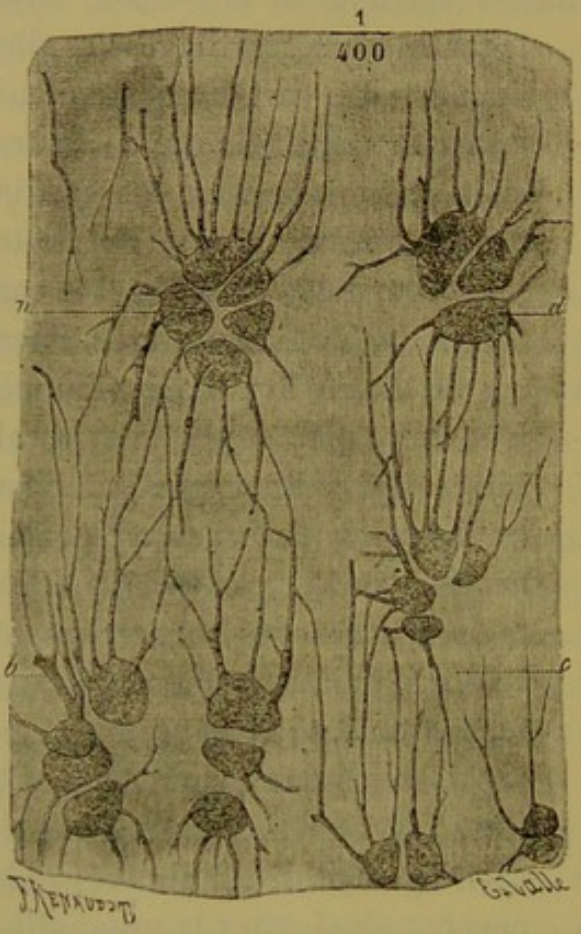


Fig. 191. — Cartilage de la tête du calmar (mollusque céphalopode).

c. Substance fondamentale. — *d*. Cellules de cartilage. — *b*. Prolongements ramifiés de ces cellules. — Grossissement de 400 diamètres (Ranvier).

On a, à tort, voulu généraliser cette disposition.

La présence de ces prolongements pour certaines cellules cartilagineuses a fait penser à quelques auteurs que toutes les cellules de cartilage posséderaient de semblables ramifications, très visibles dans certains cas, très difficiles à reconnaître dans d'autres, et on invoquait encore cette disposition comme éminemment propre à expliquer la circulation des sucs nutritifs dans le cartilage (ci-dessus, p. 424). Malgré quelques descrip-

tions conformes à cette idée (Hénocque, van der Stricht), cette interprétation n'a pas été confirmée, et les recherches récentes de Zachariadès (1891) ont abouti à des résultats qui lui sont absolument contraires. En effet, en faisant agir la potasse sur une lame de cartilage fixée par l'acide osmique, on peut dissoudre toute la substance fondamentale et obtenir des cellules cartilagineuses libres et flottantes; or, avec le cartilage céphalique des céphalopodes, ou avec les enchondrômes sus-indiqués, on obtient des cellules avec leurs prolongements protoplasmiques, tandis que, avec le cartilage hyalin ordinaire, on ne voit aux cellules aucune espèce de prolongements ramifiés.

Origine et développement du cartilage hyalin[1]. — Le cartilage hyalin provient du mésoderme, comme tous les tissus dits de substance conjonctive. Les parties qui doivent devenir des cartilages ne diffèrent d'abord en rien du futur tissu conjonctif; dans les deux cas, ces parties sont formées de cellules mésodermiques mésenchymateuses (p. 353), placées côte à côte et constituées par un corps protoplasmique à peu près sphérique, avec un noyau.

Origine mésodermique.

Dans les régions où doit se former le cartilage, par exemple autour de la corde dorsale de l'embryon (formation des corps des vertébrés, d'abord cartilagineuses), on voit bientôt que ces cellules mésodermiques sont légèrement écartées les unes des autres, par interposition d'une substance transparente et hyaline qu'elles élaborent; cette substance a les réactions colorées de la substance fondamentale du cartilage; c'est de la chondrine. Mais elle n'est pas disposée sous forme de capsule autour de chaque cellule; elle est répandue uniformément dans leurs intervalles. A cet état primitif, le tissu cartilagineux est dit *cartilage embryonnaire;* il est caractérisé par des cellules à peu près rondes, sans capsules distinctes, et séparées par la substance fondamentale cartilagineuse hyaline peu abondante.

Stade dit *cartilage embryonnaire.*

Bientôt les cellules changent de forme d'une manière tout à fait caractéristique : elles deviennent étroites, longues, fusiformes ou triangulaires (fig. 192); toujours sans capsule, mais

1. Ch. Rémy, *Développement des tissus cartilagineux et osseux*. Paris, 1880.

avec une abondante substance intercellulaire hyaline. Cette forme des cellules caractérise ce qu'on appelle le *cartilage fœtal*. La forme des cellules est due peut-être à ce qu'elles sécrètent une abondante substance fondamentale qui les comprime, et, plus certainement, à ce qu'elles se divisent rapidement, comme si elles étaient mécaniquement débitées en morceaux, et en effet, si par la pensée on rapproche plusieurs cellules voisines, on arrive parfois à reconstituer facilement la figure d'une cellule mère sphérique (fig. 192) ; un groupe de cellules fusiformes et anguleuses du cartilage fœtal représente donc une petite famille issue d'une cellule mère du cartilage embryonnaire.

Cartilage fœtal.

Fig. 192. — Cartilage fœtal. Grossissement de 250 diamètres.

Enfin, quand le cartilage arrive à l'état d'achèvement, ses cellules ne se multiplient plus que lentement ; mais elles grossissent et prennent la forme à peu près sphérique ou ovoïde (fig. 193) ; en même temps elles élaborent moins de substance fondamentale, et la déposent autour d'elles en couches concentriques qui constituent leur capsule. Le cartilage, qui a passé par l'état embryonnaire, puis par l'état fœtal, est donc caractérisé, à l'état adulte, par la présence des capsules, et nous avons décrit précédemment (p. 421) les dispositions des capsules filles successivement emboîtées dans les capsules mères des générations précédentes (fig. 193, en 8).

Cartilage adulte.

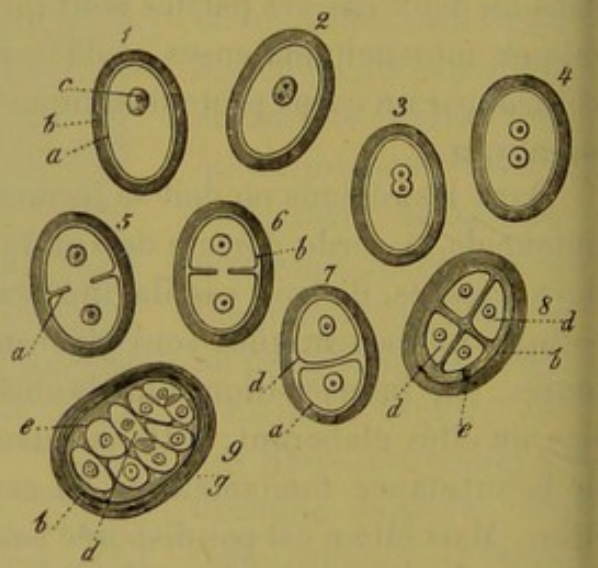


Fig. 193. — Multiplication des cellules de cartilage.

a. Corps de la cellule. — *b*. Capsules. — *c*. Noyau. — *d*. Cellules endogènes (renfermées dans une capsule mère). — *e*. Capsules secondaires (Frey).

En 1 et 2, un seul corps cellulaire dans une capsule ; — en 3 et 4, division du noyau de ce corps cellulaire ; — en 5, 6 et 7, division du corps cellulaire ; production de deux cellules filles ; — en 8 et 9, multiplication consécutive de ces cellules filles.

Accroissement du cartilage hyalin ; périchondre. — Le car-

tilage achevé continue à croître. Cet accroissement a plusieurs sources; d'abord les cellules cartilagineuses augmentent de volume (elles sont six à huit fois plus volumineuses chez l'adulte que chez le nouveau-né); puis elles se multiplient, et l'orientation des cellules d'une même famille indique le sens dans lequel se fait l'accroissement résultant de cette multiplication; ainsi, dans le cartilage sérié (p. 426), l'empilement des cellules filles montre que l'accroissement s'est fait dans le sens même de l'axe de ces piles; nous reviendrons sur cette question à propos de l'ossification (p. 473). Enfin la substance fondamentale augmente à mesure que les cellules sont plus nombreuses et que les couches les plus externes des anciennes capsules mères viennent se confondre avec cette substance.

Mais ce n'est pas tout. La principale source d'accroissement des cartilages est dans la membrane fibreuse qui l'entoure et le revêt, c'est-à-dire dans le *périchondre*, qui, par sa face profonde, ajoute sans cesse de nouveaux éléments cellulaires au cartilage.

Périchondre.

Le *périchondre* est une membrane fibreuse de tissu conjonctif; il se différencie de bonne heure, déjà sur des fœtus longs de 2 centimètres (Retterer)[1], sous l'aspect d'une bande foncée, distincte du tissu conjonctif embryonnaire voisin, et enveloppant le cartilage en voie de formation; peu à peu il s'y développe des faisceaux de fibrilles conjonctives et des fibres élastiques; autour du cartilage achevé, ces éléments conjonctifs se différencient en deux couches : l'une externe renfermant, outre les faisceaux conjonctifs, des fibres élastiques, et des vaisseaux sanguins; l'autre interne, pauvre en vaisseaux, en fibres élastiques, et formée essentiellement de faisceaux de fibrilles conjonctives, disposés en nattes croisées dans tous les sens, et non en couches parallèles à la surface du cartilage. La couche externe se continue insensiblement avec le tissu cellulaire lâche ambiant; la couche interne adhère d'une manière très intime au cartilage, duquel on ne peut l'arracher sans emporter en même temps des fragments de tissu cartilagineux.

1. Ed. Retterer, *Sur l'origine des éléments constituant le périchondre et le périoste et sur l'évolution et le rôle de ces membranes* (Soc. de biologie, 30 janvier 1886).

La couche interne chondrogène.

C'est que les parties les plus internes de cette couche, dite *chondrogène*, sont du tissu fibreux en train de se transformer en tissu cartilagineux.

En effet, en allant du périchondre au cartilage, on voit les cellules du tissu conjonctif devenir graduellement sphériques, et s'entourer d'une capsule; il y a donc adjonction de cellules cartilagineuses par transformation des cellules conjonctives; il y a en même temps, par sécrétion des jeunes cellules cartilagineuses, modification de la substance conjonctive et adjonction de substance fondamentale cartilagineuse. C'est ainsi qu'on voit les bandes fibreuses du périchondre pénétrer dans le cartilage, et s'y fondre graduellement en substance hyaline, les fibrilles du faisceau conjonctif devenant de moins en moins distinctes, pour disparaître enfin complètement; mais les cellules conjonctives sont déjà à l'état de cellules cartilagineuses, alors que les faisceaux conjonctifs entre lesquels elles sont interposées sont encore bien fibrillaires, de sorte que, sur une coupe où ces faisceaux sont vus suivant leur longueur, on dirait que le périchondre pénètre dans le cartilage par ses fibres, tandis que le cartilage pénètre dans le périchondre par ses cellules. Cette disposition est très accentuée dans les points où un tendon vient s'insérer sur le cartilage; il y a pénétration réciproque du tendon dans le cartilage et de cartilage dans le tendon; aussi ne peut-on arracher une pareille insertion sans qu'il reste des fibres tendineuses dans le cartilage et des cellules cartilagineuses dans le bout du tendon. En d'autres termes la couche chondrogène du périchondre et l'extrémité d'insertion du tendon sont à l'état de tissu *fibro-cartilagineux* (voir ci-après).

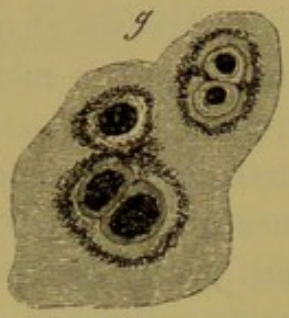


Fig. 194. — Calcification du cartilage hyalin : les granulations opaques (dépôt de sels calcaires) apparaissent dans la substance fondamentale, d'abord autour des cellules ou groupes de cellules (Frey).

Vieillesse du cartilage.

Quand le sujet est arrivé à un certain âge, les cartilages cessent de s'accroître et présentent des caractères qui les font dire en état de *vieillesse;* c'est alors que la graisse devient plus

abondante dans les cellules cartilagineuses, et que la substance fondamentale prend un aspect strié, fibrillaire, parfois grenu, dispositions que nous avons décrites (p. 426) pour les cartilages costaux de l'adulte (fig. 190). De plus, le tissu cartilagineux se calcifie : sa substance fondamentale, demeurant à l'état de cartilagéine, est le siège d'un dépôt de particules de carbonate de chaux, qui la rendent blanchâtre et dure comme de l'os. Mais le processus de *calcification* est tout à fait différent de l'ossification proprement dite, comme nous le verrons plus loin. Calcification.

Cartilage élastique ou réticulé. — Ce cartilage diffère essentiellement du précédent par la nature de la substance intercellulaire. Les cellules cartilagineuses du cartilage élastique sont constituées sur le type de celles du cartilage hyalin; elles sont seulement un peu moins volumineuses, leurs capsules sont moins nettement visibles, et groupées en moins grand nombre dans les capsules mères (fig. 195); on ne trouve jamais de capsules transformées en longs boudins comme dans le cartilage hyalin sérié. Mais, fait essentiel, la *substance fondamentale* n'est plus hyaline, amorphe; elle est formée par un réseau très serré de fibres bifurquées et anastomosées, qui ont tous les caractères des *fibres élastiques* (p. 337); ces fibres élastiques sont la plupart irrégulièrement calibrées, verruqueuses (fig. 195).

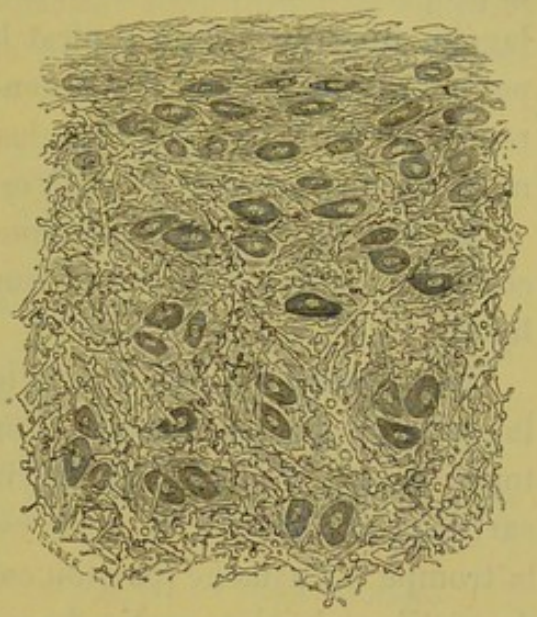


Fig. 195. — Cartilage élastique ou réticulé de l'épiglotte du bœuf. Cellules cartilagineuses à capsules indistinctes; — substance intercellulaire formée de fibres élastiques rameuses. — Grossissement de 350 diamètres.

Substance fondamentale formée d'un réseau élastique.

L'étude de son développement montre que le cartilage réticulé n'est qu'une modification du cartilage hyalin; il apparaît en effet d'abord sous la forme hyaline; puis des fibres élastiques se montrent dans sa substance fondamentale, selon le proces- Développement du cartilage élastique.

sus précédemment étudié (p. 360) pour la production des fibres élastiques en général ; ces fibres ont des réactions très nettes que nous avons indiquées (p. 337) et qui sont bien différentes de la cartilagéine (p. 422), de sorte que, à un moment donné, on peut reconnaître, dans la substance fondamentale du cartilage réticulé, à la fois des fibres élastiques, colorées par exemple en jaune par l'acide picrique, et de la cartilagéine, colorée par exemple en bleu violet par l'hématoxyline. Mais graduellement la proportion des fibres élastiques augmente, et celle de la cartilagéine diminue : celle-ci n'est bientôt plus figurée que par de petits îlots séparés, et finalement disparaît ; elle n'est plus alors représentée que par les capsules persistantes des cellules. A ce moment, le cartilage réticulé est définitivement constitué.

Le cartilage réticulé est enveloppé d'un périchondre qui se comporte vis-à-vis de lui comme le périchondre du cartilage hyalin.

Distribution du cartilage élastique.

Le cartilage réticulé forme les organes suivants : les cartilages du pavillon de l'oreille, l'épiglotte, les cartilages de Santorini et de Wrisberg du larynx, et la partie supérieure du cartilage aryténoïde (le reste est de cartilage hyalin, p. 427) ; la trompe d'Eustache (portion cartilagineuse) est formée partie de cartilage hyalin, partie de cartilage élastique, dans des proportions variables selon les animaux.

Fibro-cartilage. — Les fibro-cartilages sont du tissu fibreux dense, dont les éléments cellulaires ont évolué selon le type cellule cartilagineuse. Le fibro-cartilage appartient donc au tissu cartilagineux par ses cellules, et au tissu conjonctif proprement dit par sa substance intercellulaire.

Cellules cartilagineuses en tissu fibreux.

Les cellules sont généralement peu nombreuses, petites, arrondies, au nombre de deux à trois dans une capsule mère commune. Elles sont dans les interstices des faisceaux de fibrilles conjonctives (fig. 196).

Le fibro-cartilage est au début du tissu conjonctif pur ; c'est ultérieurement que ses cellules plates deviennent cellules de cartilage, caractérisées par leur capsule ; cette transformation est semblable à celle précédemment décrite dans le périchondre du cartilage hyalin (p. 432), et nous avons dit en effet que la

couche chondrogène du périchondre est un type de tissu fibro-cartilagineux.

Fréquente transformation du tissu fibreux en fibro-cartilage.

Rien en effet n'est plus commun que la transformation du tissu fibreux en tissu fibro-cartilagineux ; c'est ce qui arrive à tout tendon quand il approche de son insertion sur un cartilage (voir p. 432). De plus, sur le trajet des tendons de la patte des oiseaux, Ranvier a décrit des *plaques chondroïdes* [1], dans lesquelles, au milieu du tissu tendineux, la production cartilagineuse se montre sous trois formes : sous forme de capsules autour des cellules tendineuses transformées ; sous forme de masses de cartilagéine intercellulaire d'étendue et de dispositions variables ; et enfin sous forme d'infiltration de cartilagéine dans les faisceaux tendineux, entre les fibrilles qui les composent. Ces faits, et ceux de même ordre signalés plus haut, mettent bien en évidence les rapports intimes, la parenté, des tissus cartilagineux et conjonctifs.

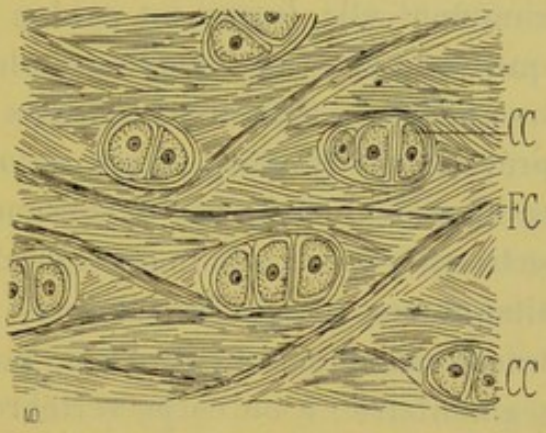


Fig. 196. — Fibro-cartilage.

CC. Groupes de cellules cartilagineuses entourées de capsules mères. — FC. Faisceaux de fibrilles conjonctives.

Distribution du fibro-cartilage.

Les principaux organes formés de tissu fibro-cartilagineux sont : les ménisques articulaires, les bourrelets glénoïdiens des articulations, le ligament rond de l'articulation coxo-fémorale, les fibro-cartilages des symphyses, et enfin les disques intervertébraux.

Disques intervertébraux et restes de la corde dorsale.

Les *disques intervertébraux* présentent des particularités qui méritent de nous arrêter ; les trousseaux fibreux y sont en couches concentriques, en anneaux emboîtés les uns dans les autres, et qui sont d'autant plus denses qu'ils sont plus périphériques ; vers la partie centrale du disque, le tissu devient mou, par accumulation de mucine dans les mailles du tissu con-

1. Ranvier, *Des plaques chondroïdes des tendons des oiseaux* (Compt. Rend. Acad. des Sciences).

jonctif; mais, tout au centre, et surtout chez les jeunes sujets (fig. 197 et 198), il y a une sorte de noyau très mou, presque fluide, renfermant de grandes cellules vésiculeuses groupées en amas. Ces cellules n'appartiennent pas au tissu conjonctif; elles sont des restes de la *corde dorsale* de l'embryon. Pour le faire comprendre, nous devons donner quelques indications sur le mode de développement de la colonne vertébrale.

Développement de la colonne vertébrale.

Nous avons vu (p. 196) comment prend naissance la corde dorsale; et comment elle forme un cordon axial, que viennent bientôt entourer les éléments mésenchymateux émanés de la prévertèbre (p. 253). C'est autour de cette corde dorsale que ce mésenchyme se transforme en colonne vertébrale cartilagineuse (corps vertébraux); cette transformation se fait d'une manière segmentaire : à un corps vertébral cartilagineux en voie de formation succède, en série longitudinale, une bande de mésenchyme qui ne devient pas cartilage, mais bien tissu conjonctif, c'est-à-dire futur disque intervertébral; puis un nouveau corps vertébral, puis un disque, et ainsi de suite. Il en résulte que la colonne vertébrale d'un embryon, vue sur une coupe longitudinale passant exactement par l'axe de la série des corps vertébraux, présente la disposition représentée dans la fig. 197. Les corps vertébraux et les disques qui les séparent sont comme les grains d'un chapelet enfilés par un fil central, qui n'est autre chose que la corde dorsale : dans l'intérieur de chaque corps vertébral, celle-ci reste mince et grêle; mais au niveau de chaque disque intervébral, elle se dilate en un renflement

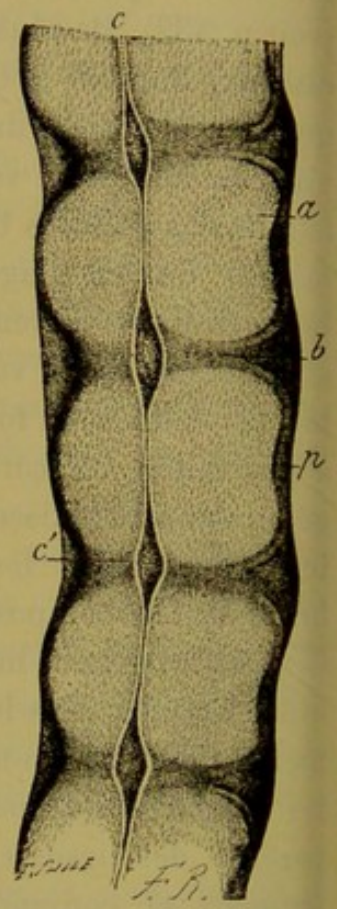


Fig. 197. — Colonne vertébrale d'un embryon humain; coupe longitudinale; antéro-postérieure.

a. Corps vertébral. — *b*. Disque intervertébral. — *p*. Périchondre. — *c*. Corde dorsale. — *c'*. Renflements de la corde dorsale au niveau des disques intervertébraux. — Grossissement de 27 diamètres (Ranvier).

ovoïde (fig. 197), et prend dans son ensemble une disposition moniliforme (fig. 198). Par les progrès du développement, les parties minces de la corde, dans chaque corps vertébral, s'atrophient et disparaissent, et la corde, interrompue dans sa continuité, n'est plus représentée que par les renflements intervertébraux, qui persistent. En même temps, les éléments de ces parties persistantes de la corde se sont transformés en grandes cellules vésiculeuses pleines d'un liquide hyalin. Ce sont ces éléments, demeurés tels chez l'adulte, qui constituent le noyau très mou, semi-fluide de la partie centrale du disque intervertébral (fig. 197 et 198).

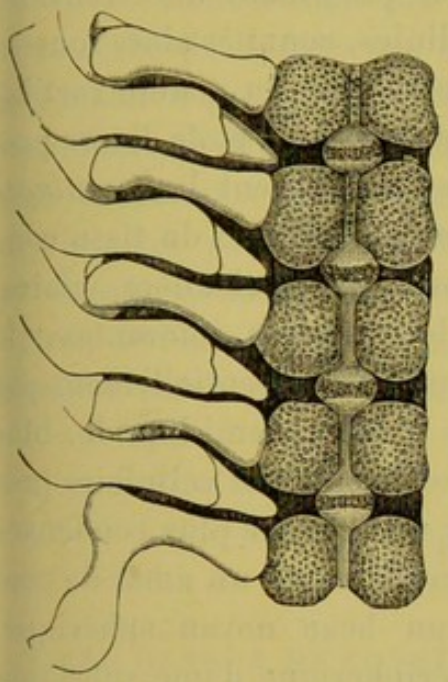


Fig. 198. — Portion de la colonne vertébrale d'un fœtus de lapin, région dorsale vue par la face antérieure : On voit la corde dorsale former un renflement globuleux au niveau de chaque disque intervertébral.

Fibro - cartilages faux. — Lorsque l'anatomie générale se faisait sans le secours du microscope, on donnait le nom de tissu fibro-cartilagineux à tous les tissus fibreux très denses et très durs, dont la consistance rappelle celle du cartilage. L'analyse microscopique, en nous faisant connaître, comme éléments caractéristiques du cartilage, la cellule cartilagineuse avec sa capsule, montre que beaucoup de fibro-cartilages méritent en effet ce nom, car ils contiennent de véritables cellules cartilagineuses ; ce sont les fibro-cartilages que nous venons de décrire et d'énumérer ; on les appelle donc aussi *fibro-cartilages vrais*. Mais parmi les anciens prétendus fibro-cartilages, il en est dans lesquels on ne trouve pas trace de cellules cartilagineuses ; on les nomme donc *fibro-cartilages faux*, pour indiquer qu'ils n'ont que l'apparence, la consistance cartilagineuse, et ne sont formés que de tissu fibreux. Le type en est donné par ce qu'on appelle en anatomie descriptive les *cartilages tarses* des paupières ; ils ne sont constitués

Anciennes confusions.

Distinction des fibro - cartilages *vrais* ou *faux*.

que par des éléments conjonctifs (faisceaux conjonctifs et quelques rares fibres élastiques), condensés ici d'une façon toute particulière; c'est dans leur épaisseur que sont logées les glandes de Meibomius.

Nous voyons donc que le tissu fibreux peut présenter la résistance et l'aspect macroscopique du cartilage. Dans d'autres circonstances encore, il peut offrir ce caractère et former des pièces squelettiques accessoires, en présentant une transformation toute particulière de ses cellules, connues alors sous le nom de *cellules vésiculeuses*. Tel est le cas du nodule cartilaginiforme du tendon d'Achille de la grenouille et de divers prétendus cartilages des mollusques, notamment les *cartilages linguaux* des gastéropodes[1]. Ce sont des cellules du tissu conjonctif qui ont élaboré une substance particulière, claire, transparente, ne fixant que peu les matières colorantes : le corps cellulaire arrive ainsi à être formé essentiellement par un véritable bloc de cette matière hyaline, semi-liquide, bloc limité à sa périphérie non par une membrane cellulaire proprement dite, mais seulement par une couche plus condensée de cette substance transparente; au centre est un amas de protoplasma granuleux, renfermant un beau noyau sphérique. C'est donc par une élaboration périphérique d'une substance particulière que ces cellules, tassées et comprimées les unes contre les autres, arrivent à former des pièces de soutien qu'on pourrait, au premier abord, prendre pour du tissu cartilagineux, mais qui ne sont qu'une variété toute spéciale du tissu conjonctif.

Tissus conjonctifs chondroïdes.

1. G. Loisel, *Les cartilages lingaux des mollusques, structure et développement histogénique* (Journ. de l'Anat. et de la Physiol., juillet 1893).

TROISIÈME DIVISION

LE TISSU OSSEUX; LES DENTS

Les os sont formés par un tissu spécial, dont nous étudierons d'abord les *éléments*, abstraction faite de la disposition ou ordonnance que ces éléments présentent dans les diverses parties d'une pièce squelettique osseuse; nous examinerons alors cette ordonnance ou *architecture de l'os*, et par suite nous étudierons les parties spéciales annexées à l'os, c'est-à-dire le *périoste* en dehors, et la *moelle* en dedans; nous terminerons par l'étude de l'*ossification*, et enfin nous rattacherons à l'étude du système osseux celle des *dents*.

CHAPITRE XXII

TISSU OSSEUX ET CONSTITUTION D'UNE PIÈCE OSSEUSE

1° ÉLÉMENTS DU TISSU OSSEUX

Étude du tissu osseux. — Pour étudier le tissu osseux dans sa forme la plus simple, la plus élémentaire, il faut choisir d'abord, dans le squelette, une partie où ce tissu forme des lames extrêmement minces, qu'on peut du reste amincir encore, soit en les usant sur une pierre à repasser, soit en les coupant au rasoir après décalcification par les acides. On choisira donc par exemple un fragment de la lame papyracée de l'os ethmoïde. Pour pénétrer alors graduellement dans la connaissance de sa constitution, en suivant l'ordre historique, il faut décrire d'abord ce qu'on trouve sur un os sec, macéré, c'est-à-dire pris sur un squelette préparé; c'est seulement ensuite qu'on passe à l'examen de ce qu'on trouve sur un os frais, emprunté à un sujet

Ordre à suivre dans cette étude.

mort depuis quelques heures, ou à un animal qu'on vient de sacrifier.

Os sec. — Quand on examine, au microscope, une lamelle d'os sec, placée entre deux lames de verre, *sans adjonction d'aucun liquide*, on voit une substance d'aspect homogène ou légèrement granuleuse, semée de corpuscules lenticulaires à nombreux prolongements étoilés et ramifiés (fig. 199). Ces corpuscules, si l'examen est fait à la lumière transmise, sont d'un noir intense ; ils deviennent clairs quand on éclaire la préparation par la lumière réfléchie. Purkinje, qui les découvrit et qui leur donna le nom de *corpuscules osseux*, les prit en effet pour des corpuscules solides, pour des sortes de concrétions calcaires. Doyère, en 1842, démontra que ce ne sont pas des corpuscules, mais bien des cavités pleines d'air (sur l'os sec, examiné à sec) ; et en effet, une cavité très petite, dans une masse homogène, se détache en noir à la lumière transmise, par le fait de la dispersion de la lumière, qui subit des réflexions multiples sur les parois de la cavité ; mais celle-ci devient claire, comme il a été dit ci-dessus, quand on éclaire à la lumière réfléchie. D'autre part, quand on ajoute à la préparation d'os sec une goutte d'eau ou mieux encore de glycérine ou d'huile, on voit ce liquide pénétrer peu à peu dans les prétendus corpuscules, se substituer à l'air, jusque dans les plus fins prolongements, et le dessin des corpuscules étoilés s'efface pour disparaître complètement, si le liquide employé a à peu près le même indice de réfraction que la substance dans laquelle sont creusées les cavités prises à tort pour des corpuscules. Cette étude nous amène donc à cette conclusion, que l'os sec présente une substance *fondamentale* creusée de cavités, auxquelles on a donné le nom d'*ostéoplastes*.

Os sec, examiné à sec.

Notion des *ostéoplastes* et de la substance fondamentale.

Ces ostéoplastes, de forme généralement lenticulaires, sont longs d'environ 22 μ et larges de 9 à 10 μ ; ils émettent des prolongements creux, plus ou moins flexueux (fig. 199), qui partent en rayonnant de l'ostéoplaste, se ramifient dans la substance fondamentale et s'y anostomosent avec les prolongements des ostéoplastes voisins ; on les nomme *canalicules primitifs*. Leur diamètre est de 1 à 2 μ. On peut faire de belles

Canalicules primitifs.

préparations d'une lamelle d'os sec, en la montant dans du baume du Canada, non dans du baume en solution, car alors il remplirait les ostéoplastes et leurs canalicules et en effacerait le dessin, mais dans du baume solide qu'on liquéfie en le chauffant, sur la plaque porte-objet, au-dessus de la flamme d'une lampe à alcool; la lamelle osseuse est plongée dans ce baume, qui imbibe et éclaircit la substance fondamentale, mais qui se solidifie par refroidissement trop vite pour pénétrer dans les

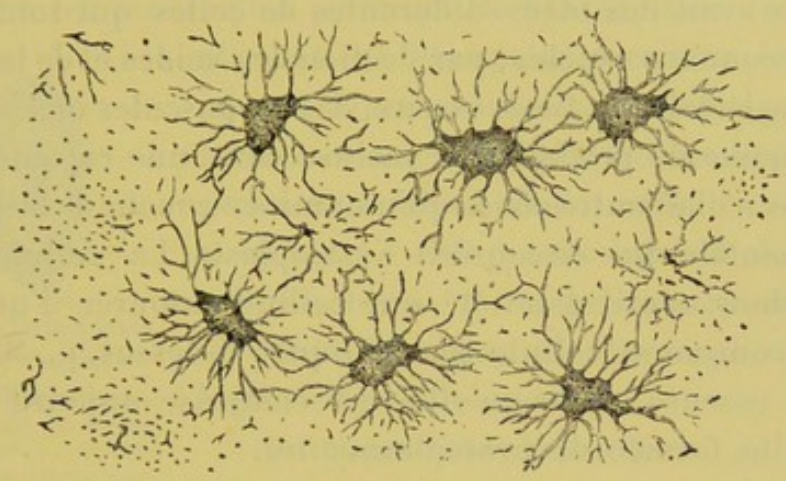


Fig. 199. — Ostéoplastes ou cavités osseuses (pariétal). On voit en noir les cavités osseuses et les canalicules osseux qui en partent; les petits points marqués sur les cavités ou entre elles représentent des canalicules coupés en travers, ou bien les embouchures de canalicules dans les cavités des ostéoplastes. Grossissement de 450 diamètres.

ostéoplastes et en chasser l'air. Ceux-ci, avec tous les détails de leurs prolongements, apparaissent alors très nettement dessinés en noir (fig. 199).

Ce nom d'*ostéoplaste*, qui rappelle celui de chondroplaste, et l'expression de *substance fondamentale* que nous avons déjà employée, doivent faire prévoir que le tissu osseux sec est comparable à du cartilage dont les capsules seraient vidées de leurs cellules cartilagineuses. En effet l'étude du tissu osseux frais, à l'examen duquel nous allons passer, montre que les ostéoplastes renferment des cellules, dites *cellules osseuses*, lesquelles ont été découvertes par Virchow, et qui sont à l'os ce que les cellules cartilagineuses sont au cartilage.

Comparaison de l'os et du cartilage.

Os frais. — Sur une lamelle d'os frais, après action du carmin, on aperçoit d'abord, dans chaque ostéoplaste, un noyau, vivement coloré par le carmin (*b*, fig. 200); puis, un examen plus attentif fait reconnaître autour de ce noyau un corps protoplasmique coloré en rose pâle. On est donc en présence d'une véritable cellule, la *cellule osseuse*. Elle est nue, sans enveloppe. Quelques auteurs la nomment *cellule de Virchow*, pour rappeler que la découverte en est due à cet histologiste (1850); mais, sur la cellule osseuse, comme sur celle du tissu conjonctif (p. 339), Virchow avait des idées différentes de celles qui sont aujourd'hui reconnues exactes; par l'action des acides et de la coction, Virchow isolait, du tissu osseux, des corpuscules étoilés formés d'une masse de protoplasma incluse dans une capsule étoilée, laquelle n'était autre chose qu'une mince couche de la substance fondamentale qui circonscrit l'ostéoplaste. La cellule osseuse de Virchow aurait donc été une cellule entourée d'une enveloppe (comme sa cellule plasmatique, ci-dessus, p. 401); or la cellule osseuse, telle qu'elle est comprise aujourd'hui, est en réalité formée de protoplasma nu.

Chaque ostéoplaste contient une *cellule osseuse*.

La cellule osseuse est de protoplasma sans membrane.

Grâce à ces premières notions élémentaires, nous voyons que nous avons à étudier, dans l'os, comme dans le cartilage, deux parties essentielles : la *cellule osseuse* et la *substance fondamentale*.

Cellule osseuse. — La cellule osseuse est facile à étudier sur une lamelle d'os frais, soit que l'on prenne, comme nous l'avons supposé dans tout ce qui précède, une portion osseuse naturellement disposée en lamelle mince (ethmoïde, plaque osseuse des écailles de poissons), soit, mieux encore, qu'on fasse, au rasoir, des coupes minces sur un os décalcifié par les acides (acide chlorhydrique à 10 p. 100, acide chromique à 10 p. 1000, solution concentrée d'acide picrique). Ces lamelles, traitées par les divers réactifs colorants du protoplasma, montrent que chaque cavité osseuse, chaque ostéoplaste est occupé par une cellule (fig. 200), ainsi qu'il a été dit ci-dessus. Souvent, par l'effet des réactifs, cette cellule s'est rétractée, s'est détachée de l'une des parois de l'ostéoplaste et demeure accolée à la paroi opposée, de sorte qu'elle a pu être décrite

comme une cellule plate, occupant seulement une partie de la cavité correspondante; du reste quelques cellules osseuses, à l'état de vieillesse, semblent présenter normalement cette disposition (Ranvier, Tourneux). Mais sur des os jeunes, et lorsque leurs éléments ont été fixés par l'alcool, avant décalcification par les acides, on voit que la cellule osseuse est une petite masse de protoplasma remplissant exactement l'ostéoplaste. Le noyau, ovalaire, unique, occupe le centre ou l'une des extrémités. Enfin ce protoplasma émet des prolongements qui pénètrent dans les canalicules primitifs de l'ostéoplaste, les remplissent, se bifurquent avec eux, et, allant jusqu'à leurs dernières extrémités, s'anastomosent avec les ramifications des prolongements semblables des cellules osseuses voisines. La cellule osseuse est donc une cellule étoilée qui reproduit exactement, en plein, le creux de l'ostéoplaste dans lequel elle est moulée.

La cellule osseuse remplit l'ostéoplaste.

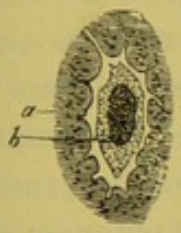


Fig. 200. — Ostéoplaste et cellule osseuse.

a Substance fondamentale dans laquelle est creusé l'ostéoplaste. — *b*. Cellule osseuse (corps protoplasmique et noyau) que renferme l'ostéoplaste.

Cette question de savoir si en effet la cellule osseuse est munie de prolongements protoplasmiques remplissant les canalicules primitifs de l'ostéoplaste a été longtemps controversée, et même résolue, pour nombre d'auteurs, par la négative. Mais les recherches de Chevassu (1881), de Tourneux (1881), de Zachariadès (1889-1890), ont mis le fait hors de doute : on peut, par la potasse, isoler complètement la cellule osseuse avec ses prolongements, et constater que ce sont bien des prolongements pleins, formés de protoplasma, et distincts des canalicules qui les renferment. La substance osseuse est donc parcourue par un véritable réseau protoplasmique. Dans l'inflammation de l'os, dans l'ostéite, ces prolongements n'existent plus; ils se sont sans doute rétractés dans le corps protoplasmique correspondant, et la cellule osseuse est revenue à l'état de masse ovoïde de protoplasma, comme toute cellule jeune.

La cellule osseuse est munie de prolongements.

Substance fondamentale. — La substance fondamentale de l'os ou substance osseuse, caractérisée par sa dureté, son

aspect blanchâtre et opaque, est formée d'une matière azotée, l'*osséine*, et de *sels calcaires* qui lui sont intimement unis. Il est facile, par des opérations qui sont du ressort de l'anatomie, d'isoler ces deux substances, ou du moins de réduire un os à n'être formé que de l'une d'elle. — Ainsi, par la macération dans l'acide chlorhydrique ou azotique étendu, on dissout les sels calcaires, on décalcifie l'os, et on le réduit à son osséine; il ressemble alors par son élasticité, sa mollesse relative, à un cartilage, de sorte qu'on donne quelquefois à cette masse le nom de *cartilage osseux*, dénomination impropre qu'il faut remplacer par celle d'*osséine*. — D'autre part, en plaçant un os dans un foyer ardent, en le calcinant, on brûle sa matière organique, son osséine, et il reste un os, ayant conservé tous les détails de sa forme, mais blanc comme de la craie, très fragile, s'émiettant facilement, car il n'est plus formé que des cendres minérales, des sels calcaires de sa substance fondamentale. Pour 100 d'os, il y a environ 40 d'osséine et 60 de sels calcaires. Dans les os macérés, soumis à la putréfaction, l'osséine n'est pas détruite; elle reste combinée aux sels; aussi l'os macéré sec est-il dur, solide et non friable. La macération n'a détruit que les cellules osseuses, et, par suite, les ostéoplastes apparaissent vides, c'est-à-dire remplis seulement par de l'air (p. 440).

Osséine et sels calcaires.

Os décalcifié.

Os calciné.

L'*osséine* est une substance très analogue à celle des faisceaux conjonctifs, car, par la coction prolongée dans l'eau, elle donne de la *gélatine ;* ce fait nous indique déjà entre le tissu conjonctif et le tissu osseux une parenté qui deviendra de plus en plus évidente par l'étude de la formation de l'os. Il est de plus probable que toute l'osséine de l'os n'a pas exactement la même constitution, les mêmes propriétés dans toutes les parties; en effet, par les acides et la coction, ou par l'action successive des acides, puis de la potasse, on peut isoler, comme nous l'avons dit précédemment à propos de la cellule osseuse de Virchow (p. 442), les ostéoplastes avec leurs canalicules primitifs, c'est-à-dire que la mince couche de substance osseuse, qui forme immédiatement la paroi de ces cavités, est de nature un peu différente que celle qui est abondamment répandue entre elles.

Osséine et gélatine.

Les *sels calcaires* divers, qui forment les cendres de l'os

sont les suivants : — phosphate de chaux tribasique (87 à 88 environ p. 100 de cendres d'os); — phosphate tribasique de magnésie (1,57); — carbonate de chaux (8 à 10); c'est par le fait de la présence de ce carbonate que l'os, quand on le décalcifie dans un acide dilué, fait effervescence, dégage des bulles d'acide carbonique; — fluorure de calcium (0,35); — et enfin chlorure de sodium (0,23). Énumération des sels calcaires.

Osséine et sels calcaires sont intimement combinés, mélangés pour mieux dire, mais ne forment pas un composé chimiquement défini, c'est-à-dire à composition invariable. En effet, la proportion de ces deux ordres de substances varie légèrement avec l'âge (les os du vieillard sont un peu plus riches en sels calcaires) et suivant les os considérés (ceux du crâne sont plus calcaires que les vertèbres); d'autre part, le régime influe sur la composition des os, et, par une alimentation spéciale, on peut substituer un sel à un autre; c'est ainsi qu'en donnant à des animaux une nourriture pauvre en sels de chaux, mais riche en sels de magnésie, on a pu obtenir des os, qui, tout en conservant les caractères normaux, contenaient des sels où une partie de la chaux était remplacée par de la magnésie. Mélange ou combinaison ?

2° STRUCTURE DES OS

Nous venons d'étudier les éléments du tissu osseux tels qu'on les rencontre sur une très mince lamelle de l'os ethmoïde par exemple : dans ces conditions, ce tissu ne contient pas de vaisseaux; mais dès qu'il forme des masses un peu plus épaisses, il est parcouru par des artérioles ou des capillaires et présente à cet effet des conduits creusés dans sa substance et qu'on nomme *canaux de Havers* (*a*, fig. 201; — *c*, *c*, *c*, fig. 202). L'examen de ces canaux de Havers et des dispositions qu'ils déterminent dans le tissu osseux environnant doit être le premier pas dans l'étude de la *structure* compliquée d'un os entier. Canaux vasculaires; point de départ de l'étude de la structure d'une masse osseuse.

Canaux de Havers, systèmes de Havers. — Les canaux de Havers, du nom de l'anatomiste anglais qui les découvrit vers 1734, sont des canaux en général cylindriques,

larges de 1 à 2 dixièmes de millimètre, creusés comme à l'emporte-pièce dans la substance osseuse qu'ils parcourent en s'anastomosant (fig. 201). Ils contiennent chacun un ou deux capillaires sanguins, et souvent quelques éléments de la moelle osseuse; en effet, ils s'ouvrent à la surface de l'os, sous le périoste, pour recevoir les vaisseaux de celui-ci, et, d'autre part, ils s'ouvrent dans les grandes cavités centrales de l'os, dans le canal médullaire. Sur une coupe d'os, ces canaux peuvent être sectionnés : soit parallèlement à leur direction; on les voit alors dessiner dans le tissu osseux un large réseau à mailles plus ou moins régulièrement losangiques (fig. 201); soit perpendiculairement à leur axe : ils se présentent alors comme des orifices arrondis semés de distance en distance (fig. 202).

Canaux vasculaires de Havers.

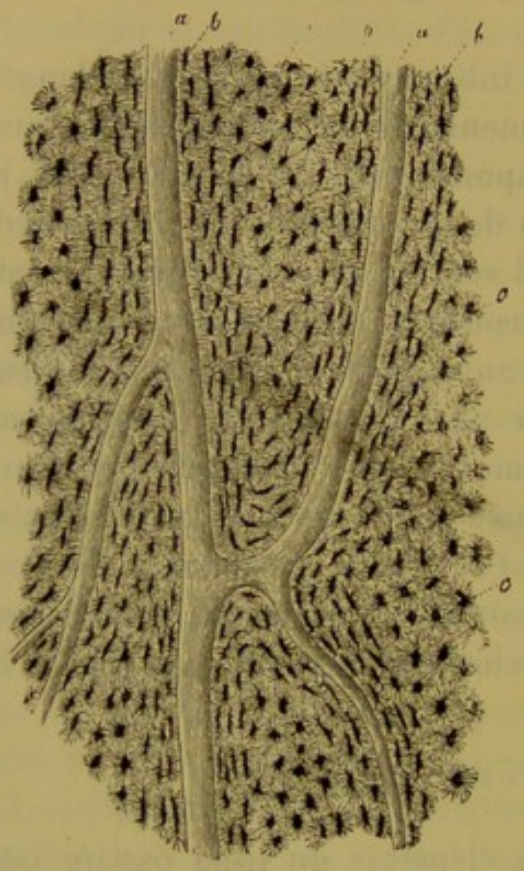


Fig. 201. — Tranche prise sur la diaphyse du fémur de l'homme; coupe longitudinale (parallèle à l'axe de l'os).

a. Canaux de Havers. — *b*. Ostéoplastes vus de profil (appartenant aux lamelles dites systèmes de Havers). — *c*. Ostéoplastes vus de face, et appartenant en général à des systèmes intermédiaires. — Grossissement de 500 diamètres.

C'est sur ces coupes, où les *canaux de Havers* sont vus en section transversale (fig. 202), qu'on observe les dispositions particulières de la substance osseuse par rapport à ces canaux. Les ostéoplastes ne sont pas jetés au hasard, mais disposés en rangées concentriques autour de la lumière du canal de Havers, de telle sorte que les corps même des ostéoplastes d'une même rangée dessinent, par leur ensemble, une série de cercles, dont le plus petit est celui qui est le plus près du canal, et que les prolongements ou canalicules primitifs marchent, au moins pour le plus grand nombre, dans le sens des rayons de ces

Ostéoplastes en rangées concentriques.

cercles (fig. 203). On remarque, de plus, que la substance osseuse, dans laquelle sont ces ostéoplastes, n'a pas un aspect homogène ; elle est divisée en lamelles, qui sont également concentriques à l'orifice du canal de Havers (fig. 202). Ces lamelles ont une épaisseur de 5 à 11 μ ; les ostéoplastes sont disposés en général dans leur couche moyenne, parallèlement au plan des lamelles, c'est-à-dire que ces ostéoplastes, de forme lenticulaire, apparaissent fusiformes sur les coupes, et que le grand axe du fuseau est dirigé dans le sens même du plan de la lamelle. Il y a, autour d'un canal de Havers, de 5 à 10 lamelles ainsi successivement emboîtées les unes dans les autres, et il y a par suite un pareil nombre de rangées concentriques d'ostéoplastes (fig. 202). On donne le nom de *système de Havers* à l'ensemble des lamelles osseuses qui entourent un canal de même nom, et on voit ainsi plusieurs systèmes de Havers disposés côte à côte (*c*, *c*, fig. 202).

Lamelles osseuses.

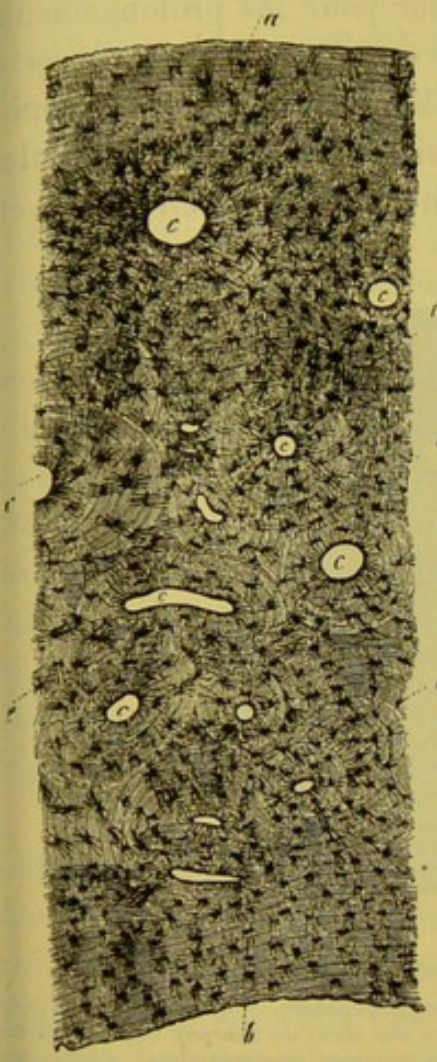


Fig. 202. — Fragment d'une coupe de métacarpien de l'homme, faite perpendiculairement à l'axe de la diaphyse.

a. Surface extérieure de l'os, formée par le système de lamelles périphériques. — *b*. Surface intérieure, circonscrivant la cavité médullaire, et formée par le système de lamelles périmédullaires. — c, c, c. Coupes transversales de canaux de Havers entourés de leurs systèmes de lamelles. — *d*. Systèmes intermédiaires. — *e*. Ostéoplastes avec leurs canalicules.

Après avoir défini un *système de Havers*, il faut examiner les rapports des canalicules primitifs (des ostéoplastes) entre eux et avec les lamelles ; nous allons voir par là que chaque système de Havers forme un territoire indépendant. En effet, parmi les canalicules primitifs, il faut distinguer ceux qui partent des extrémités du corps fusiforme figuré par l'ostéoplaste, et ceux qui partent de ses

Indépendance des systèmes de Havers.

Connexions des canalicules primitifs.

deux faces (fig. 203) : les premiers se dirigent parallèlement aux lamelles, mais bientôt se bifurquent et leurs branches prennent la direction que nous allons indiquer pour les prolongements qui partent des faces. Ces derniers en effet traversent perpendiculairement la lamelle (trajet radié) et vont, par leurs ramifications, s'anastomoser avec les ramifications des canalicules primitifs des ostéoplastes appartenant, soit à la lamelle placée en

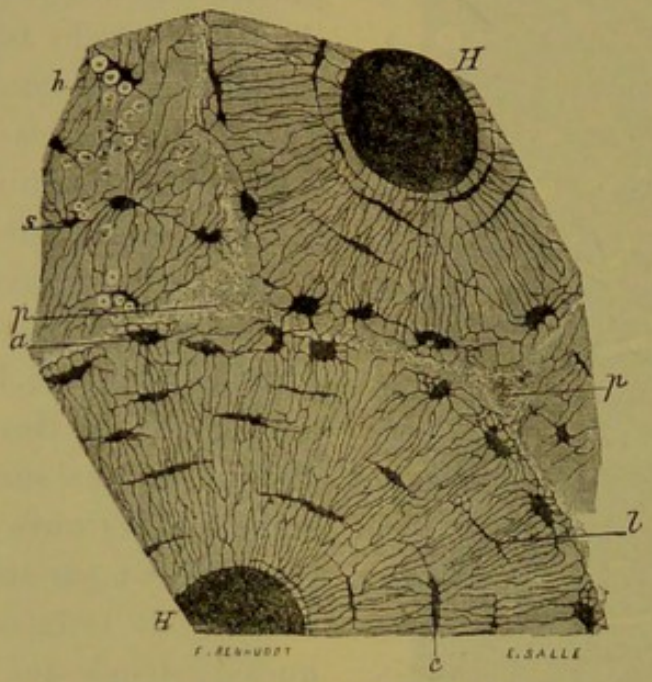


Fig. 203. — Coupe transversale de la diaphyse du fémur de l'homme.

H. Canaux de Havers. — c. Ostéoplastes. — *b*. Confluent lacunaire. — *a*. Ostéoplaste à *canalicules récurrents*. — *s*. Système intermédiaire avec des fibres de Sharpey fines et coupées en travers (*h*). — *p*. Grosses fibres de Sharpey des systèmes intermédiaires. — Grossissement de $\frac{1}{300}$ fois (Ranvier).

dedans, soit à la lamelle placée en dehors de celle considérée (fig. 203). Pour la lamelle la plus interne, qui limite elle-même directement le canal de Havers, les canalicules primitifs partant de la face interne de ses ostéoplastes vont s'ouvrir dans le canal de Havers lui-même (H, fig. 203). Pour la lamelle la plus externe du système, les canalicules primitifs qui partent de la face externe de ses ostéoplastes (*a*, fig. 203)) présentent une disposition toute particulière, découverte par Ranvier, et qui leur a fait donner le nom de *canalicules récurrents;* en effet, après s'être dirigés radiairement vers la limite extérieure du système de Havers, au moment d'atteindre cette limite et d'en sortir,

Canalicules récurrents.

ils se recourbent brusquement, revenant sur eux-mêmes, pour s'anastomoser avec des canalicules de leur propre système, et jamais, ou presque jamais, avec les canalicules de lames voisines mais n'appartenant pas au système de Havers en question[1].

On voit donc que, par ces dispositions des canalicules, c'est-à-dire, en définitive, des prolongements des cellules osseuses protoplasmiques, un système de Havers est parcouru par un réseau qui part du canal de Havers, parcourt radiairement tout le système de Havers, en présentant des nœuds qui correspondent au corps des cellules osseuses, et se termine à la périphérie du système de Havers sans en sortir. Le système de Havers constitue donc un *territoire cellulaire* parfaitement indépendant, et dont les cellules sont liées les unes aux autres. Puisque le canal de Havers renferme le capillaire qui apporte les matériaux de nutrition, on conçoit donc que ces matériaux sont puisés, par les prolongements internes des cellules osseuses de la lamelle interne, et passent ainsi, de cellules à cellules, jusque dans la lamelle la plus externe. Voies de nutrition.

Lamelles osseuses. — Après avoir établi la disposition des ostéoplastes ou des cellules osseuses et de leurs prolongements dans un système de Havers, système dont la connaissance est un premier pas dans l'étude de la constitution des os, il nous faut revenir sur celle des lamelles osseuses, lesquelles représentent la forme élémentaire du tissu osseux. A quoi est due cette disposition en lamelles? Pourquoi le tissu osseux, au lieu de se présenter comme le cartilage hyalin, sous la forme de masses de substance fondamentale plus ou moins volumineuses avec cellules jetées presque sans ordre dans son intérieur, affecte-t-il cette disposition en lamelles contenant chacune sa rangée régulière de cellules osseuses? C'est que le tissu osseux se forme par *couches successives*, parce que les cellules, qui ont pour fonction de secréter la substance fondamentale, sont elles-mêmes disposées par couches, et par suite élaborent cette substance par stratifications successives ou lamelles, dont chacune Le tissu osseux est essentiellement stratifié.

1. Ranvier, *Des préparations du tissu osseux avec le bleu d'aniline insoluble dans l'eau, soluble dans l'alcool* (Archives de physiologie, 1875).

correspond à une rangée de cellules. C'est ce que nous verrons en étudiant l'ossification (fig. 211, p. 469).

Stratification en *lamelles*.

Mais ceci ne nous explique pas que ces couches demeurent distinctes les unes des autres (fig. 211) et que, au lieu de se fusionner en une masse d'aspect homogène, elles figurent des lamelles. La solution de ce problème est actuellement peu avancée, et c'est une des questions les plus délicates de l'histoire du tissu osseux. Il en est de ces couches concentriques comme de celles que présente un grain d'amidon ; elles correspondent

Fig. 204. — Coupe transversale de la diaphyse du fémur de l'homme, examinée à la lumière polarisée. — Grossissement de 80 diamètres (Ranvier).

sans doute à des stratifications de substance moins condensée avec interposition de substance plus condensée. Le fait est qu'un système de Havers présente, à la lumière polarisée (fig. 204), exactement la même image (croix de polarisation) qu'un grain d'amidon dans les mêmes conditions (fig. 205).

Aspect à la lumière polarisée.

Mais, dans les lamelles osseuses, cette stratification paraît se traduire par des dispositions encore plus spéciales ; dans une coupe montée au baume de Canada en solution, ou maintenu liquide par la chaleur, de manière que les canalicules primitifs ne se dessinent plus (ci-dessus p. 441), on constate que les lamelles osseuses paraissent homogènes, mais que la zone interposée entre elles est striée (*i*, fig. 206), comme formée de

petits ponts de substance réunissant deux couches homogènes; et, si on compare une coupe perpendiculaire à un canal de Havers avec une coupe qui lui est parallèle (fig. 206, A et B), on constate que la zone homogène dans un cas devient la zone striée dans l'autre, et inversement. On en conclut que la substance fondamentale serait disposée en fibrilles, et que, d'une couche à l'autre, ces fibrilles sont réciproquement perpendiculaire; mais cette interprétation est encore contestée (Ranvier) et les dispositions qui lui ont donné lieu demandent de nouvelles études.

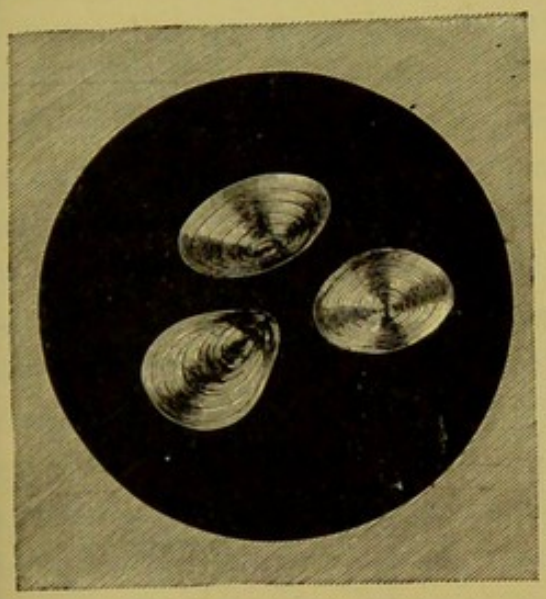


Fig. 205. — Grains (à couches concentriques) de fécule de pomme de terre examinés à la lumière polarisée.

Divers systèmes de lamelles osseuses (*systèmes intermédiaires*, etc.). — Certains os, de petit volume et d'architecture peu compliquée, sont formés par un seul système de Havers; ainsi se présente, sur une coupe transversale, le corps du fémur d'une grenouille : le canal central médullaire représente un énorme canal de Havers, et autour de ce canal sont des lamelles osseuses concentriques. On a donc pu dire qu'un système de Havers est un *os élémentaire*. Mais les choses sont autrement compliquées chez les vertébrés supérieurs, pour les os volumineux (*os composés*) : d'innombrables systèmes de Havers se combinent et sont réunis entre eux par des systèmes de lamelles d'un autre ordre.

Notion de l'os élémentaire, et de l'os composé.

Pour analyser cette constitution lamellaire complexe de l'ensemble d'un os, nous devons d'abord rappeler que la substance osseuse présente, à l'œil nu, deux dispositions différentes, dites *substance spongieuse* et *substance compacte*.

La *substance* ou *tissu spongieux* a l'aspect d'une éponge, c'est-à-dire est creusé de cavités (aréoles ou alvéoles) de formes

Substance spongieuse et ses aréoles.

et de dimensions très diverses (depuis le volume d'une toute petite tête d'épingle jusqu'à celui d'un gros pois et même d'une noisette), renfermant de la moelle osseuse et circonscrites par des travées et des lames de tissu osseux anastomosées dans tous les sens; la masse des os courts, et les épiphyses des os longs sont formées par cette substance osseuse spongieuse.

Substance compacte.

La *substance compacte* au contraire paraît, à l'œil nu, parfai-

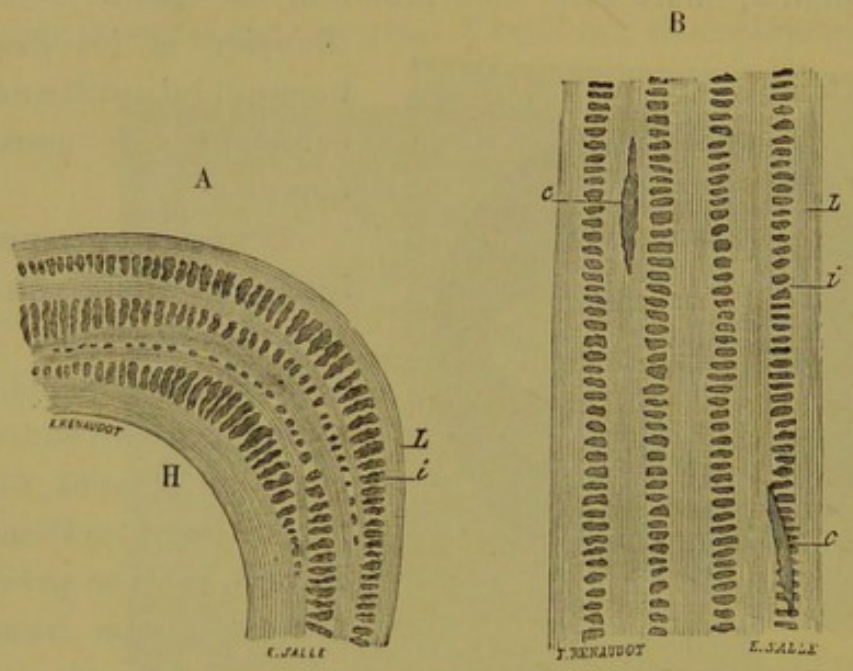


Fig. 206. — Coupes de la diaphyse du fémur de l'homme, faites sur l'os sec et maintenues dans le baume, fondu par la chaleur, jusqu'à infiltration des canicules.

A. Coupe transversale. — B. Coupe longitudinale. — H. Canal de Havers. — L. Lamelles homogènes. — *i*. Lamelles striées. — c. Corpuscules osseux (ostéoplastes, dont les prolongements ne sont pas visibles, vu le mode de préparation). — Grossissement de 600 diamètres (Ranvier).

tement homogène, très dure, d'une couleur blanche uniforme sur l'os sec; elle constitue la diaphyse des os longs (forme toute l'épaisseur d'os interposée entre le canal médullaire et la surface externe), ainsi que la couche superficielle de leurs épiphyses et l'écorce dure des os courts. Autrefois on pensait que ces aspects différents tenaient à une composition différente, et c'est pourquoi on employait les expressions de *tissu osseux compacte* et de *tissu osseux spongieux*. L'analyse microscopique a montré que dans les deux cas le tissu osseux est le même : ce sont toujours des lamelles osseuses avec leurs ostéoplastes; ces

Ces deux substances sont deux formes d'un *même tissu*.

lamelles sont groupées en systèmes de Havers ; mais la disposition de ces systèmes entre eux et avec d'autres systèmes de lamelles varie selon que le tissu est disposé sous la forme compacte ou sous la forme spongieuse.

Lamelles de la substance spongieuse.

Dans la *forme spongieuse*, les travées et cloisons qui circonscrivent les alvéoles sont formées, si elles sont très minces, de lamelles osseuses disposées concentriquement à la cavité alvéolaire. Celle-ci se présente donc, sur une coupe, comme l'orifice d'un énorme canal de Havers, entouré de lamelles peu nombreuses ; et nous verrons en effet, par l'étude du développement de l'os, qu'une large cavité alvéolaire, en se rétrécissant par apposition sur ses parois de nouvelles couches de lamelles osseuses, se transforme en un véritable canal de Havers (étroit, avec nombreuses lamelles concentriques). Si les travées et cloisons sont plus épaisses, elles renferment dans leur intérieur des canaux de Havers, avec leurs systèmes propres de lamelles : la disposition d'ensemble est donc en somme encore assez simple : le centre de la lame ou cloison est occupé par des *systèmes de Havers*, et sur ses deux faces sont des couches de lamelles osseuses qui, étant coordonnées par rapport à la cavité de l'alvéole plein de moelle osseuse, peuvent recevoir le nom de *systèmes médullaires*.

Lamelles de la substance compacte.

Les dispositions sont beaucoup plus complexes dans la *forme compacte;* nous l'étudierons d'abord sur la diaphyse d'un os long; cette paroi compacte du canal médullaire est parcourue par de nombreux canaux de Havers, dirigés parallèlement à l'axe de l'os et réunis par des anastomoses transversales et obliques. C'est sur une coupe perpendiculaire à l'axe de l'os qu'on se rend le mieux compte des dispositions du tissu osseux (fig. 202, p. 447). Les canaux de Havers se présentent sous la forme d'orifices circulaires (*c*, *c*, fig. 202), autour de chacun desquels sont disposées les lamelles concentriques dont l'ensemble constitue un système de Havers (p. 447). Mais les divers systèmes de Havers ne se touchent que sur quelques points; vu leur forme cylindrique (circulaire ou ovalaire sur la coupe), ils sont tangents les uns aux autres par leurs limites externes, et laissent entre eux des espaces triangulaires et po-

lygonaux (*d*, fig. 202; *s* et *p*, fig. 203); de plus, ils sont souvent assez éloignés l'un de l'autre. Dans ces espaces sont disposées des lamelles osseuses multiples, superposées et décrivant des courbes en arc, c'est-à-dire ne figurant jamais des cercles complets; c'est ce qu'on appelle les *systèmes intermédiaires;* ils comblent tous les intervalles entre les systèmes haversiens (fig. 202 et 203); de là l'aspect compacte de l'os.

Systèmes intermédiaires (inter-haversiens).

De plus, à la surface de l'os, ses parties les plus superficielles sont formées par des couches de lamelles superposées, concentriquement à l'axe du corps de l'os, couches très étendues, continues, c'est-à-dire dont chacune fait presque le tour complet de la diaphyse; c'est le *système des lamelles périphériques* (système périphérique, système externe, système périostique; *a*, fig. 202). Enfin une disposition semblable se retrouve à la limite interne du tissu compacte, du côté de la cavité médullaire : là sont également des couches de lamelles osseuses superposées concentriquement à l'axe du corps de l'os, à la cavité médullaire; c'est le *système périmédullaire* (*b*, fig. 202). On désigne quelquefois l'ensemble des systèmes périphérique et médullaire sous le nom de *systèmes fondamentaux externe et interne*, dénomination qui n'a pas grande portée, car ces systèmes, de par leur développement, n'ont rien de plus fondamental que les systèmes haversiens et les systèmes intermédiaires. Nous verrons en effet que l'étude de l'ossification rend compte de la formation de tous ces systèmes, que chacun d'eux a sa raison d'être, et que leur apparition et leur distribution sont soumises à des lois rigoureuses.

Système périostique et périmédullaire.

Comme, ainsi qu'il résulte de l'étude d'une coupe transversale (perpendiculaire à l'axe de l'os) de la substance compacte diaphysaire, tous ces systèmes forment des cylindres ou des portions de cylindres parallèles à l'axe de l'os, il en résulte que ces systèmes, si distincts sur la coupe transversale (fig. 202), ne le sont presque pas sur une coupe longitudinale (fig. 201); alors les lamelles des divers systèmes se présentent toutes longitudinalement disposées, il n'y a d'exception que pour les canaux anastomotiques de Havers; ceux-ci peuvent être coupés transversalement, et alors on voit autour de chacun

Ces systèmes sont bien distincts sur les coupes transversales.

d'eux le système de lames haversiennes qui lui est propre.

Nous avons dit que sur les os courts et sur les épiphyses des os longs, parties toutes composées de formations spongieuses, on trouve cependant une *écorce de substance compacte;* cette écorce compacte renferme des systèmes de Havers, disposés sans ordre fixe, et un système périphérique très mince; il n'y a pas de système médullaire, ou plutôt il y en a des séries représentées par les lamelles disposées concentriquement à la cavité de chaque aréole. — Les os plats ou os larges (omoplate) sont constitués comme des os courts étalés en surface; dans leur partie moyenne est une couche spongieuse dite *diploé;* sur chaque face est une couche de substance compacte (*tables* de l'os) composée de systèmes de Havers orientés parallèlement à la surface de l'os, et d'un système périphérique (périostique) très mince.

Cas des os cours et des os plats.

Fibres de Sharpey. — La constitution déjà si complexe de l'os est encore compliquée par la présence de petits faisceaux d'éléments conjonctifs, qui, sur la coupe de l'os, se montrent sous la forme de fibres réfringentes pâles (*h*, fig. 203), de diamètre très variable (2 à 30 μ), au milieu des lamelles osseuses qu'elles traversent ou dont elles suivent la direction. L'anatomiste anglais Sharpey, qui les découvrit en 1867, les vit partir du périoste, entrer dans le système des lamelles périphériques, et leur donna le nom de *fibres perforantes;* on les appelle aujourd'hui *fibres de Sharpey*, et on a reconnu qu'elles existent non seulement dans les lamelles du système périphérique (périostique), mais encore dans les sytèmes intermédiaires, ou au moins dans un grand nombre d'entre eux (fig. 203); par contre, on n'en trouve jamais dans les systèmes de Havers, ni dans le système périmédullaire.

Fibres perforantes périostiques.

Cette distribution rigoureuse a sa raison d'être. Ces fibres émanent du périoste; or, en étudiant le développement des os, nous verrons que certains systèmes intermédiaires et le système périphérique (dit périostique) sont les seuls formés par le périoste, les seuls par suite qui peuvent en présenter les éléments. Comme le périoste, variété de tissu conjonctive, renferme des fibres élastiques et des faisceaux conjonctifs, on peut retrouver dans les systèmes sus-indiqués ces deux ordres d'éléments fibreux; mais c'est surtout aux faisceaux conjonctifs,

Leur répartition.

plus nombreux, plus constants, qu'on donne le nom de fibres de Sharpey. Elles parcourent (S, fig. 207) dans tous les sens les systèmes périphériques et intermédiaires, formant parfois des réseaux élégants, bien développés surtout dans les os qui sont uniquement d'origine périostique, comme les os de la voûte du crâne (fig. 207). Les ostéoplastes que ces fibres rencontrent dans leur trajet ont toujours relativement à elles des dispositions spéciales; ils sont placés entre ces fibres, n'empiétant jamais sur elles; leurs canalicules primitifs ne les pénètrent jamais, mais les contournent et s'anastomosent autour d'elles sans les pénétrer.

Les canalicules des ostéoplastes ne pénètrent pas ces fibres.

Il semble donc qu'une fibre de Sharpey est un élément étranger à l'os, qui a été englobé en lui pendant sa formation; en réalité, les dispositions se réduisent à dire que les cellules osseuses affectent avec ces fibres les mêmes rapports que les cellules du tissu conjonctif avec les faisceaux de fibrilles conjonctives (p. 349); elles sont placées à leur surface et ne les pénètrent pas.

Faisceaux conjonctifs calcifiés.

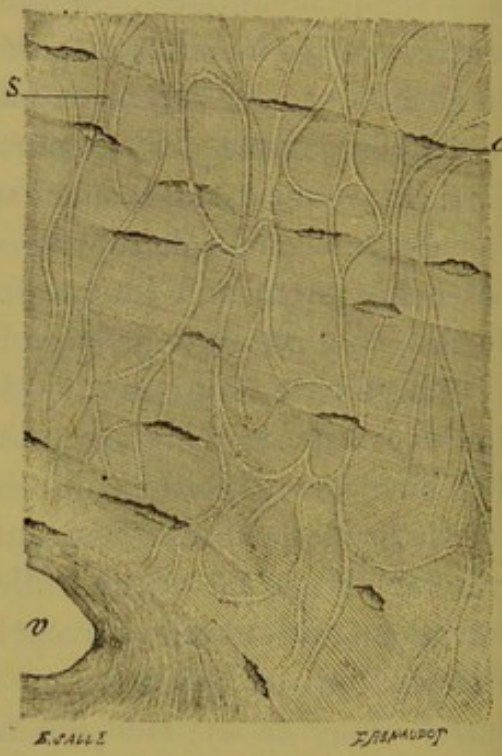


Fig. 207. — Fibres de Sharpey; coupe transversale du frontal du chien adulte faite sur l'os sec, puis décalcifiée par l'acide chlorhydrique.

S. Fibres de Sharpey. — *c*. Ostéoplaste. — *v*. Canal de Havers entouré d'un système de lamelles où ne pénètrent pas les fibres de Sharpey. — Grossissement de 400 diamètre (Ranvier).

Cependant ces fibres de Sharpey sont calcifiées, infiltrées de sels calcaires, mais cette calcification n'est pas toujours complète; il est des fibres de Sharpey qui apparaissent nettement comme des faisceaux de fibrilles conjonctives et dont les couches superficielles sont seules calcifiées. L'étude de l'ossification nous rendra compte de toutes ces particularités. Pour le moment, la présence dans l'os des fibres de Sharpey doit nous amener à étudier le *périoste*, qui est à la surface des os. Nous

ferons suivre cette étude de celle de la *moelle*, qui occupe les cavités intérieures de l'os.

3° MOELLE ET PÉRIOSTE

Périoste. — *Le périoste* est une membrane fibreuse (tissu conjonctif) qui entoure les os ; au niveau des articulations elle se continue, par la capsule articulaire, d'un os à l'autre, de sorte que tout le squelette est enveloppé dans une gaine fibreuse. De même que, jusqu'ici, en étudiant le tissu osseux, nous n'avons fait allusion qu'à l'os adulte, ayant achevé son accroissement et subi les nombreux remaniements qui caractérisent sa formation, de même nous ne parlerons ici que du périoste de cet os adulte, le périoste de l'os en croissance présentant des particularités importantes que nous signalerons sans doute dès maintenant, mais dont nous ferons l'étude avec celle de l'ossification (p. 480).

Périoste de l'os adulte.

L'*épaisseur* du périoste est d'environ 1 millimètre sur la diaphyse des os longs ; elle atteint 2 et même 3 millimètres sur les épiphyses et sur les os courts. — Sa *face externe* se continue avec le tissu cellulaire lâche ambiant ; mais parfois ce tissu cellulaire manque, et le périoste se confond par exemple avec le derme ou chorion d'une muqueuse (voûte palatine, fosses nasales), ou avec les aponévroses et les tendons qui s'insèrent sur l'os. — La *face interne* adhère intimement à l'os, plus sur les épiphyses et sur les os courts que sur la diaphyse des os longs ; elle adhère très fort là où a lieu une insertion tendineuse. Cette adhérence est due aux *fibres de Sharpey*, c'est-à-dire à des faisceaux conjonctifs qui, obliques et recourbés en arcades (*fibres arciformes* de Ranvier), quittent le périoste pour pénétrer dans l'os. A cet égard, le périoste se comporte, vis-à-vis de l'os, comme le périchondre vis-à-vis du cartilage (p. 432).

Dispositions du périoste.

La *composition* du périoste comprend deux couches, toutes deux de tissu conjonctif, mais dont les éléments sont dans des proportions et des dispositions un peu différentes. — La *couche externe* est formée de faisceaux conjonctifs volumineux, assez semblables à ceux des tendons (p. 398), et généralement disposés

Composition du périoste (deux couches).

parallèlement les uns aux autres. Entre ces faisceaux sont des fibres élastiques, grosses, mais peu nombreuses, formant un réseau à mailles allongées, et, cela va sans dire, des cellules plates du tissu conjonctif. — La *couche interne*, qui n'est pas séparée de la précédente par une ligne nette, mais à laquelle on arrive par des transitions graduées, est formée de faisceaux conjonctifs plus fins, et de fibres élastiques plus minces et plus nombreuses, dessinant des réseaux plus serrés ; la disposition des faisceaux conjonctifs n'est plus si régulière ; il y en a d'obliques, et c'est de ces derniers que se détachent les fibres arciformes qui deviennent, dans l'os, fibres de Sharpey. Des cellules du tissu conjonctif sont disposées entre ces éléments ; elles sont un peu plus nombreuses dans cette couche interne que dans la couche externe, et, à la limite de l'os et du périchondre, elles forment une couche plus ou moins complète d'éléments cellulaires qui peuvent être considérés comme appartenant en partie d'un côté à l'os, de l'autre au périoste ; en effet ces cellules sont d'une part appliquées sur les faisceaux conjonctifs les plus profonds, les enveloppent d'expansions en ailes (voir p. 400), tandis que, d'autre part, de leur face interne, elles émettent des prolongements ramifiés, qui pénètrent dans l'os et y sont inclus dans des canalicules primitifs semblables à ceux des ostéoplastes.

C'est précisément sur cette couche la plus interne, sur cette rangée de cellules intermédiaires au périoste et à l'os, que portent les différences essentielles entre le périoste de l'os achevé et le périoste de l'os en voie de formation ou de croissance. Dans celui-ci, il y a, entre l'os et le périoste, une série de couches de jeunes cellules, c'est-à-dire de cellules réduites à une masse sphérique ou ovalaire de protoplasma avec un noyau, cellules dites *ostéoblaste* (voy. ci-après), qui président activement à la formation de l'os, en élaborant de la substance osseuse fondamentale et en se transformant elles-mêmes en cellules osseuses. C'est la *couche ostéogène* (Ollier) ; comme ces jeunes cellules ressemblent aux éléments de la moelle osseuse, on a aussi donné à cette couche le nom de *moelle sous-périostique* (nous en ferons l'étude ci-après : chap. XXIII). Mais

Périoste de l'os jeune.

Couche ostéogène.

chez l'adulte, la couche ostéogène n'existe plus; le périoste est devenu stérile, incapable de produire de l'os.

Le périoste est riche en *vaisseaux* et en *nerfs*. — Ses vaisseaux sont destinés à l'os, dans lequel ils pénètrent, en se plaçant dans les canaux de Havers, par les petits trous qu'on voit à sa surface et qui sont les origines de canaux de Havers (les trous plus volumineux, connus en anatomie descriptive sous le nom de trous *nourriciers*, donnent passage aux vaisseaux relativement volumineux qui sont destinés principalement à la moelle); le périoste est donc la membrane nourricière de l'os; il y a *nécrose*, c'est-à-dire mort, de toute portion d'os dépouillée de son périoste. — Les nerfs sont pour la plupart accolés aux vaisseaux dont ils sont les vaso-moteurs; il en est cependant qui appartiennent au périoste lui-même, puisque cette membrane est douée d'un certain degré de sensibilité. Vaisseaux et nerfs du périoste.

Moelle. — La *moelle osseuse* est un tissu mou, pulpeux, qui remplit les cavités intérieures des os, c'est-à-dire aussi bien les alvéoles du tissu spongieux (épiphyses et os courts) que le canal médullaire central des os longs. En nous bornant ici, comme précédemment, à ne parler que du squelette de l'adulte, nous devons dire que la moelle présente, selon les diverses espèces de cavités qu'elle occupe, des aspects différents, qui ont fait distinguer, depuis longtemps : la *moelle rouge* ou *fœtale*, qui occupe toutes les cavités osseuses chez le fœtus et qui chez l'adulte se retrouve dans les alvéoles de certains os spongieux (sternum, côtes, etc.); la *moelle jaune* ou *graisseuse*, qui existe dans la plupart des os de l'adulte et notamment dans le canal médullaire de la diaphyse des os longs; et enfin la *moelle gélatineuse*, qui se trouve dans les os du crâne et de la face des mammifères et dans presque tous les os des rongeurs. Ces diverses espèces de moelles sont constituées par les mêmes éléments, mais dans des proportions différentes. Trois espèces de moelles osseuses.

1° *Éléments de la moelle.* — La moelle des os est un tissu conjonctif particulier, caractérisé par sa pauvreté en éléments fibrillaires, par sa richesse en éléments cellulaires (cellules conjonctives, ostéoblastes, médullocelles, cellules adipeuses), et surtout par les transformations ou évolutions spéciales et Tissu conjonctif spécial.

compliquées que présentent ces éléments (cellules rouges hématoblastiques, myéloplaxes); de plus, ce tissu est extrêmement riche en vaisseaux sanguins; c'est par l'étude de ceux-ci que nous commencerons.

Grande richesse vasculaire.

Les *vaisseaux sanguins* de la moelle viennent des artères du périoste, lesquelles fournissent deux ordres de ramification, les unes se distribuant immédiatement dans la substance compacte en suivant les canaux de Havers (p. 459), les autres traversant la substance compacte pour arriver dans les cavités médullaires; le type le plus net de ce second ordre est représenté par l'artère dite nourricière, qui, suivant le *canal nourricier* de l'os, arrive directement dans le canal médullaire des os longs et s'y ramifie. Aux artérioles ainsi produites succèdent des capillaires qui, après des trajets très sinueux, se continuent avec les veinules.

Très larges capillaires.

Ce sont ces capillaires qui seuls doivent nous occuper, qui seuls ont des rapports intimes avec les autres éléments du tissu médullaire. Ces capillaires sont énormes; presque aussitôt après avoir succédé aux artérioles, ils se dilatent irrégulièrement au point de présenter par places un diamètre de 1 millimètre et plus; aussi quelques auteurs leur donnent-ils le nom de *veines* ou *sinus veineux;* mais ces vaisseaux n'ont pour parois qu'une couche de cellules endothéliales (voir p. 97); ce sont donc bien des capillaires; cependant, pour rappeler et leur constitution simple et leur calibre, on les appelle *capillaires veineux*. Leur paroi endothéliale est si mince qu'elle a été niée par quelques auteurs, d'après lesquels le sang circulerait dans de simples lacunes creusées entre les éléments de la moelle. Des recherches plus précises ont montré que l'endothélium existe parfaitement, mais n'est pas complet; c'est-à-dire que le capillaire veineux est un vaisseau distinct, mais que sa paroi présente par place des solutions de continuité plus ou moins étendues (van der Stricht). On comprend donc que les éléments du sang puissent facilement se répandre dans la moelle, et que certains éléments de la moelle, subissant une évolution spéciale, puissent entrer dans le sang. Du reste, quand même ces solutions de continuité n'existeraient pas, ces passages seraient également possibles, pour des éléments cellulaires amiboïdes,

Avec parois incomplètes.

tant est mince la paroi endothéliale de ces capillaires veineux.

La *trame de tissu conjonctif* qui soutient les capillaires est très rudimentaire, même dans la moelle la plus adulte; c'est du tissu conjonctif resté à l'état embryonnaire, muqueux (p. 395), ne présentant, comme éléments figurés de sa substance fondamentale, que de très fins faisceaux de fibrilles conjonctives et jamais de fibres élastiques. Cette trame entoure les vaisseaux, se répand en fines travées parmi les autres éléments de la moelle, et se condense parfois à la périphérie de celle-ci, en une enveloppe délicate. Par contre, ce tissu conjonctif est très riche en cellules, qui sont, comme pour tout tissu conjonctif, des *cellules fixes* (à l'étude desquelles nous rattacherons les cellules adipeuses et les éléments dits *ostéoblastes*) et des *cellules migratrices* (*médullocelles*).

Éléments du tissu conjonctif.

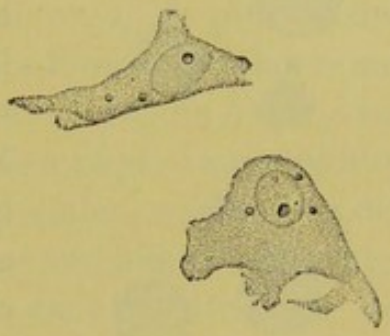


Fig. 208. — Deux cellules, dites *ostéoblastes*, isolées de l'extrémité supérieure du fémur d'un chien nouveau né. — Grossissement de 650 diamètres. — (Ranvier).

Les *cellules fixes* affectent rarement la forme de cellules plates, ou cellules typiques du tissu conjonctif adulte; elles sont le plus souvent à l'état embryonnaire, c'est-à-dire formées d'un corps protoplasmique arrondi ou ovale ou même anguleux, avec un noyau (fig. 208). Ce sont ces derniers éléments qui, dans un os en voie de formation, constituent presque à eux seuls la moelle, et sont connus, depuis les recherches de Gegenbaur (1864), sous le nom d'*ostéoblastes*[1]; nous avons déjà signalé leur présence à la face profonde du périoste des jeunes sujets (p. 458), et indiqué leur rôle; nous les étudierons avec détail à propos du processus de l'ossification. — Mais si les cellules fixes du tissu conjonctif de la moelle des os sont pour la plupart restées ou revenues à l'état embryonnaire, il en est aussi qui ont subi une évolution très fréquente dans les diverses espèces de tissu conjonctif, à savoir la transformation en *cellules adipeuses*. Nous avons étudié (p. 78 et 411) la constitution de

Ostéoblastes.

Cellules adipeuses.

1. Gegenbaur, *Ueber die Bildung des Knochengewebes* (Ienaische Zeitschrft, t. I, n° 1).

ces cellules adipeuses ; celles de la moelle ne diffèrent pas de celles qu'on rencontre dans le pannicule adipeux sous-cutané ; leur membrane d'enveloppe est très visible, ainsi que la couche de protoplasma qui entoure la goutte de graisse centrale.

Médullocelles (leucocytes).

Les *cellules migratrices* (ou *leucocytes*) sont des éléments que Robin, qui les vit le premier dans la moelle des os, décrivit sous le nom de *médullocelles*. Cet auteur en faisait des cellules spéciales, propres au tissu médullaire et n'ayant aucun rapport avec les leucocytes. Il est reconnu aujourd'hui que ce sont réellement des leucocytes, des globules blancs ou cellules lymphatiques, en un mot des cellules migratrices du tissu conjonctif. Mais, comme les globules blancs de la lymphe et du sang présentent de très grandes variétés (ci-après, 6e part., ch. XXXI), en rapport avec des évolutions et transformations particulières, les globules blancs de la moelle sont aussi très variables et on distingue en eux toutes les dispositions diverses que nous examinerons en faisant l'étude du sang et de la lymphe, et dont déjà, dans un instant, nous décrirons quelques-unes, relatives à certaines évolutions qui se font plus particulièrement dans la moelle osseuse. Pour le moment nous dirons, d'une manière générale, que ces cellules lymphatiques de la moelle, ou médullocelles, ont un diamètre très variable (fig. 209) ; que leur corps protoplasmique est plus ou moins granuleux ; que leur noyau n'est pas visible quand la cellule est vivante (E, H, I, fig. 209) ; mais que, après la mort de l'élément, et surtout après addition d'eau ou d'acide acétique dilué ou d'alcool au tiers, ce noyau devient très visible (D, K, F, fig. 209), mesurant de 6 à 8 μ en diamètre, tantôt sphérique, tantôt en boudin courbé (D), tantôt en bissac, tantôt même subdivisé en plusieurs noyaux (leucocytes polynucléés, ci-après, chap. XXXI). Observées à l'état vivant, dans les con-

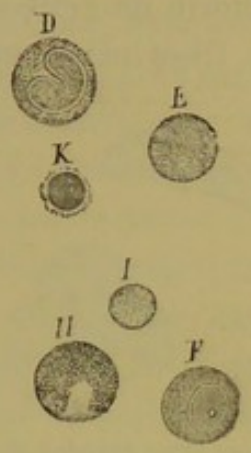


Fig. 209. — Divers aspects des cellules lymphatiques de la moelle du tibia du cochon d'Inde.

E, H, I. Examinées dans du sérum du sang. — D, K, F. Après l'action de l'alcool au tiers. — Grossissement de 650 diamètres (Ranvier).

Éléments amiboïdes.

ditions qui permettent de constater les mouvements du protoplasma (p. 35), ces cellules lymphatiques de la moelle présentent une activité amiboïde très grande, émettent des pseudopodes, se déplacent, ingèrent des particules placées à leur voisinage, etc. (p. 42). Ce sont donc bien des cellules migratrices.

Autres éléments cellulaires de la moelle. — Avec les diverses formes de cellules du tissu conjonctif (cellules plates fixes, ostéoblastes, cellulles adipeuses et cellules migratrices ou leucocytes, ou médullocelles) que nous venons d'énumérer, nous n'avons encore passé en revue que les éléments cellulaires les moins caractéristiques de la moelle, mais aussi les plus faciles à interpréter. Il nous reste à décrire des formes cellulaires sur l'interprétation desquelles les histologistes sont loin d'être d'accord ; mais une notion générale paraît bien acquise aujourd'hui, c'est que ces cellules, en apparence spéciales, ne sont que des transformations des éléments cellulaires sus-indiqués (cellules fixes et cellules migratrices), évoluant dans des directions diverses.

Évolutions diverses des éléments précédents.

Avant d'examiner les résultats de ces évolutions, fixons bien leurs points de départ. Nous savons, par l'étude générale du tissu conjonctif, que cellules fixes et cellules migratrices sont, malgré leurs grandes différences, des éléments cellulaires équivalents, puisqu'une cellule fixe peut se mobiliser en cellule migratrice, et qu'une cellule migratrice peut s'immobiliser et se fixer à l'état de cellule plate ; nous avons vu d'autre part que les ostéoblastes sont des cellules conjonctives à l'état embryonnaire, qui, par suite, peuvent représenter un leucocyte modifié, aussi bien que devenir elles-mêmes leucocytes. Ainsi, ostéoblastes, cellules ordinaires du tissu conjonctif, cellules lymphatiques de la moelle des os, étant des éléments équivalents, peuvent tous être le point de départ des formes cellulaires particulières que nous allons indiquer. C'est précisément ces équivalences, puis ces transformations et enfin ces origines multiples d'éléments ensuite bien différenciés, qui font la difficulté de l'étude de la moelle des os. Cette étude n'a encore jamais été faite d'une façon complète chez un même animal ; nous ne possédons que des fragments de notions empruntées les unes aux oiseaux, les autres

Équivalences, transformations, origines diverses des éléments.

à divers mammifères ; or, d'une espèce à l'autre, les transformations peuvent non seulement être un peu différentes, mais encore et surtout avoir pour point de départ dans un cas plus spécialement les cellules lymphatiques, dans un autre les ostéoblastes ou cellules conjonctives embryonnaires. Nous en donnerons un exemple facile à comprendre. Jusqu'à présent, nous n'avons vu évoluer en cellules adipeuses que les cellules embryonnaires du tissu conjonctif ; nous n'avons pas eu occasion de parler de globules blancs se transformant en véritables cellules adipeuses. Or ce fait paraît se produire dans la moelle des os ; on y surprend en effet toutes les formes de transition entre un leucocyte et une cellule adipeuse type ; on voit même des cellules adipeuses dont la couche protoplasmique renferme une couronne de trois ou quatre noyaux, c'est-à-dire des cellules adipeuses provenant de leucocytes polynucléés. Le fait n'a rien qui doive surprendre, puisque nous savons que cellule conjonctive, adulte ou embryonnaire, et globule blanc sont des éléments équivalents.

Évolution d'un leucocyte en cellule adipeuse.

Nous pouvons donc concevoir que les cellules particulières qu'il nous reste à décrire dans la moelle pourront provenir aussi bien de l'évolution des ostéoblastes que de celle des médullocelles par exemple, et que les contradictions entre les faits observés par divers auteurs, contradictions sur lesquelles nous éviterons d'insister, résultent de ce que chacun s'est trouvé en présence d'un cas différent, selon l'âge et l'espèce de l'animal observé.

Passant maintenant à l'étude des formes cellulaires les plus particulières de la moelle des os, nous dirons qu'elles peuvent se grouper en deux séries qui représentent des stades d'évolution vers deux types bien différents : d'une part, le *globule rouge du sang ;* d'autre part, les *myéloplaxes.*

Cellule rouge de la moelle (hématopoièse). C'est au chapitre qui traitera du sang (ci-après : *sixième partie*, chap. XXXIII) que nous parlerons de la production des globules rouges ; mais nous devons dès maintenant signaler le rôle *hématopoiétique* de la moelle des os, c'est-à-dire la présence, dans cettte moelle, de formes cellulaires qui aboutissent aux éléments figurés du sang,

ou globules rouges. Ce sont d'abord les *cellules rouges* de Neumann et Bizzozero, cellules dont le protoplasma est coloré par de l'hémoglobine; elles paraissent être des cellules lymphatiques, dont le protoplasma est devenu plus homogène, et le noyau moins visible; mais ces cellules de Neumann, malgré leur élaboration hémoglobique, ne se transforment pas directement en hématies; elles se multiplient activement par division, et ce sont seulement les éléments de seconde et troisième génération qui produisent des globules rouges, non par transformation directe, du moins chez les mammifères, mais par une sorte de bourgeonnement qui donne naissance aux hématoblastes, lesquels sont de jeunes globules rouges du sang (Voir : *sixième partie*).

Évolution hématoblastique, élaboration hémoglobique.

Myéloplaxes. Quant aux *myéloplaxes*, dont la découverte est due à Robin (1849)[1], ce sont d'énormes cellules formées par une large *plaque* de protoplasma (μυελος, moelle; πλάξ, plaque) avec plusieurs noyaux, et dites aussi *cellules à noyaux multiples* ou *cellules géantes* de la moelle (fig. 13, p. 51). Leur diamètre varie de 30 à 100 μ; leur forme n'a aucune fixité, mais elles sont en général aplaties, polygonales, avec des bords échancrés; leur protoplasma est finement granuleux. Les noyaux ovoïdes, longs en moyenne de 9 μ, brillants, munis de deux à trois nucléoles, sont au nombre de 5 à 20, et même plus, épars dans la lame protoplasmique ou rassemblés, dans son centre, où ils peuvent alors être superposés sur plusieurs plans.

Cellules géantes à noyaux multiples.

Les myéloplaxes ne paraissent pas présenter de mouvement amiboïdes. Ils résultent d'une évolution particulière des ostéoblastes, d'après les uns, des cellules lymphatiques de la moelle d'après les autres. Toujours est-il que, comme formes intermédiaires, on trouve dans la moelle de nombreux éléments connus sous le nom de *cellules à noyaux bourgeonnants* (Bizzozero); elles sont de dimensions variables; les plus petites sont un peu plus grandes que les cellules lymphatiques, et possèdent un seul noyau bosselé, bourgeonnant, ou plusieurs noyaux reliés entre

Leurs origines (leucocytes et cellules à noyaux bourgeonnants).

1. Robin, *Mémoire sur l'existence de deux espèces d'éléments anatomiques qui se trouvent dans le canal médullaire des os* (Compt. Rend. et Mémoires de la Soc. de Biologie, oct. 1849, p. 149).

eux comme les éléments d'une chaîne ; ce sont sans doute des globules blancs devenus plus volumineux, car nous avons vu que certains globules blancs de la moelle ont un noyau en boudin avec des renflements bosselés, et que certains autres paraissent polynucléés.

Toujours est-il que ces cellules à noyau bourgeonnant ont perdu la propriété de se mouvoir par amiboïsme ; de plus, elles se multiplient non par division directe ou acinétique, comme les globules blancs, mais par division indirecte ou caryocinèse ; aussi quelques auteurs les font-ils provenir d'une transformation des ostéoblastes. Nous savons que ces deux interprétations ne doivent pas s'exclure. En tout cas, Van der Stricht a pu suivre toutes les phases de passage des globules blancs aux cellules à noyaux bourgeonnants (fig. 210). Les plus volumineuses de celles-ci présentent plusieurs noyaux bien distincts, qui peuvent être placés à une certaine distance, c'est-à-dire que d'autre part on trouve toutes les formes de transition vers les myéloplaxes ou cellules géantes. Pouchet a observé, dans la moelle des jeunes lapins, des myéloplaxes sphériques, d'un diamètre de 40 à 50 μ, avec noyaux centraux, et constaté des formes de passage entre ces éléments et les médullocelles ou cellules lymphatiques de la moelle (fig. 210).

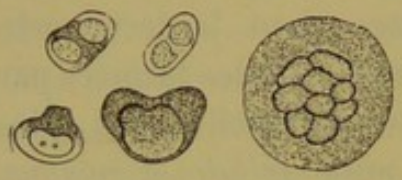


Fig. 210. — Formes de passage des médullocelles aux myéloplaxes ; moelle osseuse d'un jeune lapin (d'après Pouchet).

2° *Diverses espèces de moelle.* — La distinction faite à l'œil nu et ci-dessus indiquée (p. 459) d'une *moelle rouge*, d'une *moelle jaune* et d'une *moelle gélatineuse*, correspond à des proportions différentes des éléments que nous venons d'étudier.

Moelle rouge (vasculaire, pauvre en graisse).

La *moelle rouge*, ou *sanguine*, ou *fœtale*, est très riche en vaisseaux, en médullocelles, ostéoblastes et myéloplaxes ; elle ne renferme que peu ou pas de cellules adipeuses, et les fibrilles conjonctives y sont très rares. C'est la moelle jeune, embryonnaire, celle dont dérivent les autres espèces. Elle est, chez le fœtus, dans toutes les cavités osseuses, et persiste ultérieurement dans les régions où l'os subit encore de l'accroisse-

ment et des remaniements; chez l'homme adulte, on ne la trouve plus que dans le sternum, le sacrum, certaines parties des épiphyses et des os plats et courts. Chez le lapin, elle existe dans presque tous les os.

Moelle jaune (riche en graisse).

La *moelle jaune* ou *graisseuse* est caractérisée par la prédominance des cellules adipeuses, et par le développement relativement notable de la trame conjonctive, qui forme une gaine aux vaisseaux, une charpente de soutien à la masse adipeuse, et se condense à la périphérie de la moelle en une couche enveloppante plus ou moins nette qu'on a voulu considérer comme une sorte de *périoste interne* ou *endoste*. Elle occupe le grand canal médullaire de la diaphyse des os longs, où elle forme un cylindre adipeux bien connu, par exemple pour les animaux de boucherie (moelle de bœuf).

Moelle gélatineuse (muqueuse).

La *moelle gélatineuse* ou *muqueuse* ou *grise* est caractérisée par la rareté relative des cellules adipeuses et par le développement de son tissu conjonctif muqueux, c'est-à-dire que, entre les diverses formes de cellules médullaires, elle contient une charpente conjonctive et beaucoup de substance amorphe : elle se trouve dans le diploé des os du crâne en voie de développement, dans les os longs de quelques rongeurs, et dans diverses maladies cachectiques elle remplace la moelle jaune des os longs de l'homme.

Fonctions de la moelle. — La moelle allège les os en remplissant ses cavités; ce rôle banal est surtout celui de la moelle jaune ou graisseuse, qui, par ses vésicules adipeuses, sert encore, comme tous les tissus adipeux, de lieu d'emmagasinement de matériaux de réserve (p. 413); aussi, chez les sujets épuisés par une longue maladie, cette graisse diminue-t-elle, ce qui transforme, comme il vient d'être dit, la moelle jaune en moelle gélatineuse ou grise.

Rôle banal (mécanique et de réserve).

Rôles spéciaux; hématopoièse; remaniement du tissu osseux.

Mais la moelle a encore deux fonctions de plus haute importance : l'une est relative à l'hématopoièse; nous y avons fait allusion (p. 464) et nous y reviendrons plus tard (voir : 6e part., chap. XXXIII). L'autre est relative à la formation et à la destruction du tissu osseux. Dans tout os en voie de développement certaines parties osseuses sont incessamment dé-

truites et remplacées par de nouvelles, de sorte que la formation de l'os est soumise à un continuel remaniement, que nous allons étudier en exposant les processus de l'ossification. Les ostéoblastes sont les éléments producteurs de la substance osseuse nouvelle; les myéloplaxes sont les agents de destruction de la substance osseuse préexistante; aussi Kölliker (1872) a-t-il désigné les myéloplaxes sous le nom d'*ostéoclastes*, ou *ostoclastes*. On trouve en effet ces cellules à noyaux multiples appliquées sur les surfaces osseuses en voie d'érosion, détruisant la substance osseuse et y creusant de larges fossettes dites *lacunes de Howship;* la juxtaposition de plusieurs ostéoclastes, la production côte à côte de lacunes de Howship aboutit à la disparition de la travée osseuse sur laquelle s'effectue ce travail.

Ostéoclastes.

CHAPITRE XXIII

OSSIFICATION

Pour analyser les processus si complexes de l'ossification, nous suivrons le même ordre que pour l'étude du tissu osseux; nous avons d'abord étudié les *éléments anatomiques* de la substance osseuse (cellules osseuses et substance fondamentale), puis les *dispositions de ces éléments* en systèmes (systèmes de Havers, systèmes intermédiaires, etc.); nous allons de même examiner d'abord la production des cellules osseuses et de la substance fondamentale; c'est seulement ensuite que nous verrons les dispositions particulières qu'affecte cette production selon les régions (ossification dans le cartilage ou dans le périoste) et que, enfin, nous chercherons à comprendre comment se fait un os, une pièce complète du squelette.

Division du sujet.

1° PRODUCTION DU TISSU OSSEUX

Production d'une lamelle osseuse. — Dans le tissu spongieux de tout os qui n'a pas achevé son développement (et

toutes les parties d'un os sont primitivement à l'état spongieux), on trouve toujours des travées osseuses en voie d'épaississement, c'est-à-dire en voie d'acquérir de nouvelles lamelles osseuses se superposant à la surface de celles qui existent déjà. Étudier la production de ces nouvelles lamelles, c'est étudier la formation des éléments du tissu osseux.

Production d'une *lamelle osseuse.*

Soit donc (fig. 211) la coupe d'une partie spongieuse. Ainsi

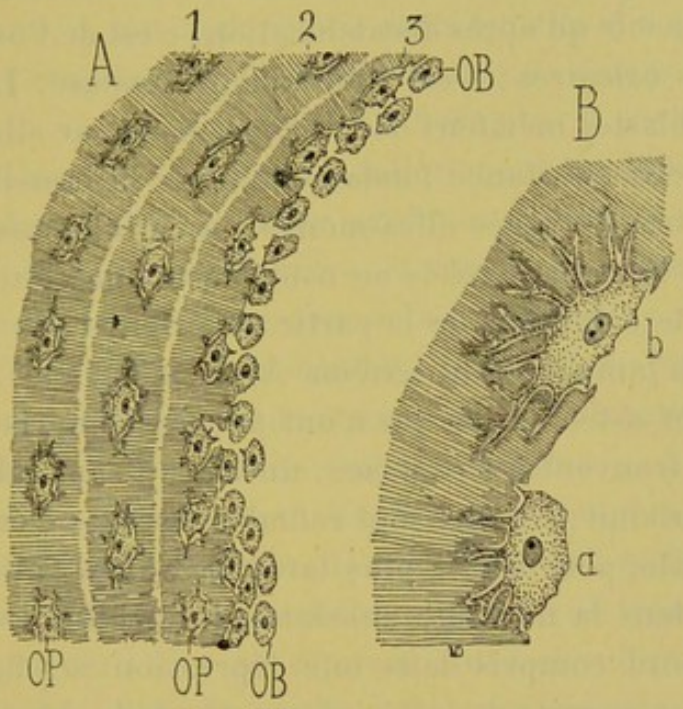


Fig. 211. — Schéma de la production de lamelles osseuses par les *ostéoblastes*.

En A. Trois lamelles osseuses (1, 2, 3), dont les deux premières (1, 2) sont achevées et renferment des ostéoplastes avec cellule osseuse incluse (OP), tandis que la dernière (3) est en voie de formation, emprisonnant graduellement les *ostéoblastes* (OB, OB) qui la produisent ; cette lamelle est moins avancée dans son développement à la partie supérieure qu'à la partie inférieure de la figure.

En B. Détails, à un plus fort grossissement, de deux ostéoblastes, et de leurs prolongements, l'un (*a*) n'ayant encore produit de substance osseuse que sur un de ses côtés, l'autre (*b*) presque entièrement enveloppé de cette substance.

que Gegenbaur l'a décrit le premier, on voit que la moelle fœtale, qui remplit les alvéoles, forme à la surface des travées une couche épaisse de cellules jeunes, ovoïdes, longues de 15 à 20 μ, munies d'un noyau arrondi ; ce sont les *ostéosblates* (fig. 208). Ceux qui reposent immédiatement à la surface du tissu osseux préexistant, sont placés côte à côte, comme un épithélium dont les éléments seraient peu serrés (OB, fig. 211, A). Or on voit que ces cellules sécrètent une substance intercellulaire qui se

Disposition des ostéoblastes.

dépose d'abord au niveau de leur face profonde (*a*, fig. 211, B), puis entre elles, en les écartant et en refoulant quelques-unes vers la cavité de l'alvéole; bientôt les ostéoblastes restés en place se trouvent entourés de substance fondamentale de tous côtés (*b*; fig. 211, B); ils sont emprisonnés dans cette substance, qui, formant une couche continue, puisque les ostéoblastes sont rangés en surface, se trouve en définitive disposée en une lamelle (1, 2; fig. 211, A). Cette substance est dure, ne peut-être coupée au rasoir qu'après décalcification; c'est de l'osséine infiltrée de sels calcaires; c'est une lamelle osseuse. Les cellules dites ostéoblastes méritent donc bien ce nom, car elles viennent de produire la substance fondamentale de la lamelle osseuse, et se sont transformées elles-mêmes en cellules osseuses, emprisonnées dans les cavités ou ostéoplastes de cette substance (Suivre cette évolution de la partie supérieure à la partie inférieure de la lamelle 3, du schéma A, de la fig. 211).

Ils produisent la substance osseuse.

Alors les ostéoblastes qui n'ont pas été compris dans cette lamelle se trouvent à sa surface; un travail semblable au précédent se produit; les uns sont refoulés vers les éléments de la moelle fœtale, pour servir plus tard, les autres, attardés pour ainsi dire dans la nouvelle substance intercellulaire produite, y sont d'abord compris dans une dépression (*a*; fig. 211, B), qui se ferme ensuite du côté interne (*b*, *ibid.*) et une seconde lamelle de tissu osseux est produite. Ce processus se continue jusqu'à ce que la cavité de l'alvéole, d'abord très ample, se réduise à un petit canal central, qui n'est autre qu'un canal de Havers. Les lamelles osseuses ainsi produites sont disposées, en raison même de leur mode de production, en couches concentriques autour de ce canal et constituent par leur ensemble un *système de Havers* (p. 447); enfin on comprend que le canal de Havers contient des vaisseaux, un ou deux capillaires, avec quelques éléments de la moelle fœtale, c'est-à-dire les derniers ostéoblastes non employés à la production des lamelles. Après ces rapides indications du processus il nous faut revenir sur l'analyse de quelques-uns de ses détails.

Production successive des lamelles haversiennes.

La substance fondamentale de la lamelle osseuse est bien réellement une sécrétion, produite par les ostéoblastes, une

Acte de sécrétion des ostéoblastes.

élaboration exoplasmique dont les matériaux sont empruntés au sang; ce n'est pas, comme l'avait pensé Waldeyer, une transformation des couches les plus périphériques du corps protoplasmique de ces cellules[1]. Cette substance intercellulaire apparaît-elle d'emblée avec tous les caractères de la substance fondamentale de l'os achevé, ou est-elle le siège, le résultat, d'élaborations successives? Cette dernière opinion est celle défendue par Retterer, en s'appuyant sur ce fait que la substance intercellulaire, à son apparition, alors qu'elle n'a pas encore entièrement emprisonné les ostéoblastes, se colore fortement par le carmin, mais qu'elle ne se colore plus à partir du point où ces ostéoblastes se trouvent entièrement englobés par elle. Il y aurait donc un état, dit de *substance préosseuse*, sans doute avant le dépôt des sels calcaires, état qui précéderait celui de substance osseuse définitive avec sels calcaires[2].

Question d'une *substance pré-osseuse.*

D'autre part, les ostéoblastes deviennent bien cellules osseuses, mais celles-ci sont pourvues de fins prolongements logés dans les canalicules primitifs des ostéoplastes (p. 440 et 443). Comment se forment ces canalicules et prolongements protoplasmiques? D'après Ranvier, la substance intercellulaire présente dès son apparition des stries perpendiculaires au plan de la lamelle, et ces stries ne seraient autre chose que les canalicules primitifs réservés par la substance osseuse. En même temps on voit les ostéoblastes devenir anguleux, et pousser des prolongements dans ces canalicules, qui, d'après d'autres auteurs, ne préexisteraient pas, mais seraient creusés par ces prolongements eux-mêmes. D'autre part, Gegenbauer aurait observé que l'ostéoblaste, dès le début, porte des prolongements assez semblables à des cils, et que sur ces prolongements la substance fondamentale se moule en canalicules. Cette manière de voir nous paraît la plus vraisemblable; en effet elle est conforme à ce qui se passe relativement aux odontoblastes

Production des canalicules primitifs.

1. Waldeyer, *Ueber des Ossificationsprocess* (Arch. f. mikrosc. Anat., 1865, p. 354).

2. Ed. Retterer, *Contribution à l'étude du développement du squelette des extrémités chez les mammifères* (Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 1884, et Thèse, Faculté des Sciences, Paris, 1885).

dans la formation de l'ivoire, qui n'est qu'une variété de tissu osseux (Voir ci-après : chap. XXIV).

Nous voyons donc que la production du tissu osseux est semblable à celle du cartilage : dans les deux tissus, la substance fondamentale ou intercellulaire est élaborée par les cellules. Or le cartilage est une transformation du tissu conjonctif embryonnaire ou adulte, et les cellules cartilagineuses sont au début de jeunes cellules conjonctives. Il nous faut donc rechercher maintenant aux dépens de quel tissu se développe l'os et quelle est la nature, l'*origine des ostéoblastes.* A cet effet, en examinant la croissance d'un os des membres, tel que le fémur ou l'humérus, on constate qu'il augmente en longueur par formation de tissu osseux sur les deux faces du cartilage de conjugaison (interposé entre l'épiphyse et la diaphyse), et en épaisseur par formation de tissu osseux au-dessous du périoste; dans le premier cas, l'os semble se produire aux dépens du cartilage, c'est l'*ossification enchondrale;* dans le second, il se produit aux dépens du périoste, c'est l'*ossification périostique.* D'autres os, par exemple ceux de la voûte du crâne, ne possèdent à aucun moment aucune partie cartilagineuse; ils se développent et s'accroissent uniquement aux dépens du tissu conjonctif; ils sont dits *os de membrane* ou à *ossification fibreuse;* cette ossification fibreuse n'est qu'une variante de l'ossification périostique. L'étude des ossifications enchondrale et périostique va nous éclairer sur les origines des éléments cellulaires de l'os, sur l'origine des ostéoblastes.

Question de l'origine des ostéoblastes.

Ossification enchondrale. — Quand on divise longitudinalement un os long qui n'a pas fini sa croissance, on constate qu'entre la diaphyse osseuse et l'épiphyse également osseuse, est interposée une lame de cartilage dite *cartilage de conjugaison;* en partant de la couche moyenne de cette lame pour aller vers l'épiphyse, on trouve des couches successives de transition entre le cartilage et l'os épiphysaire; de même, en allant de cette couche moyenne vers l'os diaphysaire; en d'autres termes, chaque face du cartilage de conjugaison est le siège de transformations qui aboutissent à la production de tissu osseux, tissu osseux de la diaphyse d'un côté, tissu osseux

Cartilage de conjugaison; couches de passage à l'os.

de l'épiphyse de l'autre côté. Examinons ces transformations (ossification enchondrale) en allant par exemple de la couche centrale ou moyenne du cartilage de conjugaison vers l'os diaphysaire : ces couches ou zone sont les suivantes (fig. 212, 213) :

1° *Cartilage normal* (C N — 1 ; fig. 212). — Dans cette couche centrale ou moyenne, on trouve le *tissu cartilagineux hyalin normal*, avec sa substance fondamentale et ses cellules entourées de capsules (p. 422). Cartilage hyalin typique.

2° *Cartilage sérié* (C S — 2; fig. 212). — En allant vers la diaphyse, on voit les cellules cartilagineuses se multiplier activement, et bientôt former des groupes de cellules filles incluses dans une capsule mère ; mais ces capsules mères sont allongées, disposées parallèlement les unes aux autres, et toutes perpendiculairement au plan du cartilage de conjugaison, c'est-à-dire parallèlement à l'axe du corps de l'os. Dans leur intérieur les cellules cartilagineuses sont empilées comme des pièces de monnaie (*a*, fig. 213). Broca avait donné à cette couche le nom de *couche chondroïde*, expression qui n'est pas à conserver, car ce n'est pas une formation semblable à du cartilage, c'est bien du cartilage pur et simple, mais dont les cellules sont disposées d'une façon particulière. Aujourd'hui cette couche est dite *zone de cartilage sérié* (Ranvier), ce qui indique bien sa disposition. Nous avons, du reste, déjà décrit une disposition semblable dans le cartilage d'encroûtement des surfaces articulaires (p. 425 et 426). Cartilage à cellules-mères longues et parallèles.

3° *Cartilage calcifié* (C C C — 3 ; fig. 212). — En se rapprochant davantage de la diaphyse, c'est-à-dire de l'os déjà formé, à la zone précédente succède immédiatement une couche qui a, au premier abord, les mêmes dispositions ; on y voit toujours de longs boyaux parallèles pleins de cellules cartilagineuses empilées, mais ces piles sont de moins en moins régulières ; celles qui sont plus proches de la diaphyse, plus avancées dans leurs transformations, se désagrègent et se groupent en amas irréguliers (voir aussi la fig. 213) ; les cellules qui les composent ont résorbé leurs capsules propres, et se présentent sous l'aspect de simples masses sphériques ou ovoïdes de protoplasma, avec un noyau, en un mot, de cellules jeunes reve-

nues à l'état embryonnaire. Les cavités allongées et parallèlement disposées qui contiennent ces cellules sont devenues plus

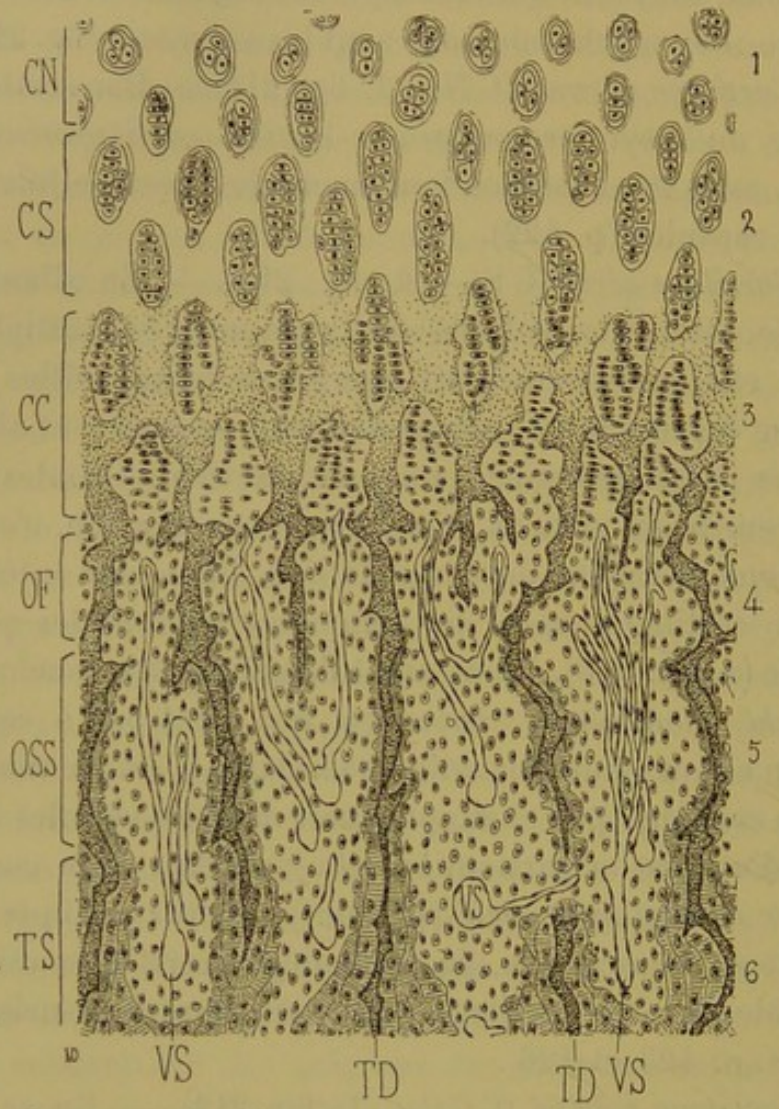


Fig. 212. — Schéma de l'ossification enchondrale : la partie supérieure de la figure représente le cartilage de conjugaison; la partie inférieure représente l'os complètement formé ; c'est donc en allant de haut en bas qu'on trouve les six couches ou zones que nous décrivons, désignées sur le côté droit par leur numéro d'ordre, et sur le côté gauche par les lettres initiales de leurs noms, savoir :

1 (CN). Le *cartilage normal*. — 2 (CS). Le *cartilage sérié*. — 3 (CC). Le *cartilage calcifié*. — 4 (OF). La *couche ossiforme*. — 5 (OSS). La *zone d'ossification*. — 6 (TS). Le *tissu osseux achevé*.

VS. Vaisseaux sanguins. — TD. Travées directrices (substance cartilagineuse calcifiée).

Cartilages avec sels calcaires et cavités larges et irrégulières.

larges, avec des bords légèrement festonnés, entamés, comme si leur paroi avait été rongée par place; et en effet, il y a une véritable érosion qui pénètre assez profondément pour arriver à faire parfois communiquer entre elles deux cavités voisines.

Enfin, fait essentiel, les cloisons ou travées de substance cartilagineuse fondamentale qui séparent ces cavités se sont infiltrées de sels calcaires, dont on surprend par place le dépôt sous la forme de granulations fines ou même de grains anguleux (fig. 212). Aussi cette couche est-elle dite *zone de cartilage calcifié;* à l'œil nu, cette zone, grâce à la présence des sels calcaires, se distingue parfaitement à sa couleur d'un blanc mat.

4° *Zone ossiforme* (O F — 4; fig. 212). — Un peu plus bas, les cavités en question présentent ce fait tout nouveau que, voisines de l'os riche en vaisseaux (moelle fœtale des alvéoles du tissu spongieux), elles ont été, au niveau de celle de leurs parois qui est tournée vers cet os, éventrées par ces vaisseaux (*v*, fig. 213), qui, croissant de l'os (de la moelle fœtale) dans le cartilage, attaquent les capsules calcifiées et pénètrent dans leur intérieur. Cette couche est donc formée de travées irrégulières, déchiquetées, interrompues par places, travées de substance cartilagineuse calcifiée, ne renfermant jamais de cellules cartilagineuses dans leur épaisseur, mais circonscrivant des cavités qui contiennent non seulement les cellules cartilagineuses précédemment indiquées comme revenues à l'état embryonnaire, mais encore des capillaires sanguins et divers éléments de la moelle fœtale qui accompagne ces capillaires, à savoir surtout des ostéoblastes. Ces vaisseaux sont tous des capillaires, formant des anses, et présentant de larges dilatations, telles que, sur une pièce injectée, ils remplissent presque complètement les cavités qu'ils occupent. Les éléments cellulaires qui les accompagnent et achèvent de remplir ces cavités, sont placés et serrés entre la surface externe du vaisseau et la paroi de la cavité. Ces cellules sont toutes de petits corps protoplasmiques nus, sphériques ou ovalaires, plus ou moins anguleux. Il est impossible de distinguer ceux qui représentent des éléments cartilagineux revenus à l'état embryonnaire, de ceux qui sont des ostéoblastes venus, avec les vaisseaux, de la moelle fœtale sous-jacente. Nous désignerons provisoirement toutes ces cellules sous le nom d'*ostéoblastes*.

Arrivée des anses vasculaires.

Présence d'ostéoblastes.

On donne à cette couche le nom de *zone ostéoïde* ou *ossiforme*. En effet, ce n'est plus du cartilage, car il n'y a plus de cellules

cartilagineuses, et il ne reste comme représentant les éléments primitifs du cartilage que les travées de chondrine calcifiée; et ce n'est cependant pas encore de l'os, car il n'y a encore aucun des éléments de l'os, ni cellules osseuses, ni lamelles de substance osseuse fondamentale.

5° *Zone d'ossification* (OSS — 5; fig. 212). — Mais ces cellules et lamelles osseuses ne tardent pas à apparaître. En effet, à la partie inférieure de cette zone ossiforme (n° 4), du côté de l'os déjà formé, on voit les éléments cellulaires que, pour le moment, nous désignons tous indifféremment sous le nom d'ostéoblastes, se disposer régulièrement à la surface des travées cartilagineuses calcifiées (T D, fig. 212; *b*, *b'*, fig. 213), et y produire graduellement une lamelle osseuse, exactement selon le processus que nous avons précédemment étudié en détail, en examinant le mode de formation des éléments de l'os (voir p. 470 et fig. 211). Les travées de cartilage calcifié représentent une série de supports sur lesquels se fait ce dépôt; on les nomme *travées directrices de l'ossification* (*b'*, fig. 213), et la zone en question est dite *zone d'ossification*. Elle se continue avec l'os sous-jacent : en effet, les lamelles osseuses (*n*, fig. 213), avec cellules osseuses incluses en elles (*p*, fig. 213), se déposant successivement sur les travées directrices, on est aussitôt en présence du tissu osseux spongieux, dont les alvéoles contiennent de la moelle fœtale, laquelle est représentée par les capillaires et les ostéoblastes

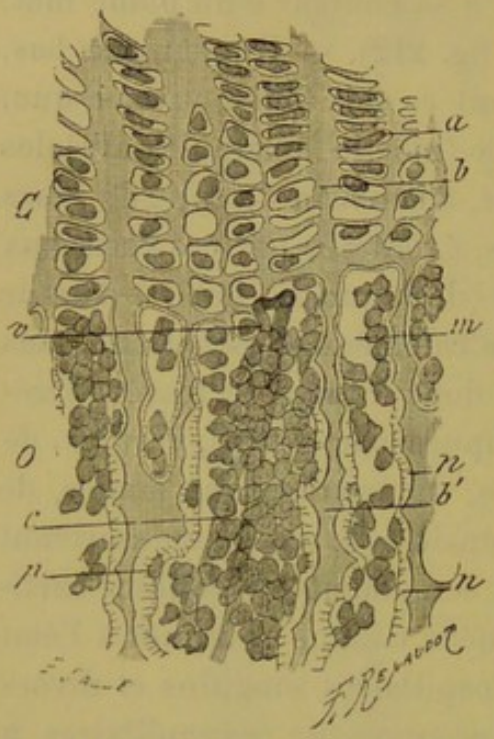


Fig. 213. — Coupe de la zone d'ossification de la tête d'un métacarpien de jeune lapin.

C. Cartilage. — O. Os. — *a*. Cellules cartilagineuses. — *b*. Travée cartilagineuse. — *m*. Espace médullaire. — *n*. Liseré de substance (lamelle) osseuse en voie de formation. — *b'*. Travées directrices. — *p*. Cellule osseuse (ostéoblaste devenant cellule osseuse). — c. Cellules médullaires. — v. Vaisseau. — Grossissement de 240 diamètres (Ranvier.)

Dépôt de substance osseuse par les ostéoblastes, sur les travées directrices.

qui n'ont pas été emprisonnées dans les lamelles osseuses.

6° *Tissu osseux* (T S — 6 ; fig. 212). — Ainsi, en partant du tissu cartilagineux hyalin normal de la couche moyenne du cartilage diaphysaire, et en passant successivement par la zone de cartilage sérié, la zone de cartilage calcifié, la zone ostéoïde ou ossiforme, et enfin la zone d'ossification, nous voyons le *tissu osseux* remplacer le cartilage, dont il ne reste plus que les travées directrices (T D, fig. 212), interposées, à l'état de chondrine calcifiée, dans le centre des cloisons osseuses qui circonscrivent les alvéoles ou aréoles du tissu spongieux. Nous verrons plus tard quel est le sort ultérieur de ces restes de travées directrices (*b'*, fig. 213).

Os spongieux avec travées directrices.

Interprétation. — Dans les transformations représentées par ces zones successives (fig. 212 et 213), le cartilage nous apparaît donc comme se détruisant, et se réduisant aux simples travées directrices sur lesquelles les ostéoblastes élaborent et disposent les lamelles de substance osseuse. Mais que deviennent les cellules cartilagineuses? Elles ont proliféré, donné des éléments jeunes, qui bientôt se sont confondus avec tous les éléments jeunes qui accompagnent les capillaires et que nous avons tous indifféremment désignés sous le nom d'ostéoblastes. Est-ce que réellement les corps cellulaires résultant de la prolifération des cellules cartilagineuses sont des ostéoblastes, en remplissent les fonctions, prennent part à la production de la substance osseuse et se transforment en cellules osseuses? C'est une opinion qui avait été adoptée par nombre d'auteurs, par M. Muller (1858), par Ranvier.

Origine des ostéoblastes.

Mais à la suite des recherches de Loven (1863), de Stiéda, de Tourneux, il nous paraît démontré que les produits de prolifération des cellules cartilagineuses ne jouent aucun rôle pour la production de la substance osseuse et que les seuls véritables ostéoblastes sont les éléments qui arrivent, avec les vaisseaux, dans les cavités éventrées du cartilage calcifié[1]. En effet, il n'y a jamais ossification en dehors de la présence des vaisseaux. Au contraire le cartilage se calcifie sans vaisseaux :

1. F. Tourneux, *Développement du tissu osseux* (Bull. scientif. du départ. du Nord, 2e série, 4e année, numéros 8-9).

Les ostéoblastes viennent avec les vaisseaux.

les sels calcaires lui arrivent par imbibition à l'état de dissolution. Ce n'est donc pas essentiellement pour donner les sels calcaires que les vaisseaux sont nécessaires ; mais bien pour amener avec eux les véritables ostéoblastes. Quand une pièce du squelette est à l'état de modèle cartilagineux pur, et que le premier point d'ossification apparaît en son centre (voir ci-après), ce point est d'abord indiqué par l'arrivée des vaisseaux ; ceux-ci, venant du périchondre, perforent et pénètrent la substance cartilagineuse, et sont entourés de jeunes éléments conjonctifs, les seuls vrais ostéoblastes, lesquels ont commencé à se produire dans le tissu conjonctif du périchondre qui est déjà devenu *périoste*. C'est donc avec l'étude de l'ossification périostique que nous aurons la solution complète du problème.

Pour le moment, il nous faut seulement répondre à la question de savoir ce que deviennent les éléments de prolifération des cellules cartilagineuses, si ces éléments ne jouent pas le rôle d'ostéoblastes. La réponse nous est fournie par l'observation suivante : dans la zone d'ossification (OSS, fig. 212 ; et au niveau de *m*, fig. 213), on trouve parfois des cavités cartilagineuses qui ne sont pas éventrées par les vaisseaux, qui restent closes : or, dans ce cas, les jeunes cellules, d'origine cartilagineuse, qui remplissent ces cavités, n'édifient jamais de lamelles osseuses sur leurs parois ; elles se flétrissent, se ratatinent, se désagrègent et sont bientôt résorbées ; si plus tard la cavité en question est pénétrée par les vaisseaux et les jeunes cellules conjonctives qui les accompagnent, alors seulement commence le dépôt d'une lamelle osseuse sur la travée directrice représentée par les parois de la cavité.

Ils ne résultent pas de la prolifération du cartilage.

Nous pouvons donc dire dès maintenant, et cette conclusion sera confirmée par tout ce qui va suivre, que *le cartilage, par aucun de ses éléments, ne se transforme en os*. Mais alors pourquoi cette prolifération des cellules de cartilage, pourquoi ces zones successives de cartilage sérié, de cartilage calcifié ? C'est que *le cartilage doit croître en même temps que se forme l'os*, car toute portion d'os, une fois formée, ne croît plus ; elle est soumise à des remaniements intérieurs que nous indiquerons plus loin, mais le volume de sa masse totale ne varie plus. Si donc

Le cartilage ne sert que de charpente.

la diaphyse des os longs continue à croître, c'est parce que le cartilage de conjugaison, tant qu'il existe, est le siège d'une croissance qui fournit incessamment de nouvelles zones sériées et de nouvelles zones calcifiées destinés à être graduellement remplacées par de l'os. La disposition sériée est précisément l'expression de cette croissance dans le sens de la longueur de la diaphyse. D'autre part, le cartilage doit offrir une *charpente de soutien* au tissu osseux en voie de formation, et c'est le rôle qu'il remplit par ses travées directrices calcifiées. Mais nous verrons plus loin que, dans la diaphyse de l'os achevée, à la suite de divers remaniements, il ne reste finalement presque plus rien de ces travées directrices.

L'os se substitue au cartilage, et n'en dérive pas.

Ainsi le tissu osseux n'est pas, dans l'ossification dite enchondrale, une transformation du tissu cartilagineux; il se substitue à lui, le remplace, mais il n'en dérive pas. Il est produit par un tissu conjonctif embryonnaire qui bourgeonne dans le cartilage; et les cavités du cartilage sérié (fig. 212 et 213), en devenant cavités du cartilage calcifié, puis du cartilage ostéoïde ou ossiforme, sont destinées à donner place à ce bourgeonnement et à le diriger.

Anciennes interprétations.

Cette manière de voir diffère singulièrement de celle qui fut adoptée au début des premières recherches sur l'ossification. Henle ne croyait pas que l'os pût se produire en l'absence de cartilage, l'un étant à ses yeux une transformation de l'autre; et, quand il voyait les os de la voûte du crâne se former dans des membranes purement conjonctives (p. 483), il admettait que là aussi l'os est précédé de minces couches de cartilage, qui se forment successivement au fur et à mesure pour être aussitôt transformées en os, de sorte que jamais ces parties ne présenteraient l'aspect de masses cartilagineuses, bien visibles, puisque l'état cartilagineux n'y serait que tout à fait transitoire. Plus tard, Virchow, étudiant les os rachitiques, y constata des dispositions qui sont aujourd'hui reconnues d'ordre pathologique, mais qu'il prit pour le processus normal de l'ossification, ce qui lui fit admettre que les cellules cartilagineuses, sans subir de prolifération spéciale, se transformeraient directement en corpuscules étoilés qui seraient les cel-

lules osseuses. H. Muller combattit cette idée, montra la prolifération qui forme la zone de cartilage sérié, et en conclut que ce ne sont pas les cellules de cartilage qui se transforment en cellules osseuses, mais seulement leur progéniture.

Nous venons de voir que même cette dernière opinion n'est pas exacte, que la progéniture des cellules cartilagineuses se flétrit et disparaît, et que le tissu osseux est édifié par des ostéoblastes qui sont de jeunes cellules conjonctives. Dans l'opinion ancienne on disait que l'ossification enchondrale est un *processus métaplastique*, c'est-à-dire de transformation ; avec les notions actuelles il faut dire que c'est un *processus néoplastique*, c'est-à-dire une formation nouvelle, qui se substitue à l'ancienne, sans rien tirer des éléments de celle-ci. Gegenbauer a même proposé d'abandonner l'expression d'ossification enchondrale, qui lui paraît trop rappeler les idées anciennes, pour la remplacer par celle d'*ossification endochondrique*, qui exprimerait mieux ce fait que l'os se forme dans le cartilage, en lui empruntant seulement ses cavités et non ses éléments, et qui est un terme parallèle à celui *d'ossification périchondrique* (ou périostique).

Processus néoplastique et non métaplastique.

Ossification périostique. — Si l'os, pendant sa croissance, augmente en longueur par l'ossification enchondrale à laquelle préside le cartilage de conjugaison, il augmente aussi en épaisseur par de nouvelles couches apposées à sa périphérie, au-dessous du périoste, c'est-à-dire par l'ossification sous-périostique.

Croissance de l'os en épaisseur.

Dès 1739, Duhamel, puis Troja, Hunter et enfin Flourens ont démontré cet accroissement par des expériences diverses dont la forme type se réduit à placer sous le périoste, chez un jeune animal, un anneau d'argent entourant l'os et formant un collier autour de la surface de la diaphyse, et à constater que, au bout d'un certain temps, cet anneau n'est plus à la superficie de la diaphyse, mais est recouvert d'une couche osseuse ; celle-ci s'est donc développée sous le périoste, et s'est ajoutée à l'os préexistant pour en augmenter l'épaisseur. Plus récemment, Sédillot confirma ces conclusions en montrant qu'on peut évider un os, c'est-à-dire enlever le tissu osseux en ne conservant que l'étui périostal, et que cet étui reproduit une nouvelle pièce osseuse ; enfin Ollier enlève un fragment de périoste avec

Faits expérimentaux.

la couche de tissu mou de sa face interne, et greffe, transplante ce fragment dans le tissu cellulaire sous-cutané ; le périoste ainsi transplanté produit des couches osseuses à sa face interne ; mais il n'en produit pas si cette face interne a été préalablement raclée. Le périoste possède donc une couche interne *ostéogène*.

L'étude histologique montre que cette couche ostéogène est du tissu conjonctif dont les éléments cellulaires sont revenus, par prolifération, à l'état embryonnaire. Elle est en effet formée de faisceaux conjonctifs écartés les uns des autres par accumulation de jeunes cellules dans leurs interstices (A, fig. 214 ; *a*, fig. 218), et, en comparant la couche interne et la couche externe du périoste (p. 458), on voit que ces jeunes cellules proviennent de la prolifération de cellules fixes semblables à celles qui sont appliquées, dans la couche externe, sur les faisceaux conjonctifs. Dans la couche interne ces faisceaux conjonctifs sont courbés en arc (fibres arciformes) autour des amas de jeunes cellules, et pénètrent de place en place dans l'os déjà formé (fibres de Sharpey). Les amas de jeunes cellules sont très riches en capillaires sanguins, et par suite forment une substance semblable à la moelle fœtale (moelle sous-périostique ; *a*, fig. 218).

Couche ostéogène.

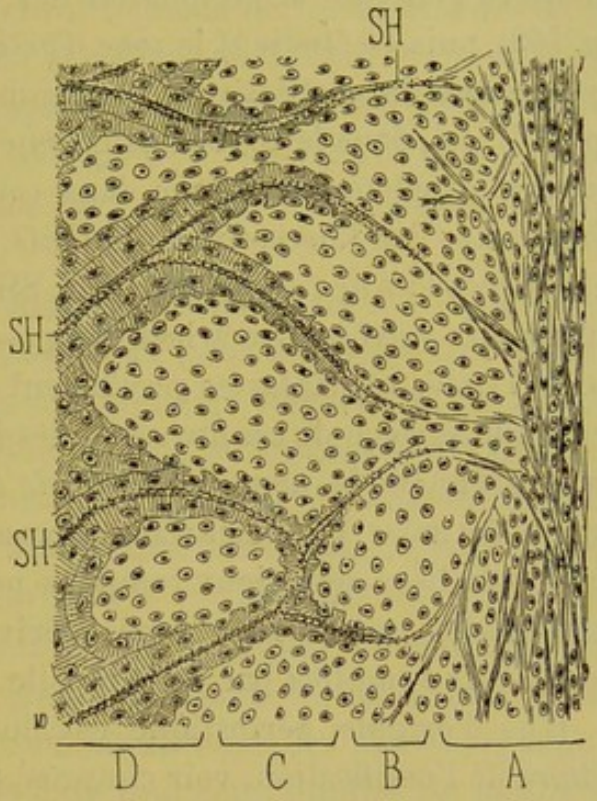


Fig. 214. — Schéma de l'ossification périostique. On peut suivre, de droite à gauche, les zones successives qui, partant du périoste, aboutissent au tissu osseux, savoir :

A. Le périoste, dont la couche la plus profonde représente la moelle sous-périostique. — B. Zone de calcification des travées conjonctives (ces travées calcifiées sont figurées par des pointillés). — C. Zone d'ossification, dépôt de substance osseuse à la surface des travées calcifiées. — D. Tissu osseux.

En SH, SH, fibres de Sharpey, c'est-à-dire travées conjonctives calcifiées (travées directrices).

Moelle sous-périostique.

Or, en suivant les transformations qui se produisent à

mesure qu'on va du périoste à l'os déjà formé, on constate que d'abord les faisceaux conjonctifs se calcifient (B, fig. 214) ; puis les jeunes cellules se disposent à la surface de ces faisceaux calcifiés (SH), en rangées d'ostéoblastes, lesquels élaborent des lamelles osseuses (C, fig. 214), d'après le processus que nous avons déjà décrit à deux reprises, d'abord en étudiant d'une manière générale la production des éléments du tissu osseux (p. 469), puis en étudiant la *zone d'ossification*, qui est la couche de passage du cartilage de conjugaison à l'os proprement dit (p. 476). Ici, dans la couche ostéogène du périoste, les choses se passent exactement comme dans cette zone d'ossification enchondrale ; les faisceaux conjonctifs calcifiés forment des *travées directrices de l'ossification* (SH, SH, fig. 214) en tout comparables aux travées directrices composées de chondrine calcifiée (p. 477) ; les ostéoblastes produisent des lamelles de tissu osseux à la surface de ces travées ; dès lors, ces travées conjonctives prennent le nom de *fibres de Sharpey ;* les cloisons osseuses formées à leur surface circonscrivent des alvéoles ou aréoles de tissu spongieux remplies par des capillaires, par des ostéoblastes et par les formes dérivées de ces ostéoblastes, c'est-à-dire remplies par de la moelle fœtale (fig. 214).

Faisceaux conjonctifs calcifiés (travées directrices) ; fibres de Sharpey.

L'os d'origine périostique est donc (sauf à la période de *clôture* de l'ossification, voir ci-après) de l'os *spongieux* comme l'os enchondral (fig. 217) : l'un ne diffère de l'autre qu'en ce que, dans l'os enchondral, les travées directrices sont de substance cartilagineuse calcifiée, sans éléments cellulaires dans leur épaisseur, tandis que les travées directrices de l'os périostique sont des fibres conjonctives calcifiées (fibres de Sharpey), et toujours également sans éléments cellulaires dans leur intérieur (p. 456).

Os spongieux.

L'ossification enchondrale et l'ossification périostique ne sont qu'un seul et même processus, consistant en la production de lamelles osseuses par de jeunes cellules conjonctives dites ostéoblastes ; seulement, dans l'ossification enchondrale, cette production se fait dans les cavités préexistantes du cartilage calcifié, et elle peut être dite *néoplastique* (p. 480) parce qu'ici les éléments conjonctifs jeunes se substituent aux anciens éléments cartilagineux ; dans l'ossification périos-

Ossifications enchondrale et périostique identiques.

tique, cette production se fait dans le tissu conjonctif lui-même par des cellules qui sont des éléments du tissu conjonctif, et cette ossification peut être dite *métaplastique*, puisqu'elle est une transformation d'un même tissu et non une substitution d'un tissu à un autre. On conçoit donc qu'un os, non précédé d'un modèle cartilagineux, puisse se développer entièrement par du tissu conjonctif ; tel est le mode de formation des os de la voûte du crâne, comme nous allons le voir dans le paragraphe suivant; qu'on suppose deux couches de périoste juxtaposées par leur surface ostéogène, et on aura le schéma d'un de ces os, dits *os de membrane*, en voie de formation et d'accroissement (p. 485).

Ossification des os dits de membrane. — Pour les os précédés d'un modèle cartilagineux nous n'avons encore étudié que le mode de formation des lamelles osseuses et les conditions qui y président, selon que cette formation est enchondrale ou périostique; nous n'avons pas vu encore la part relative que prend soit l'ossification enchondrale, soit l'ossification périostique à la formation de la *pièce osseuse* totale, définitive (humérus ou fémur par exemple). Cette étude sera faite un peu plus loin (p. 486). Mais pour les os dits de membrane ou à ossification purement fibreuse, les processus sont si simples que nous pouvons d'un seul coup étudier en eux et la production du tissu osseux en général et la formation totale de la pièce osseuse.

Ossification dite fibreuse.

Ces os, qui se développent directement dans le tissu conjonctif, sans être précédés d'un modèle cartilagineux, sont peu nombreux, du moins chez l'homme et les mammifères; ce sont les os de la voûte du crâne et une partie des os de la face, savoir : la moitié supérieure de l'écaille de l'occipital (sa moitié inférieure, ainsi que l'apophyse basilaire et toute la base du crâne sont précédées d'une ébauche cartilagineuse), les pariétaux, le frontal, la portion écailleuse du temporal, les os propres du nez, les unguis, les os malaires et le maxillaire supérieur.

Os de la voûte du crâne.

Les premiers points osseux de ces futurs os apparaissent dans un tissu cellulaire plus ou moins lâche, composé de faisceaux conjonctifs diversement entre-croisés et séparés par des éléments

cellulaires jeunes provenant de la prolifération des cellules fixes primitivement disposées à la surface de ces faisceaux. De nombreux capillaires sanguins se distribuent dans les intervalles de ces faisceaux, à la surface desquels les jeunes cellules conjonctives se groupent en ostéoblastes, sous la forme d'une couche plus ou moins régulière. Les faisceaux conjonctifs représentent dès lors des travées directrices, qui se calcifient plus ou moins complètement, et le long desquelles, par l'activité formatrice des ostéoblastes, des lamelles osseuses se déposent, absolument comme nous venons de le voir dans l'ossification sous-périostique (p. 482). Quelques-uns de ces faisceaux pourront être résorbés ultérieurement, dans des remaniements et érosions comme nous en décrirons pour les os des membres, mais la plupart persistent et forment les fibres de Sharpey, si abondantes et anastomosées en si élégants réseaux dans les os de la voûte cranienne (fig. 207, p. 456).

Travées conjonctives (directrices) calcifiées.

Cette calcification des faisceaux conjonctifs, ainsi que leur enveloppement par des lamelles osseuses, se fait d'abord seulement par places, d'une manière discontinue pour chaque faisceau; mais les travées osseuses ainsi formées ne tardent pas à s'étendre en croissant dans toutes les directions, à se rencontrer sous divers angles et à se souder entre elles dans leurs lignes de contact, d'où la production d'un tissu osseux spongieux dont les aréoles ou alvéoles communiquent ensemble et sont remplies de moelle fœtale, c'est-à-dire de capillaires et d'ostéoblastes avec leurs formes dérivées (p. 467). Ce tissu spongieux apparaît d'abord dans un point limité (point d'ossification), duquel il s'étend, comme d'un centre, en irradiant sous la forme d'aiguilles osseuses qui se dirigent vers la circonférence de l'os; c'est une disposition dont l'ensemble se voit parfaitement à l'œil nu sur le pariétal : de la bosse pariétale rayonne une production osseuse dont les aiguilles circonscrivent des aréoles de forme ovale. La rencontre des aiguilles d'un os, avec celles de l'os voisin, sur la ligne limite de chacun d'eux, amènera la production des sutures dentelées si caractéristiques pour la voûte du crâne; les espaces qui ne sont pas encore pourvus d'une lame osseuse, à la naissance, sont connus, en anatomie descriptive, sous le nom de *fontanelles*.

Tissu spongieux à aiguilles rayonnantes.

Cette lame osseuse, en même temps qu'elle s'accroît en surface, augmente aussi en épaisseur, le tissu conjonctif qui la revêt en dedans et celui qui la revêt en dehors fonctionnant, de chaque côté, comme un *périoste ostéogène;* nous n'avons donc pas à insister sur ces dispositions qui réalisent parfaitement ce que nous avons précédemment indiqué, à savoir deux périostes juxtaposés par leurs surfaces ostéogènes et élaborant un os plat interposé entre eux (p. 483). Disposition en double lame périostique.

Au début, toutes ces aréoles ou alvéoles du tissu spongieux sont sensiblement de même dimension; mais plus tard diverses cloisons se résorbent dans les parties centrales (couche moyenne) de l'os et donnent ainsi les cavités de grandeurs si diverses du *diploé;* au contraire, dans les couches superficielles, aussi bien interne qu'externe, les *tables* ou tissu compacte de l'os (voir p. 455) se développent par le fait que de nombreuses couches de lamelles osseuses (avec ostéoplastes) se déposent à la surface interne des parois des aréoles, épaississent ces parois, et réduisent la cavité de l'alvéole à un canal central (canal de Havers); ces lamelles osseuses se trouvant, de par leur mode de formation, emboîtées concentriquement, forment par leur ensemble un système de Havers. Notons dès maintenant que c'est par le même processus, déjà signalé du reste (p. 470), que le tissu compacte des os longs se produit dans la substance primitivement spongieuse (p. 495). Mais dans les os longs, par suite de leur mode particulier d'accroissement en longueur, les canaux de Havers, et les systèmes de même nom, assez régulièrement cylindriques, affectent une direction longitudinale, avec de courtes branches anastomotiques obliques; dans les tables des os plats, les systèmes haversiens sont au contraire diversement contournés, disposés en réseaux, mais cependant généralement parallèles aux surfaces de l'os. Production du *diploé* et des *tables*.

Pour terminer ces détails relatifs aux os de la voûte du crâne, signalons ce fait que leur périoste interne est ici représenté par la dure-mère (p. 403); aussi cette membrane, chez les jeunes sujets, permet-elle de réaliser les mêmes faits expérimentaux que le périoste. Flourens et Ollier ont pu, en transplantant de la dure-mère d'un jeune lapin sous la peau de l'aîne du même sujet La dure-mère crânienne fait fonction de périoste.

ou d'un sujet différent, obtenir une lamelle ou tout au moins des grains de tissu osseux de nouvelle formation.

2° FORMATION D'UNE PIÈCE OSSEUSE (OS LONG)

L'étude de la production des os de la voûte du crâne vient de confirmer les notions précédemment établies relativement au développement du tissu osseux en général, et nous a préparé à l'étude du mode d'édification d'un os long, en nous montrant déjà comment la substance spongieuse se transforme en substance compacte, et les alvéoles de la première en canaux de Havers de la seconde. La formation d'un os long mérite bien ce nom d'*édification*, car il s'agit là d'une véritable construction architecturale dans laquelle des parties viennent s'ajouter, tandis que d'autres disparaissent, de façon à produire ce tout, ce complexus que constituent les épiphyses avec la diaphyse creusée de son vaste canal médullaire.

Véritable édification avec remaniements.

Modèle cartilagineux. — Un os long, et nous prendrons, en général, pour type le tibia (fig. 216, 220, 221) qui présente des conditions de simplicité relative, est d'abord représenté, chez l'embryon, par une ébauche cartilagineuse reproduisant à peu près exactement, mais en petit, la forme de l'os futur (modèle cartilagineux de l'os, fig. 216, A). On peut donc désigner sa partie moyenne sous le nom de cartilage diaphysaire, et ses deux extrémités sous celui de cartilages épiphysaires, quoique ce modèle cartilagineux soit complètement homogène, ces parties étant ainsi désignées uniquement en raison des portions auxquelles elles répondront plus tard. Ce cartilage est enveloppé d'un périchondre, qui, devant prendre le nom de périoste dès que la substance osseuse apparaîtra au-dessous de lui, sera, presque dès le début de la description qui va suivre, appelé périoste, puisque nous ne parlerons de lui qu'à propos de production de substance osseuse.

Ébauche cartilagineuse de la pièce osseuse future.

Formation de la diaphyse. — C'est en effet par une élaboration périostique qu'apparaît la première trace d'os; elle a lieu au niveau de la surface extérieure de la partie moyenne de la diaphyse cartilagineuse ; là les vaisseaux se développent

abondamment, les cellules conjonctives prolifèrent, et, par le processus que nous avons étudié (p. 482) comme type d'ossification périostique, une courte gaine, une sorte de virole osseuse se produit autour du cartilage diaphysaire, entourant seulement sa portion moyenne (*croûte osseuse périchondrale*, fig. 216, B et fig. 215 en *c*).

Début par une virole osseuse périchondrale.

Pendant ce temps une profonde modification s'est produite

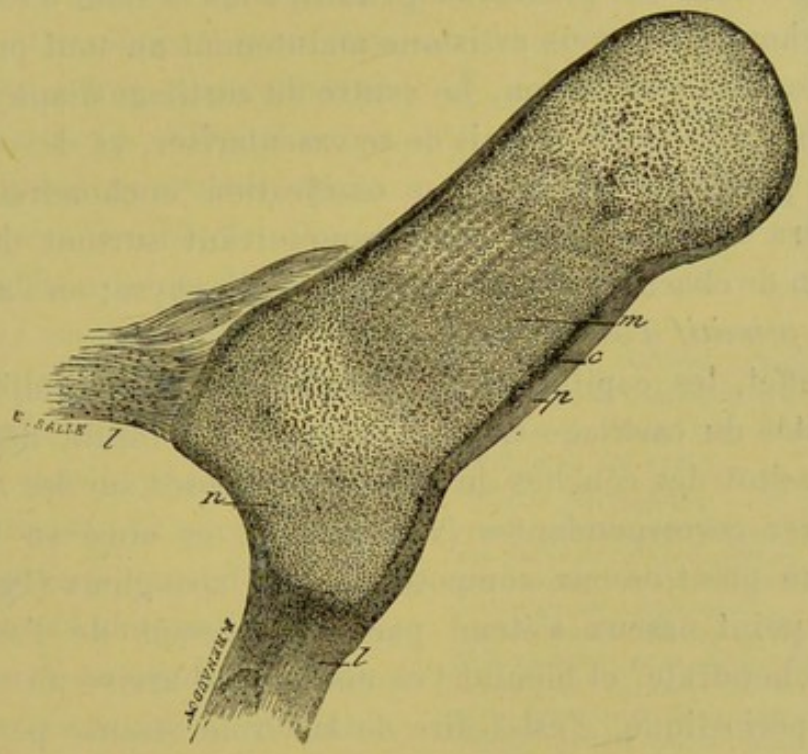


Fig. 215. — Début de l'ossification d'une diaphyse (coupe longitudinale d'un métacarpien de fœtus de chien).

m. Ilot central de cartilage calcifié. — *n*. Cartilage fœtal. — c. Croûte osseuse périchondrale. — *p*. Périoste et périchondre. — Grossissement de 43 diamètres (Ranvier).

dans le centre de cette portion moyenne du cartilage diaphysaire ; les cellules cartilagineuses augmentent de dimensions (fig. 215), se multiplient par division, et prennent la disposition que nous avons déjà à plusieurs reprises étudiée sous le nom de *cartilage sérié* (p. 426 et 473), c'est-à-dire que les capsules mères sont allongées, leur grand axe étant parallèle entre elles et à l'axe de la diaphyse ; dans la substance fondamentale disposée en bandes longitudinales, entre ces capsules allongées, se fait un dépôt de sels calcaires ; la partie toute centrale de cartilage sérié passe ainsi à l'état de cartilage calcifié (p. 474) et se présente à l'œil

Puis prolifération et calcification du centre du cartilage diaphysaire.

nu comme une tache blanche opaque (*m*, fig. 215). Aussitôt, de la virole osseuse périchondrale, très vasculaire, partent des vaisseaux capillaires qui perforent le cartilage et pénètrent jusque dans cette tache blanche, y éventrent les chondroplastes allongés du cartilage calcifié, et remplissent, avec les ostéoblastes qui les accompagnent, les cavités cartilagineuses dont les cellules cartilagineuses se flétrissent et disparaissent. Nous avons déjà décrit tous ces processus (p. 475), sous le nom d'ossification enchondrale; nous assistons maintenant au tout premier début de cette ossification. Le centre du cartilage diaphysaire, qui vient de se calcifier puis de se vasculariser, va devenir en effet le point de départ d'une ossification enchondrale qui rayonnera de tous côtés, en se poursuivant surtout dans la direction de chacune des extrémités de la diaphyse; on l'appelle le *point primitif d'ossification*.

Point primitif d'ossification.

En effet, les capillaires et ostéoblastes, qui remplissent les cavités du cartilage calcifié de ce point primitif, déposent tout aussitôt des couches de lamelles osseuses sur les *travées directrices* correspondantes (voir p. 476), et ainsi se trouve formé un point osseux composé de tissu spongieux (fig. 216, C). Ce point osseux s'étend par le processus de l'ossification enchondrale, et bientôt l'os enchondral arrive au contact de l'os périostique, c'est-à-dire de la virole osseuse périchondrale. A ce moment, dans l'ébauche cartilagineuse encore très petite, une tranche, occupant le milieu de la diaphyse, se trouve être entièrement osseuse. Cette tranche osseuse, ou portion moyenne de la diaphyse, est formée d'un cylindre osseux central produit par ossification enchondrale, et d'une virole osseuse périphérique formée par ossification périostique (la *croûte osseuse périchondrale*, p. 487); l'un comme l'autre sont de tissu spongieux, car ce n'est que beaucoup plus tard qu'apparaît le tissu compacte qui résulte de la transformation du tissu spongieux.

Première tranche osseuse de la diaphyse.

Cependant le modèle cartilagineux continue à croître. Il croît en longueur surtout au niveau des limites supérieures et inférieures du cylindre osseux central qui vient de se produire, et cet accroissement a lieu par prolifération des cellules cartilagineuses, de sorte que, en partant de l'une de ces lignes

limites, dites *lignes d'ossification* (4, 5, fig. 212), on trouve successivement les zones dites de cartilage calcifié (3, fig. 212), de cartilage sérié (2, fig. 212), puis le cartilage normal où commence la prolifération cellulaire, zones qui, par leur succession, traduisent précisément ce fait que le cartilage normal se retire pour ainsi dire devant l'ossification, lui livrant successivement ses zones sériées pour que, transformées en zones calcifiées, elles soient éventrées par les vaisseaux et ostéoblastes ossificateurs (p. 473). D'autre part, le cartilage croît en épaisseur par son périchondre. Quant à la tranche osseuse qui occupe la partie moyenne de la diaphyse, elle croît de son côté, et par apposition de nouvelles couches sous le périoste, et par envahissement du cartilage par l'os, comme il vient d'être dit, au niveau de chaque ligne d'ossification. Il en résulte que cette tranche osseuse n'est plus formée d'un cylindre central d'os enchondral et d'une virole périostique en forme de collier; en raison de l'accroissement simultané de l'os et du cartilage, le cylindre enchondral central s'élargit à ses extrémités, et prend la forme de deux cônes opposés par leur sommet (fig. 216 en D et fig. 217); ce sommet répond au lieu occupé précédemment par le point primitif d'ossification (fig. 216, C); la base de chaque cône est représentée par la ligne d'ossification correspondante; quant à la virole périostique, elle est au contraire plus épaisse dans sa partie moyenne, où de nombreuses couches d'ossification périostique se sont déposées, qu'à ses extrémités, où commencent seulement à se faire l'ossification périostique

Croissance du cartilage et progrès de l'ossification.

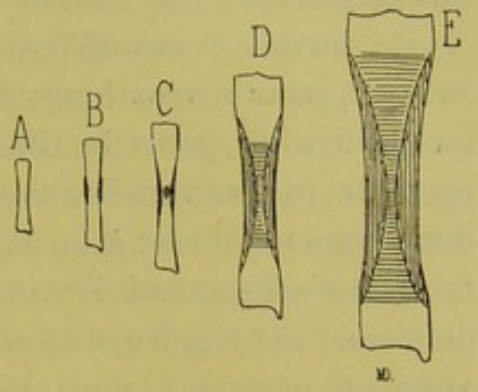


Fig. 216. — Schéma des premières phases de la formation d'un os long (tel que le tibia) (Voir la suite dans les figures 220 et 221).

A. Modèle cartilagineux. — B. Apparition première de l'os périostique (indiqué par une partie foncée) à la surface de la portion moyenne de la région diaphysaire (*croûte osseuse périchondrale*). — C. Début de l'ossification enchondrale dans le centre de la diaphyse (*point primitif d'ossification* indiqué par une tache foncée). — D. La partie moyenne de la diaphyse est à l'état osseux : cylindre osseux central (ombré de traits horizontaux) produit par ossification enchondrale ; virole osseuse périphérique (ombrée de traits verticaux) produite par ossification périostique. — E. La diaphyse est tout entière ossifiée ; les parties ombrées de traits verticaux et celles ombrées de traits horizontaux indiquent l'une l'os périostique, l'autre l'os enchondral.

Dispositions de l'os périostique et de l'os enchondral.

(fig. 217). Une comparaison classique exprime bien ces dispositions : on dit que cette partie osseuse de la diaphyse représente *un sablier enfermé dans un cylindre* : le cylindre c'est le périoste ; le sablier c'est l'os enchondral (deux cônes opposés par leur sommet) ; et l'espace compris entre le cylindre et le sablier représente l'os périostique (fig. 216, D, E, et fig. 217).

État de l'os long à la naissance.

Ce travail et ces dispositions se poursuivent, pour les os longs de l'homme, et en particulier pour le tibia pris comme exemple, jusque vers la naissance, sans modifications notables : à la naissance, l'ossification s'est poursuivie assez loin dans la diaphyse ; le cylindre et le sablier sus-indiqués en occupent une grande longueur (fig. 216, E) ; mais les épiphyses sont encore de cartilage pur ; elles ont augmenté de volume surtout par formation de tissu cartilagineux à la face interne du périchondre.

Fig. 217. — Coupe longitudinale de l'humérus d'un fœtus de chien.

a. Tête (épiphyse supérieure) encore à l'état cartilagineux. — *m*. Os produit par formation enchondrale. — *m'*. Os périostique. — *s*. Zone de cartilage sérié. — *p*. Périoste. — Grossissement de 7 diamètres (Ranvier).

Formation des épiphyses. — A la naissance ou peu après, un phénomène nouveau se produit dans la masse cartilagineuse des épiphyses, ou, pour mieux dire, ce phénomène n'est que la répétition de celui qui avait eu lieu lors de l'apparition du *point primitif d'ossification* (p. 488) dans le milieu de la diaphyse (point qui était apparu vers le trente-cinquième jour de la vie intra-utérine, pour le tibia). Nous pouvons donc dire, sans insister, que dans le centre du cartilage épiphysaire les cellules cartilagineuses se multiplient, et les capsules mères prennent la forme allongée et la disposition du cartilage sérié ; seulement cette sériation n'est pas longitudinale, les boyaux capsulaires ne se disposent pas côte à côte, avec leurs grands axes parallèles, mais ils se placent selon la direction de lignes rayonnant à partir du centre de la masse diaphysaire. Puis la

Prolifération et calcification au centre du cartilage épiphysaire.

partie toute centrale se calcifie. Enfin des vaisseaux capillaires, émanés du périchondre, entrent dans la périphérie de la masse cartilagineuse épiphysaire, pénètrent profondément et, arrivant jusqu'au point calcifié, en éventrent les capsules, pour en remplir les cavités avec les ostéoblastes qui les accompagnent.

Points secondaires d'ossification.

Ainsi se forment, dans les épiphyses, des *points secondaires* d'ossification; le point secondaire d'ossification de l'épiphyse supérieure apparaît, pour le tibia, à l'époque de la naissance (fig. 220, F); celui de l'épiphyse inférieure apparaît vers le dix-septième mois après la naissance (fig. 220, G)[1]. De ces points d'ossification, la formation de l'os se substituant au cartilage se fait en rayonnant sur toute leur périphérie, de sorte que, en partant du centre, on trouve la série des couches ou zones précédemment étudiées d'après la figure 212 (p. 474) : c'est d'abord de l'os spongieux (il s'est édifié, comme dans la diaphyse par dépôt de lamelles osseuses sur des travées directrices de chondrine calcifiée, p. 476 et 488), puis la zone d'ossification (celle où est en train de se faire le dépôt en question), puis la zone ostéoïde ou ossiforme (p. 475), puis la zone de cartilage calcifié, puis la zone de cartilage sérié, et enfin le cartilage normal, qui, par sa prolifération, donne successivement naissance aux couches précédentes, dans le sens inverse de leur énumération, et fournit ainsi incessamment aux éléments ossificateurs les cavités qu'il doit envahir et les travées directrices sur lesquelles il doit former les lamelles osseuses. Avec les progrès de cette

1. Nous l'avons dit, le point diaphysaire d'ossification apparaît toujours le premier. Quant à l'ordre d'apparition des points épiphysaires, pour un os donné, il est soumis à la loi suivante, formulée par Alexis Julien (*Compt. rendu Acad. des sciences*, 11 avril 1892) : *le premier point épiphysaire d'un os long apparaît toujours sur celle de ses extrémités qui est la plus importante au point de vue fonctionnel*. Ainsi, pour citer deux exemples frappants, le membre thoracique est, avant tout, un appareil de préhension dans lequel le rôle le plus important appartient aux articulations dont les mouvements sont les plus variés et les plus étendus, c'est-à-dire aux articulations scapulo-humérale et radio-carpienne; aussi est-ce au niveau de ces deux articulations qu'apparaît le premier point épiphysaire de l'humérus (c'est-à-dire à son extrémité supérieure), du radius et du cubitus (c'est-à-dire à leurs extrémités inférieures). D'autre part, le membre abdominal est, au contraire, avant tout, un appareil de marche et de sustentation, dans lequel le rôle le plus important appartient à l'articulation la plus étendue, la plus solide, c'est-à-dire au genou, et c'est en effet au niveau de cette articulation qu'apparaît le premier point épiphysaire du fémur (condyles) et du tibia (extrémité supérieure).

ossification l'épiphyse arrive à n'avoir plus, comme partie cartilagineuse, qu'une couche ou croûte périphérique, séparée de l'os central par une ligne d'ossification qui est circulaire sur une coupe (ES, fig. 220 en G).

Cartilage de conjugaison. — Mais ces points secondaires d'ossification, en envahissant peu à peu toute la substance cartilagineuse des épiphyses (fig. 221), tendent, du côté de la diaphyse, à se rapprocher de l'os diaphysaire, qui lui-même a continué à marcher vers chacune des épiphyses. Les lignes (lignes limites) d'ossification épiphysaire et diaphysaire ne sont bientôt plus séparées que par une mince couche de cartilage, mesurant environ un millimètre d'épaisseur (fig. 221, H). Cette bande de cartilage résiste à l'envahissement de l'os, en fournissant activement, par chacune de ses faces, du cartilage sérié, du cartilage calcifié et du cartilage ossiforme éventré par les éléments ossificateurs provenant de l'os épiphysaire pour l'une des faces et de l'os diaphysaire pour l'autre. Cette bande de cartilage, interposée entre la diaphyse et chaque épiphyse, est ce qu'on nomme le *cartilage de conjugaison* (CG, fig. 221); c'est sur sa face diaphysaire que tout au début de cet exposé nous avons étudié, d'une manière générale, le processus typique de l'ossification enchondrale (p. 472). Nous voici donc revenus à notre point de départ. Nous pouvons donc bien comprendre maintenant comment ce cartilage de conjugaison continue à servir à la croissance de l'os en longueur, par le fait de son propre accroissement interstitiel à mesure que sur ses deux faces il est dévoré par les éléments ossificateurs (substitution du tissu osseux au tissu cartilagineux, p. 479). Mais cependant il est peu à peu envahi dans toute son épaisseur par ces éléments; alors l'os diaphysaire et l'os épiphysaire se rencontrent au niveau de la ligne qu'il occupait; l'épiphyse se soude à la diaphyse (fig. 221, I), et l'os ne peut plus croître en longueur; pour le tibia c'est vers 21 ans que l'épiphyse supérieure se soude à la diaphyse, vers 17 ans que se soude l'épiphyse inférieure.

L'os épiphysaire et l'os diaphysaire tendent à se rejoindre.

Cartilage de conjugaison interposé.

Sa disparition.

Quand l'os cesse ainsi de croître en longueur, il n'y reste plus, à l'état de tissu cartilagineux, que la mince croûte de car-

tilage des surfaces articulaires, c'est-à-dire des extrémités libres des épiphyses. Ce revêtement n'est pas envahi par l'ossification, mais il conserve cependant dans sa structure des dispositions qui rappellent en partie celles d'un cartilage préparé à cet envahissement; nous avons vu en effet (p. 426) que, dans sa profondeur, au contact de l'os sous-jacent, les capsules ou chondroplastes y affectent la disposition sériée.

Cartilage articulaire seul subsistant.

Périoste. — Pendant que l'os croît en longueur, il croît

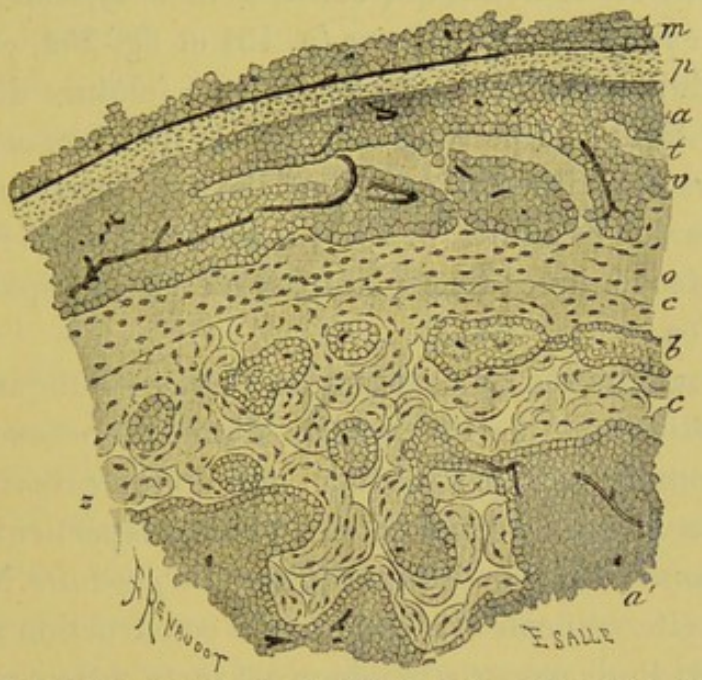


Fig. 218. — Coupe transversale de la diaphyse du radius d'un jeune chien. — Grossissement de 50 diamètres (Ranvier).

De *p* à *c*. Os périostique. — Au-dessous de *c*, os enchondral. — *m*. Faisceaux musculaires coupés en travers et adhérents à la face externe du périoste. — *p*. Périoste. — *a*. Moelle sous-périostique. — *t*. Travée osseuse en voie de formation. — *v*. Vaisseau sanguin. — *o*. Os périostique formé. — *c*. Vestige des travées cartilagineuses qui séparent l'os périostique de l'os cartilagineux. — *b*. Espaces médullaires de l'os cartilagineux. — *c'*. Travées directrices (cartilage calcifié) coupées en travers. — *a'*. Moelle centrale.

aussi en épaisseur, et cet accroissement, nous l'avons vu (p. 482), se fait par le périoste. Nous savons que l'ossification périostique donne lieu à la formation d'un tissu spongieux (fig. 214, p. 481) qui enveloppe l'os enchondral, aussi bien épiphysaire que diaphysaire, de couches de plus en plus épaisses, et d'autant plus épaisses qu'il s'agit d'une région plus voisine de la portion moyenne de la diaphyse (fig. 216, D, E, et fig. 217). Cependant, vers le terme de la croissance, cette ossification periostique tend à s'arrêter, et elle prélude à cet arrêt en modi-

L'ossification périostique change de forme.

fiant d'abord légèrement son processus. Le périoste est devenu plus dense, constitué par du tissu fibreux adulte, moins riche en éléments cellulaires (*p*, fig. 218); il ne présente plus dans l'intervalle de ses faisceaux de riches traînées de jeunes cellules; il n'en a plus qu'une couche régulière à sa face interne; cette couche, formée d'ostéoblastes, produit alors non plus du tissu osseux spongieux, mais des séries régulières de lamelles osseuses disposées circulairement et continues tout autour de l'os; ce sont ces lamelles qui constituent le *système périostique* ou *système fondamental externe* (p. 454 et fig. 202, en *a*). Après avoir produit les lamelles de ce système (clôture de l'ossification périostique), le périoste a épuisé ses derniers ostéoblastes; il est alors constitué tel que nous l'avons décrit comme type du périoste de l'os adulte (p. 457); il est devenu stérile au point de vue ostéogénique; transplanté, il n'est plus capable de produire de l'os.

Puis elle s'arrête.

Remaniements intérieurs de l'os. — Pour ne pas compliquer cette étude de l'*édification* d'une pièce osseuse, nous ne nous sommes occupés jusqu'ici que de son *extension en longueur et en largeur*, négligeant des processus particuliers qui se passent *dans l'intérieur de la masse osseuse produite*. Nous avons comparé cette édification à celle d'une construction architecturale (p. 486). Pour montrer combien est juste cette comparaison, nous pouvons dire que nous ne nous sommes occupés jusqu'à présent que de l'extérieur, de la façade, du plan d'ensemble de l'édifice; mais dans cet édifice l'architecte établit des divisions, remanie la disposition primitive des pièces, perce ici ou supprime une cloison, ailleurs en renforce une autre ou comble des espaces inutiles. De même l'os, qui, d'après ce que nous avons dit, est formé primitivement de substance spongieuse, ne reste pas partout à cet état ; la substance spongieuse est par places largement évidée par suppression de cloisons et ainsi se forme le *canal médullaire;* ailleurs elle est renforcée; ses cloisons sont épaissies, les cavités de ses alvéoles réduites, et ainsi se forme la *substance compacte*. Il nous faut préciser le mode d'origine de ces deux dernières formations. Nous commencerons par la *substance compacte*.

Travail et remaniement intérieurs.

Formation de substance compacte. — La *substance compacte* de la diaphyse se produit selon un processus que nous avons déjà indiqué à plusieurs reprises. L'os spongieux enchondral ou périostique est formé d'alvéoles ou aréoles dont les parois ont eu pour premier point de départ les travées directrices de chondrine calcifiée dans l'os enchondral, les fibres de Sharpey dans l'os périostique; par un mécanisme de résorption dont les *ostéoclastes* sont les agents (p. 468), nombre de ces parois sont résorbées et des alvéoles à cavités plus grandes et surtout plus longues se forment ainsi par fusion de deux ou plusieurs cavités voisines, dont l'ensemble affecte dès lors la forme d'un large canal; puis, sur les parois de ces cavités, au travail de résorption succède un travail d'édification, par lequel les ostéoblastes de la moelle fœtale de la cavité déposent sur ses parois des couches successives de lamelles osseuses emboîtées les unes dans les autres, jusqu'à ce que la lame la plus interne arrive à ne plus circonscrire qu'un canal étroit, qui sera un canal de Havers, les lamelles osseuses concentriques de nouvelle formation représentant par leur ensemble un système de Havers (p. 447, et fig. 202, en *cc*). Comme les larges alvéoles ou larges canaux, qui se comblent ainsi de substance osseuse jusque presque en leur centre, sont placés côte à côte, communiquant par places, séparés ailleurs par les cloisons osseuses primitives, les systèmes de Havers se trouveront également placés côte à côte, en contact par places, séparés ailleurs par les lamelles osseuses des cloisons; ces dernières lamelles représentent ce que, dans l'os compacte, on nomme les *systèmes intermédiaires* (p. 454 et fig. 202, en *d*).

Résorption puis nouvelle édification de lamelles osseuses.

On voit donc que les systèmes intermédiaires contiendront encore des travées directrices de chondrine ossifiée, si ces systèmes, c'est-à-dire les cloisons en question, sont de formation enchondrale, et des travées fibreuses (fibres de Sharpey) si elles sont de formation périostique; mais les systèmes de Havers, qui sont de formation nouvelle, n'en contiendront pas. Voilà pourquoi les fibres de Sharpey sur l'os adulte présentent cette distribution singulière de n'être présentes que dans les systèmes intermédiaires, et non dans les systèmes haversiens.

Explication de la distribution des fibres de Sharpey.

Origine des systèmes intermédiaires Haversiens.

Mais nous avons dit aussi (p. 455) que seulement certains systèmes intermédiaires, et non tous, contenaient des fibres de Sharpey. En voici la raison (voir des schémas de la fig. 219) : Le tissus osseux est soumis à des remaniements incessants : des processus de résorption puis de réparation se succèdent alternativement à plusieurs reprises. Ainsi les ostéoclastes, après que des systèmes de Havers ont été édifiés (fig. 219, A), viennent les détruire en partie, creusant de nouvelles larges

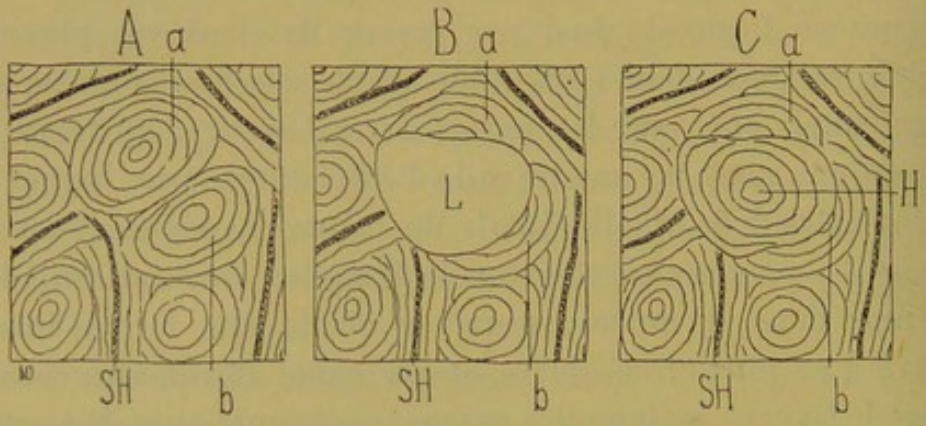


Fig. 219. — Schéma montrant comment se forment les systèmes *intermédiaires haversiens*, ou systèmes intermédiaires ne contenant pas de fibres de Sharpey.

En A. La substance osseuse compacte primitive ; elle montre uniquement des systèmes de Havers complets, et des systèmes intermédiaires contenant chacun une fibre de Sharpey (S H).

En B. Un travail de résorption a creusé, en L, une large cavité, produite aux dépens des systèmes de Havers *a* et *b* du schéma A, lesquels ont disparu en partie.

En C. Cette cavité (L, schéma B) a été le siège d'une nouvelle production osseuse qui a édifié à sa place un système de Havers (H, son canal de Havers) ; il en résulte que les segments *a* et *b* des systèmes de Havers préexistants (*a* et *b* du schéma A) ne figurent plus que des systèmes intermédiaires, mais des *systèmes intermédiaires haversiens*, c'est-à-dire ne contenant pas de fibres de Sharpey.

aréoles aux dépens de deux ou trois systèmes haversiens contigus, dont quelques fragments seuls restent intacts (fig. 219, en B) ; puis, dans la cavité (L) de cet alvéole de nouvelle formation, les ostéoblastes reprennent leur travail édificateur et la comblent en la transformant en un système de Havers de seconde génération (H, fig. 219, en C) ; rien de particulier ne distingue ce nouveau système de Havers ; mais les débris, les segments des systèmes haversiens précédents (*a*, *b*, sur la série des schémas, A,B,C, de la figure 219), qui sont demeurés à la périphérie de ce nouveau système, puisque celui-ci a été édifié aux dépens d'une partie de l'emplacement primitif des premiers,

ces débris figurent désormais des systèmes intermédiaires; or, ces systèmes intermédiaires de seconde génération (*a*, *b*, fig. 219, C) se distinguent des systèmes intermédiaires primitifs en ce qu'ils ne contiennent pas, ne peuvent pas contenir de fibres de Sharpey, puisqu'ils n'en possédaient en aucune de leur partie lorsqu'ils étaient des systèmes haversiens complets et n'étaient pas encore déchus de ce rang pour tomber à celui de systèmes intermédiaires. Ces systèmes intermédiaires, dépourvus de fibres de Sharpey, sont à juste titre désignés sous le nom de *systèmes intermédiaires de Havers* ou *haversiens*, pour les distinguer des systèmes intermédiaires périostiques, lesquels présentent des fibres de Sharpey.

Systèmes intermédiaires haversiens, sans fibres de Sharpey.

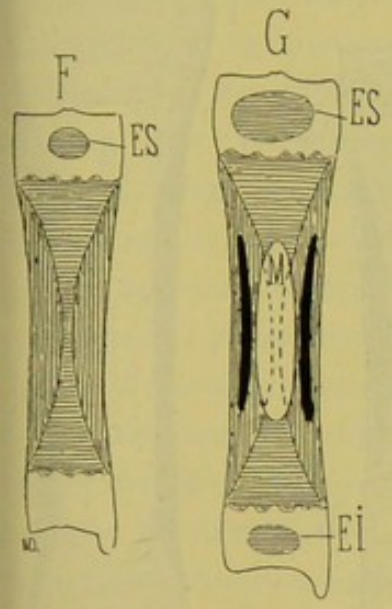


Fig. 220. — Suite de la formation d'un os long (Suite aux schémas de la fig. 216).

En F. Apparition du point d'ossification dans le cartillage épiphysaire de l'extrémité supérieure (ES).

En G. Apparition du point d'ossification dans le cartilage épiphysaire de l'extrémité inférieure (EI). — En même temps se produit, dans la diaphyse, la substance osseuse compacte (figurée en noir), et d'autre part le canal médullaire (M); la ligne à traits interrompus marque les limites entre l'os enchondral et l'os périostique résorbés pour la formation de ce canal (comparer avec le schéma F).

Ainsi il devrait y avoir dans l'os compacte trois catégories de systèmes intermédiaires : des systèmes intermédiaires haversiens sans fibres de Sharpey; des systèmes intermédiaires avec fibres de Sharpey; et des systèmes intermédiaires avec travée centrale de chondrine calcifiée. En réalité, il n'y en a guère, sur l'os achevé, que deux catégories, celles qui viennent d'être énumérées en premier lieu; la troisième, avec travée de cartilage (chondrine calcifiée), est très rare, et n'existe presque jamais dans la substance compacte des parois de la diaphyse; c'est que ces derniers systèmes intermédiaires représentent l'ossification enchondrale, et que, dans la diaphyse, l'os enchondral primitif a complètement disparu (fig. 221, en I), par le fait du travail de résorption qui amène la production du *canal médullaire*, dont il nous reste à parler.

Origine des autres systèmes intermédiaires.

L'os primitivement plein, s'évide en son centre.

Formation du canal médullaire. — Le *canal médullaire*, dont nous avons jusqu'ici négligé de parler, apparaît cependant de très bonne heure. En même temps que l'os s'accroît en longueur et en épaisseur, il s'évide à sa partie centrale, d'abord dans la portion moyenne de sa diaphyse (M, fig. 220); les ostéoclastes érodent et résorbent les cloisons du tissu spongieux primitif, et transforment ses avéoles en une large cavité centrale; seulement cette cavité ne se comble pas, comme cela a lieu ailleurs, par un travail de réparation succédant à celui de résorption; elle demeure, remplie seulement par des vaisseaux, des ostéoblastes, des ostéoclastes, par tous les éléments de la moelle fœtale en un mot. Les ostéoclastes continuent leur travail destructeur (*résorption modelante*), qui a bientôt fait disparaître tout l'os enchondral, dans la partie moyenne de la diaphyse du moins (M, fig. 220), et qui entame les couches osseuses d'origine périostique (fig. 221). Ainsi se forme la cavité cylindrique qui occupe le centre de la diaphyse des os longs, et se continue à ses deux extrémités avec les alvéoles du tissu spongieux des épiphyses.

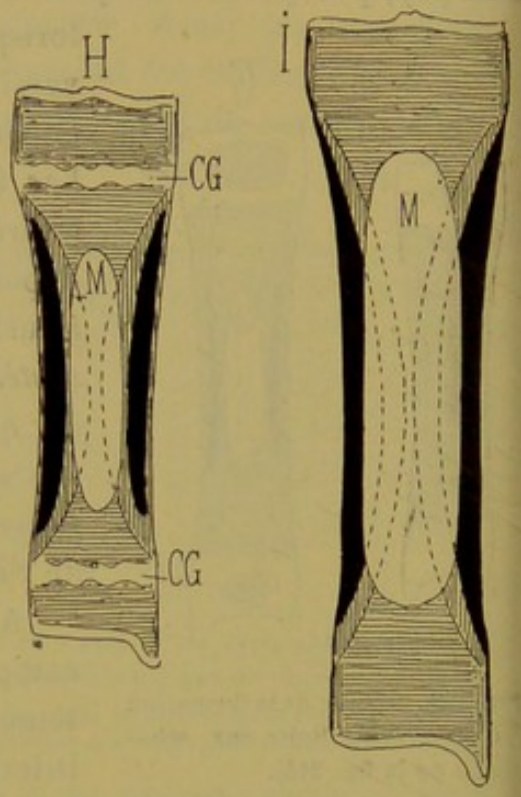


Fig. 221. — Schéma des dernières phases de l'ossification d'un os long.

En H. Il n'y a plus à l'état cartilagineux (à part les *surfaces articulaires*) que les deux cartilages de conjugaison (CG, CG).

En I. Les cartilages de conjugaison ont disparu; les épiphyses sont soudées à la diaphyse. — Celle-ci est formée, dans sa plus grande étendue, de substance compacte (figurée en noir) et creusée d'un large canal médullaire résultant de la résorption non seulement des substances spongieuses d'origine enchondrale et périostique, mais encore d'une partie de la substance compacte précédemment formée, comme le font comprendre les lignes pointillées qui marquent, dans ce canal médullaire, les anciennes limites de ces substances préexistantes.

Résorption modelante entamant l'os enchondral puis l'os périostique.

Cette résorption modelante s'arrête à peu près au moment où s'arrête l'accroissement lui-même de l'os; alors les éléments

de la moelle fœtale subissent la transformation graisseuse qui aboutit à la production de la moelle jaune ou adipeuse (p. 467) ; à la périphérie de cette moelle en transformation, les éléments conjonctifs se condensent en une mince et délicate membrane, dite périoste interne ou endoste (p. 467). Or les ostéoblastes de cette périphérie accomplissent un dernier travail réparateur ; ils édifient à la surface interne de l'os de vastes lamelles osseuses plus ou moins régulièrement concentriques à l'axe même de l'os ; ce sont ces lamelles, représentant comme la clôture de l'ossification du côté de la cavité médullaire, qui forment ce que, sur l'os achevé, on a appelé le *système médullaire* ou *système fondamental interne* (fig. 202, *b*, p. 447).

Production des lamelles du système médullaire.

Résumé et questions diverses. — On voit que l'étude de l'édification d'une pièce osseuse nous rend compte de l'existence et des dispositions de toutes ses parties si complexes : nous venons en effet de voir, de par leurs origines, ce que sont les systèmes de lamelles dits périostiques, médullaires, haversiens, et les diverses catégories de systèmes intermédiaires.

Explication de faits classiques expérimentaux.

Cette étude nous rend également compte des faits constatés dans les expériences de Duhamel, Troja, Flourens, etc. Dans l'expérience type, avons-nous dit (p. 480), un fil d'argent, placé annulairement autour d'une diaphyse en voie de croissance, est bientôt recouvert de tissu osseux ; mais, bien plus, on le retrouve plus tard dans le canal médullaire. Duhamel avait expliqué ce fait en disant que l'os se dilate par une extension de ses diverses couches, et que, par suite, il est coupé par le fil d'argent ; c'est Hunter qui donna la véritable explication du fait, en faisant remarquer que la moelle corrode l'os, lui fait subir une résorption (*résorption modelante de Hunter*), de sorte que le fil métallique, successivement recouvert en dehors par de l'os nouveau, se trouve dénudé en dedans par disparition de l'os ancien, et finalement est placé dans le canal médullaire.

Dans ces dernières années, on s'est demandé si l'accroissement de l'os ne pourrait pas avoir encore d'autres sources que le cartilage de conjugaison et le périoste, lesquels président à un accroissement par *apposition*, et on a pensé qu'il pourrait y avoir aussi un accroissement *interstitiel*, par *intussuscep-*

tion, c'est-à-dire par épaississement des lamelles osseuses après leur formation. H. Meyer et C. Ruge se sont faits les défenseurs de ce mode d'accroissement, et ont invoqué en sa faveur ce fait que les intervalles qui séparent les ostéoplastes seraient plus considérables dans l'âge adulte que dans la jeunesse. Le fait est en partie exact, mais il doit recevoir une autre interprétation : si on mesure la distance qui sépare le contour de deux ostéoplastes, on constate que cette distance s'accroît en effet avec l'âge ; mais si on mesure la distance qui sépare le centre de deux ostéoplastes, on ne constate aucune différence selon les âges ; c'est qu'en effet, dans le premier cas, l'accroissement apparent de l'intervalle entre deux ostéoplastes est dû au rétrécissement de la cavité de ces ostéoplastes, à l'intérieur desquels la cellule osseuse continue à déposer de la substance intercellulaire de manière à diminuer l'étendue de sa prison. Ce rétrécissement peut aller assez loin pour réduire l'ostéoplaste à l'état d'une simple fente dont la largeur ne dépasse guère celle d'un canalicule primitif ; Ranvier a donné le nom de *confluents lacunaires* à ces fentes résultant de l'atrophie d'un ostéoplaste (*b*, fig. 203, p. 448), et l'on reconnaît que telle est bien en effet leur origine, à ce que des canalicules primitifs en partent et s'anastomosent avec ceux d'ostéoplastes voisins mieux conservés (fig. 203).

Il n'y a pas d'accroissement interstitiel.

Explication des *confluents lacunaires*.

Du reste, les recherches expérimentales d'Ollier ne laissent aucun doute sur la non-existence de cet accroissement interstitiel ; il implante deux chevilles, l'une au-dessus de l'autre, dans la diaphyse d'un jeune animal ; quand l'accroissement de l'os s'est fait, ces deux chevilles sont à la même distance l'une de l'autre que le jour de leur implantation ; donc la diaphyse, une fois formée, ne croît plus en longueur par elle-même. D'autre part, il enlève les cartilages de conjugaison, et il voit s'arrêter l'allongement de l'os ; donc cette diaphyse, qui ne croît pas par un travail interstitiel, ne peut croître que par l'apposition qui se fait à ses deux bouts, grâce à la présence du cartilage de conjugaison. Ollier a varié à l'infini ces expériences, dont il nous suffira d'avoir donné ces cas typiques.

Expériences décisives d'Ollier.

Jusqu'ici nous n'avons parlé que des os longs, formés

d'une diaphyse et d'épiphyses. L'édification d'un os court ne mérite pas de nous arrêter ; elle se fait comme celle d'une épiphyse (p. 491) qui serait indépendante. Du centre part une ossification enchondrale qui gagne en rayonnant vers toute la périphérie ; le périoste produit finalement la croûte de tissu compacte qui forme une écorce sur les parties non articulaires de l'os court. De même on concevra, sans que nous y insistions, quel doit être le mode d'édification des os plats précédés d'un modèle cartilagineux, tels que l'omoplate (ne pas les confondre avec les os plats, sans ébauche cartilagineuse, tels que les os de la voûte du crâne, ou os fibreux, p. 483). Os courts et os plats.

Édifications osseuses simplifiées. — D'après cette étude de l'édification d'un os long, nous voyons que, pour la diaphyse, l'ébauche cartilagineuse ne sert qu'à donner le modèle primitif de l'os, mais que ce modèle est détruit ensuite (formation du canal médullaire), alors même que de l'os (os enchondral) s'y est substitué. On pourrait donc concevoir *a priori* des cas où ce modèle, après avoir servi à soutenir et à modeler l'écorce périostique formée autour de lui, serait détruit à l'état de cartilage, sans passer par les phases de l'ossification enchondrale. C'est ce qu'on peut appeler une *édification osseuse simplifiée*, puisqu'il n'y a alors d'autre processus d'ossification que le travail périostique et que le cartilage préexistant demeure à l'état de cartilage, puis est résorbé purement et simplement, exactement comme lorsqu'un artiste brise le moule de sa statue, et avec cette seule différence que, dans ce dernier cas, il s'agit d'un moule extérieur, et dans le premier, d'un moule intérieur. Or cette ossification simplifiée se réalise chez un grand nombre de vertébrés autres que les mammifères : les os longs des oiseaux, ceux de la grenouille, sont dans ce cas, et nous regrettons de ne pouvoir entrer ici dans ces questions d'histogénèse comparée, qui nous entraîneraient trop loin ; mais nous devions les signaler, puisqu'un pareil mode d'édification se retrouve chez les mammifères, pour un seul os, il est vrai, pour le maxillaire inférieur (et aussi, jusqu'à un certain point, pour la cloison et la voûte des fosses nasales). Ossification réduite à l'élaboration périostique.

Le maxillaire inférieur (branche horizontale) est d'abord

Cas du maxillaire inférieur (cartilage de Meckel).

représenté par un modèle cartilagineux connu sous le nom de *cartilage de Meckel*. Or, dans ce cartilage, il n'apparaît aucun point d'ossification ; mais, dans le tissu conjonctif qui l'entoure, se produit une ossification semblable à celle qui donne naissance aux os de la voûte du crâne ; le cartilage de Meckel sert de soutien à la pièce osseuse, d'origine fibreuse, qui se produit ainsi, mais il n'est pas envahi lui-même par l'ossification ; sur des coupes de la mâchoire de fœtus humain, on le retrouve intact à la face interne et postérieure de l'os maxillaire auquel il fournit un point d'appui. Plus tard, il est attaqué par les vaisseaux, et on pourrait croire qu'il va être le siège d'une ossification enchondrale ; mais il n'en est rien, les vaisseaux ouvrent, il est vrai, ses capsules cartilagineuses, mais c'est pour résorber graduellement la substance intercellulaire et non pour édifier des lamelles osseuses sur des travées directrices, de sorte que finalement le cartilage de Meckel disparaît ; ce cas nous montre bien la transition entre les os de membrane ou os fibreux de la voûte du crâne (la clavicule rentre aussi en partie dans cette catégorie) et les os précédés d'un modèle cartilagineux.

Cas plus simple des tendons des oiseaux.

Enfin l'édification d'une portion osseuse peut se faire d'une manière plus simple encore, par calcification de faisceaux conjonctifs et transformation directe en cellules osseuses des cellules conjonctives disposées à la surface de ces faisceaux. Tel est le mode de production des tendons osseux des oiseaux. Chez ces vertébrés, les tendons fléchisseurs des doigts sont, sur une partie de leur longueur, transformés en de véritables aiguilles d'os. Ces os sont constitués par des faisceaux tendineux calcifiés, c'est-à-dire, en définitive, par d'immenses *fibres de Sharpey*, placées parallèlement côte à côte, et dans l'intervalle desquelles sont des cellules osseuses bien caractérisées (ostéoplastes avec leurs canalicules primitifs), entourées de substance osseuse proprement dite (osséine et sels calcaires de l'os).

Distribution du tissu osseux. — Tout ce qui précède met en évidence les rapports du tissu osseux avec le tissu conjonctif. Le tissu osseux est du tissu conjonctif transformé ; il n'apparaît pas d'emblée chez le tout jeune embryon : sa forma-

Le tissu osseux est d'apparition tardive.

tion est relativement tardive, et on trouve déjà toutes les espèces diverses de tissus bien différenciées et caractérisées comme dérivés blastodermiques, alors qu'on peut ne rencontrer encore aucune trace de tissu osseux. Celui-ci a besoin, pour se former, de parties conjonctives déjà bien caractérisées par leurs faisceaux de fibrilles ; bien plus, il a d'ordinaire besoin d'être précédé par un modèle cartilagineux qui figure par avance la place et la forme dans laquelle l'os doit s'édifier.

Octogéniquement.

Le tissu osseux nous apparaît donc ontogéniquement, c'est-à-dire chez un être donné, comme la forme de tissu de substance conjonctive, de tissu de soutien, la plus perfectionnée et par suite la plus tardive.

Et phylogéniquement.

Il en est de même phylogéniquement, c'est-à-dire en considérant la série des êtres ; là encore il est la forme la plus récente et la plus perfectionnée des substances squelettiques. Pour le démontrer, il suffira de dire qu'il n'existe que chez les vertébrés. On sait que chez les invertébrés le squelette, extérieur, disposé en carapaces, est formé de chitine, substance organique qui peut être infiltrée de sels calcaires, et qui est produite par les cellules de l'épiderme. Chez les vertébrés les plus inférieurs, il n'y a pas encore de squelette osseux ; la corde dorsale et diverses formations conjonctives sont alors à peu près les seuls organes de soutien (amphioxus, cyclostomes) ; puis apparaît le cartilage, avec, chez les poissons cartilagineux, des dispositions calcifiées qui sont comme un effort vers la production de tissu osseux ; mais ce n'est que chez les batraciens, les oiseaux et les mammifères que nous trouvons le tissu osseux dans ses formes complètes de développement.

Distribution chez les vertébrés supérieurs.

Chez ces vertébrés, il forme des organes très divers : des plaques cutanées chez le tatou, la tortue, etc. ; la sclérotique chez les oiseaux ; une partie des cornes chez les ruminants (bois du cerf) ; un mandrin osseux dans le pénis d'un grand nombre de mammifères (chien), etc. Enfin, chez l'homme, il forme essentiellement toutes les pièces du squelette et le cément des dents ; mais la masse principale de la dent, l'ivoire, est un véritable tissu osseux dont les éléments sont disposés selon une ordonnance spéciale, particulièrement simple. Nous devons

donc étudier la composition histologique des dents pour faire suite et pour ainsi dire conclusion à celle des os.

CHAPITRE XXIV

TISSUS DES DENTS

L'étude des dents va nous montrer diverses formes de tissu osseux associées entre elles, et associées avec une formation calcaire (*émail*) dérivée d'un épithélium. Nous rappellerons que, à toute dent, on distingue deux portions : la *couronne*, ou partie libre, qui forme en moyenne environ le tiers de la longueur de l'organe ; la ou les *racines* qui en forment les deux tiers et qui sont implantées dans la cavité alvéolaire du maxillaire. La limite de la racine et de la couronne est marquée par un sillon, dit *collet* de la dent. Enfin la dent est creusée d'une cavité centrale qui s'étend dans la couronne comme dans la racine et qui contient la *pulpe dentaire*, masse de tissu conjonctif. L'extrémité de la racine est percée d'un orifice qui donne accès aux nerfs et vaisseaux allant se ramifier dans la pulpe (fig. 222).

Diverses parties d'une dent.

1° CONSTITUTION HISTOLOGIQUE DES DENTS

Toute la dent est formée d'une substance dure particulière dite *ivoire*, qui circonscrit la cavité centrale renfermant la *pulpe* (fig. 222) ; mais cet ivoire n'est nulle part à nu ; en effet la racine est revêtue du *cément*, et la couronne est revêtue de l'*émail*. Nous avons donc à étudier la composition histologique de l'ivoire, de la pulpe, du cément et de l'émail.

Divers tissus d'une dent.

1° Ivoire. — L'*ivoire* ou *dentine* forme la plus grande partie de la dent ; c'est elle qui, dans les dents si volumineuses, dites défenses, de l'éléphant ou du narval, constitue une masse qui peut atteindre plusieurs mètres de longueur ; son aspect général est celui d'une substance osseuse, mais plus dure et plus blanche que celle de l'os même le plus compacte. Comme pour le tissu

osseux (p. 439), on étudie l'ivoire soit sur une dent sèche et macérée, dont on obtient de fines lames en en détachant une tranche qu'on use sur une pierre à repasser, soit sur une dent fraîche qu'on coupe au rasoir après décalcification par les acides (p. 442).

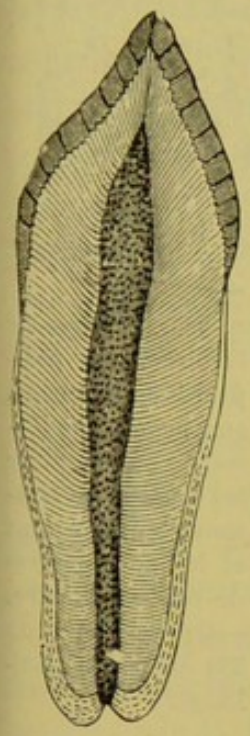


Fig. 222. — Les substances constituantes d'une dent (dent incisive de l'homme coupée selon son axe). — La couronne de la dent est dirigée en haut et revêtue de la couche d'*émail*. — La racine, dirigée en bas, est revêtue de sa couche de *cément*. — L'axe de la dent est occupé par la cavité dentaire, circonscrite par l'*ivoire* et remplie par la *pulpe dentaire*.

Sur une coupe parallèle à l'axe d'une *dent sèche* et passant par cet axe, la substance de l'ivoire présente, à un faible grossissement, un aspect strié (fig.222), les stries marchant de la surface interne vers la surface externe, c'est-à-dire de la cavité de la pulpe vers l'émail, pour la couronne, et vers le cément, pour la racine. Avec un plus fort grossissement on reconnaît que cet aspect est dû à la présence de canaux dits *tubes* ou *canaux de l'ivoire* (*a*, fig. 224), qui se dessinent en noir foncé, sur la préparation faite à sec, comme se dessinent les ostéoplastes dans les mêmes conditions (p. 440) et pour la même raison, à savoir qu'ils sont remplis d'air. Ces *canaux de l'ivoire*, déjà vus par Leeuwenhoek en 1673, traversent toute l'épaisseur de l'ivoire, et perpendiculairement à celle-ci, c'est-à-dire qu'ils sont irradiés selon des rayons qui partiraient du centre de la dent (fig 222); ils sont légèrement onduleux, distants les uns des autres de 5 à 10 μ, larges en moyenne de 2 μ, et émettent latéralement, sur leur parcours, des ramuscules plus fins qui s'arborisent et s'anastomosent avec ceux des canaux voisins (fig. 223 et 224). Leur extrémité interne est large (5 μ) et s'ouvre dans la cavité centrale de la dent; à une certaine distance de cette extrémité, les canalicules se bifurquent, et marchent dès lors côte à côte, en ondulant; leurs extrémités externes sont fines, mais, arrivées dans les couches les plus superficielles de l'ivoire, elles s'anastomosent en se dilatant, de manière à former

Tubes ou canaux de l'ivoire.

des confluents étoilés plus ou moins nombreux selon les régions (confluents lacunaires, espaces interglobulaires de Czermak; *b*, *c*, fig. 224).

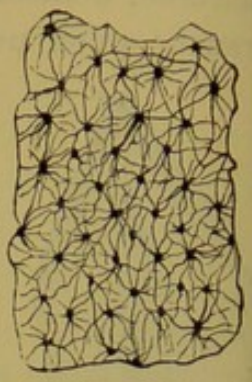


Fig. 223. — Coupe de l'ivoire, faite perpendiculairement aux *canaux de l'ivoire*, pour montrer les canalicules latéraux qu'ils émettent et les anastomoses de ces canalicules. — Grossissement de 350 diamètres (Kölliker).

Ces canaux renferment les fibres de la dentine.

Sur la coupe d'une dent fraîche, non macérée, on voit que ces canalicules de l'ivoire sont occupés par un fin cylindre de substance molle et transparente; ce sont les *fibres de la dentine* ou *fibres de Tomes*, du nom de l'anatomiste anglais qui les a aperçues le premier (1853). Ces fibres se dichotomisent et se ramifient comme les canaux qui les renferment; à leurs extrémités externes, dans les confluents lacunaires, elles forment un fin réseau anastomotique, qui remplit ces lacunes, sans que rien permette de constater en celles-ci quelque chose qui représente une cellule (corps protoplasmique avec un noyau); mais à leur extrémité interne, plus large, elles plongent dans la cavité de la pulpe et là se continuent chacune avec un corps cellulaire volumineux, avec une cellule dite *odontoblaste* que nous étudierons dans un

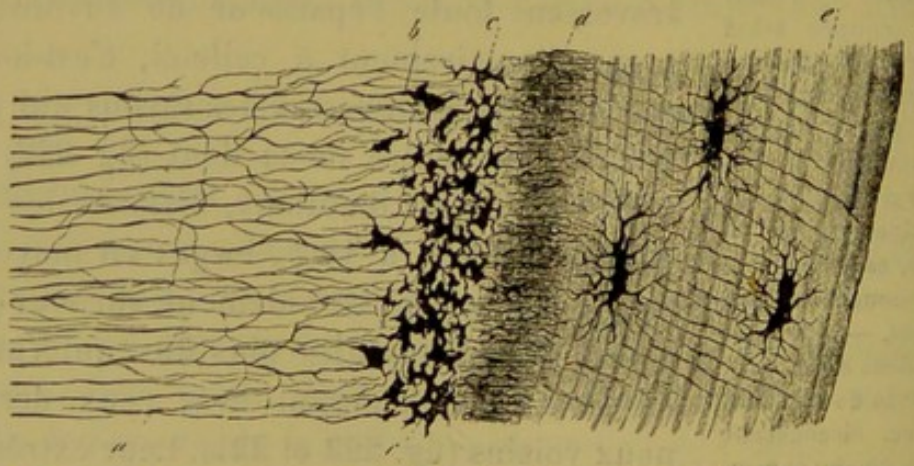


Fig. 224. — Ivoire et cément de la racine d'une dent incisive de l'homme.
a. Canaux de l'ivoire. — *b* et c. Espaces interglobulaires ou *confluents lacunaires*. — *d*. *e*. Le cément avec ses gros ostéoplastes. — Grossissement de 350 diamètres (Kölliker).

Fibres protoplasmiques (émanées des odontoblastes).

instant et dont elles sont un prolongement (fig. 229 et 230). Les fibres de Tomes sont donc de nature protoplasmique; elles sont aux odontoblastes ce que sont aux cellules osseuses les fins pro-

longements qui occupent les canalicules primitifs de l'os (p. 443).

La substance dans laquelle sont creusés les canaux de l'ivoire (*substance fondamentale* de l'ivoire) est très analogue à la substance fondamentale du tissu osseux; elle est formée d'une substance organique identique à l'osséine (p. 444), imprégnée de sels calcaires; seulement la proportion de sels calcaires est ici plus considérable que dans l'os (70 à 80 ou lieu de 60 p. 100); ces sels calcaires sont les mêmes que pour le tissu osseux, avec cependant, parfois, une proportion plus grande de phosphate de magnésie. Comme pour le tissu osseux, la portion de substance fondamentale qui forme la paroi immédiate des canaux paraît avoir une composition, un état de condensation un peu différent, car, après décalcification et coction, on peut isoler cette paroi, comme on peut isoler celle des ostéoplastes et de leurs canalicules (voir, ci-dessus p. 442, la question de la cellule osseuse de Virchow).

Substance fondamentale analogue à celle de l'os.

2° Pulpe dentaire. — Odontoblastes. — Nous devons parler de la pulpe aussitôt après l'étude de l'ivoire, car nous achèverons par là l'histoire de celui-ci, c'est-à-dire de ses éléments anatomiques, de ses fibres de Tomes.

Rapports intimes de l'ivoire et de la pulpe.

La pulpe dentaire est une masse molle, rougeâtre ou seulement rosée, dans laquelle il faut distinguer une masse centrale, de beaucoup la plus considérable, et une mince couche périphérique appliquée à la surface interne de l'ivoire.

La masse centrale ou *corps de la pulpe* est formée d'un tissu conjonctif délicat, c'est-à-dire d'un réseau de fins faisceaux conjonctifs, avec substance amorphe en partie muqueuse; il y a beaucoup de vaisseaux et de nerfs; les cellules conjonctives, chez l'adulte, y sont relativement rares (D, fig. 229, p. 521).

Partie centrale.

Au contraire les cellules sont nombreuses dans la *couche périphérique :* on trouve d'abord, comme transition entre la masse centrale et la couche périphérique, une rangée simple ou double, plus ou moins régulière, de cellules conjonctives étoilées, anastomosées entre elles (*stratum intermedium; c*, fig. 229); puis, constituant la couche périphérique proprement dite, une rangée de grosses cellules placées côte à côte, et dites *odontoblastes* (fig. 229 *b;* et 230, OD). Ce sont des cellules

Partie périphérique (odontoblastes).

ovoïdes, dont le grand axe est perpendiculaire au plan de la couche qu'elles forment, et par suite perpendiculaire aussi à la surface interne de l'ivoire; elles sont longues de 30 μ en moyenne, larges de 12 à 14 μ; le noyau, très volumineux (presque de 10 μ de diamètre), est placé dans l'extrémité interne de la cellule (fig. 230), extrémité qui paraît émettre un mince prolongement s'anastomosant aussitôt avec une cellule étoilée du *stratum intermedium*. L'extrémité externe de chaque odontoblaste s'effile et se prolonge en une sorte de queue, laquelle, pénétrant dans l'ouverture d'un canal de l'ivoire, y poursuit son trajet sous la forme de fibre de Tomes.

Analogies de l'ivoire avec le tissu osseux.

En présence de cette disposition, un rapprochement s'impose à l'esprit : on ne peut s'empêcher de comparer l'odontoblaste à une cellule osseuse volumineuse, dont tous les fins prolongements seraient condensés, sur un seul côté, en un énorme prolongement, la fibre de Tomes ; les canaux de l'ivoire seraient alors les homologues des canalicules primitifs de l'os. L'ivoire, depuis sa surface interne jusqu'à sa limite externe représenterait une demi-lamelle osseuse, qui, en effet, serait située sur un seul côté de l'odontoblaste, et non sur les deux faces de la cellule osseuse. En d'autres termes, l'odontoblaste serait une cellule osseuse n'ayant sécrété de substance fondamentale (osséine calcifiée) que sur un de ses côtés (extrémité externe de l'odontoblaste). Nous verrons que le mode de développement de l'ivoire confirme entièrement ces vues *a priori*.

Richesse en nerfs de la pulpe dentaire.

Nous venons de voir que la pulpe est riche en fibres nerveuses. Ce sont des fibres à myéline qui forment de petits plexus dans le centre de la pulpe, puis se dirigent vers sa périphérie, en perdant leur myéline et se réduisant chacune à l'état de cylindre-axe nu. D'après les récentes recherches de Retzius[1], ces cylindres-axes se terminent par des ramifications à la surface des odontablastes, de la même manière que se terminent divers nerfs de sensibilité à la surface, c'est-à-dire au contact (sans continuité) de cellules dites sensorielles (voir 7e part., chap. XLI et XLII).

1. G. Retzius. *Biologische Untersuchungen*, t. IV, Stockholm, 1892 (ch. VIII, p. 65. *Zur Kenntniss der Nerveneudigungen in den Zähnen*).

La cavité centrale de la dent est plus large et la pulpe plus abondante chez les jeunes sujets; avec l'âge, ces parties se réduisent, et chez le vieillard la pulpe n'est souvent plus représentée que par un mince filet central de tissu conjonctif.

3° Émail; prismes adamantins. — L'émail forme sur la couronne un revêtement d'un blanc éclatant à reflets légèrement bleuâtres. Il est plus dur qu'aucune autre partie de la dent; dur comme le diamant, a-t-on pu dire; d'où le nom d'*adamantin* (αδαμας, diamant) donné à toutes ses parties. Il forme une couche de 1 millimètre d'épaisseur en moyenne; son maximum de puissance est au niveau du sommet de la couronne (fig. 222); il s'amincit en allant vers le collet, au niveau duquel il est, sur une très petite étendue, recouvert par le cément. Qu'on l'examine sur une pièce sèche ou sur une dent fraîche, il offre à peu près le même aspect au microscope, c'est-à-dire qu'il ne présente ni cavités ni canalicules qui puissent être remplis d'air et par suite se dessiner en noir.

Dureté comparée à celle du diamant.

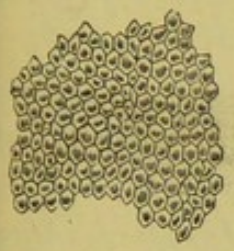


Fig. 225. — Surface de l'émail, montrant les extrémités des prismes de l'émail (chez le veau). — Grossissement de 350 diamètres (Kölliker).

En effet l'émail est formé de *prismes* massifs très longs, placés côte à côte et serrés les uns contre les autres (fig. 225, 226 et 230). Ces prismes adamantins sont implantés perpendiculairement à la surface de l'ivoire : quand la coupe les intéresse transversalement, perpendiculairement à leur axe, on voit qu'ils sont hexagonaux, à six faces, et leur ensemble dessine alors une mosaïque élégante et régulière (fig. 225). Ils sont de longueurs très diverses, en rapport avec l'épaisseur de la couche qu'ils forment, car l'émail, même au sommet de la dent, n'est que d'une seule rangée (sans-stratification) de ces prismes; ils peuvent donc avoir une longueur supérieure à un millimètre; par contre, leur largeur est toujours la même et égale à 5 μ au maximum. Lorsqu'ils sont vus en coupe longitudinale, ou isolés après macération dans les acides, ils paraissent striés en travers, comme s'ils étaient formés de lamelles superposées en pile. Ils sont accolés les uns aux autres par une sorte de ciment

Composé de prismes.

En une seule rangée.

interstitiel qui résiste davantage aux réactifs, car, par l'action des acides, il arrive un moment où la décalcification portant principalement sur la coupe des prismes et ménageant leurs lignes de ciment interstitiel, il se produit une véritable lamelle perforée comme certaines découpures à l'emporte-pièce.

Ces prismes adamantins sont, avons-nous dit, disposés côte à côte, mais ils sont cependant groupés en faisceaux distincts et ce sont seulement les prismes d'un même faisceau qui sont exactement parallèles entre eux ; les faisceaux sont au contraire un peu obliques l'un par rapport à l'autre, et se recouvrant légèrement, ce qui produit, vers le sommet de la couronne, un aspect strié de l'émail, striation imitant une stratification qui n'existe pas en réalité.

Mais par groupes ou faisceaux.

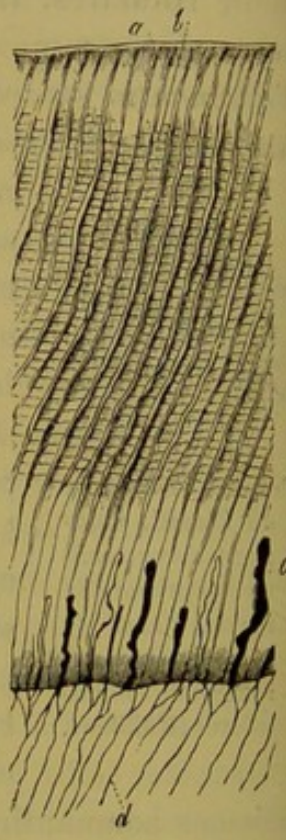


Fig. 226. — Ivoire et émail de l'homme.

a. Cuticule de l'émail. — *b*. Prismes de l'émail. — c. Cavités lacunaires vers leurs extrémité profondes. — *d*. Ivoire. — Grossissement de 350 diamètres (Kölliker).

Ces prismes adamantins sont formés d'une substance organique infiltrée de sels calcaires. Le fait frappant, c'est la très faible proportion de cette matière organique, qui ne forme environ que 4 p. 100 de la masse totale ; sa nature chimique n'est pas encore bien définie, mais on sait qu'elle ne donne pas de gélatine par la coction ; et en effet, le développement de l'émail nous montrera que la substance adamantine n'appartient pas au groupe des tissus conjonctifs ou collagènes, mais dérive d'une formation épithéliale. La matière minérale, qui représente 96 p. 100 de l'émail, est formée des mêmes sels que celle de l'os, mais dans des proportions différentes ; il y a, pour 100 de cendres, 85 de phosphate de chaux, 2 de phosphate de magnésie, 9 de carbonate de chaux ; et de plus 3 à 4 de fluorure de calcium.

Leur richesse en sels calcaires.

Sur la couronne des dents de tout jeunes sujets, alors qu'elles n'ont encore subi aucune usure, Nasmyth a décrit, en 1839,

une cuticule (*cuticule de l'émail* ou *cuticule de Nasmyth*), qui paraît formée de squames très fines intimement accolées et inattaquables par les acides. Cette cuticule (*a*, fig. 226) a une épaisseur de 1 μ. La nature et la signification de cette cuticule ont longtemps exercé la sagacité des histologistes ; on doit peut-être la confondre avec la *membrane préformative* (ci-après) ; on l'a considérée comme représentant un vestige de la couche de cément coronaire qu'on trouve chez certains animaux ; nous verrons, par l'étude du développement de la dent, qu'elle est surtout un reste de l'organe de l'émail, partie bien définie du sac ou follicule dentaire. Cuticule de l'émail.

4° Cément. — Le cément revêt toute la racine de la dent, et, au niveau du collet, revêt une très faible et mince partie de l'émail ; il est mince lui-même au niveau de ce collet, puis s'épaissit (fig. 222) en allant vers le sommet de la racine où il peut parfois atteindre jusqu'à 3 millimètres d'épaisseur.

Son aspect et sa dureté rappellent entièrement la substance osseuse, et en effet le cément, dit aussi *cortical osseux*, est de l'os ; chez les jeunes sujets, c'est de l'os à un état schématiquement simple, c'est-à-dire sans canaux de Havers, mais formé simplement d'ostéoplastes épars dans une substance fondamentale, plus ou moins disposée en lamelles osseuses. Les ostéoplastes du cément (fig. 224) sont remarquables par leur volume et leurs formes irrégulières ; les canalicules primitifs auxquels ils donnent naissance sont aussi très irrégulièrement disposés ; les uns sont fins ; les autres épais et se bifurquant capricieusement. Ils contiennent une cellule osseuse munie de prolongements qui parcourent les canalicules primitifs et leurs branches. La substance fondamentale, dans laquelle sont creusés ces ostéoplastes, est identique à celle de l'os. Le cément est du tissu osseux simple (sans canaux de Havers).

Chez les sujets âgés, le cément, en même temps qu'il forme une couche beaucoup plus épaisse, présente d'ordinaire des canaux de Havers, irréguliers, et des fibres de Sharpey ; c'est que de nouvelles couches osseuses ont été formées aux dépens du tissu fibreux qui est situé en dehors du cément, et que nous allons étudier sous le nom de ligament alvéo-dentaire.

Le *ligament* ou *périoste alvéolo-dentaire* est une couche de Périoste alvéolo-dentaire.

tissu conjonctif fibreux interposé entre la surface externe du cément et la surface interne de la paroi osseuse de l'alvéole du maxillaire. Quand on arrache une dent, cette couche peut être dédoublée, une partie restant contre la paroi alvéolaire, l'autre sur la dent; mais le plus souvent la plus grande partie de ce tissu fibreux vient avec la dent. Les fibres qui le constituent sont la plupart étendues de l'alvéole au cément, dans lequel elles pénètrent sous la forme de fibres de Sharpey; cette disposition des fibres montre que c'est là un véritable ligament; mais, puisque ses parties internes s'ossifient et contribuent à épaissir le cément, on voit qu'il mérite aussi le nom de *périoste*. On sait que les traités d'anatomie descriptive donnent parfois le nom de *gomphose* (articulation par gomphose) à l'implantation de la dent dans l'alvéole. Ce n'est pas là une véritable articulation, à laquelle il soit nécessaire de donner un nom particulier.

Prétendue articulation.

Nous avons dit que, chez l'homme, le cément recouvre, au niveau du collet, une courte étendue de l'émail; chez la plupart des herbivores cette superposition du cément à l'émail s'étend beaucoup plus loin, sur toute la couronne, et particulièrement au niveau des dépressions et excavations que présente celle-ci; c'est ce qu'on nomme le *cément coronaire;* l'étude du développement des dents nous permettra de comprendre son existence et ses dispositions.

Cément coronaire.

2° DÉVELOPPEMENT DES DENTS

Les diverses parties d'une dent de mammifère se forment dans un sac clos, dit *follicule dentaire*, qui est placé sous la gencive, dans l'épaisseur du maxillaire; la dent, après son apparition, s'allonge en allant vers la superficie, perce la gencive et fait éruption au dehors. Nous avons donc à examiner : la formation du sac ou follicule dentaire; la formation des diverses parties de la dent à l'intérieur de ce follicule, et enfin les processus histologiques qui président à l'éruption de la dent. D'autre part nous indiquerons les rapports histogénétiques qui rattachent les dents de la seconde dentition à celles de la première.

Questions à examiner.

Follicule dentaire. — On avait cru d'abord que le follicule dentaire apparaît de toute pièce, par génèse (Robin) dans le blastème de la gencive. Il est reconnu aujourd'hui, depuis les belles recherches de Kölliker (1863), que sa formation a lieu par un processus qui rappelle à bien des égards celui des glandes, c'est-à-dire par une invagination d'un épithélium [1].

Première apparition par un processus analogue à la formation d'une glande.

Entre le 40e et le 45e jour de la vie intra-utérine chez l'homme, c'est-à-dire au deuxième mois de la gestation, alors que la mâchoire inférieure est représentée, dans sa branche horizontale, par le cartilage de Meckel (p. 502) entouré du tissu mésodermique qui donnera naissance à l'os, on voit, sur cette mâchoire inférieure, aussi bien du reste que sur la mâchoire supérieure, l'épithélium ectodermique qui revêt la muqueuse buccale s'épaissir fortement au niveau de la ligne qui sera plus tard le bord gingival; cet épaississement, dû à la prolifération caryocinétique des cellules épithéliales, détermine une double saillie dessinée par l'épithélium (fig. 227, A). Une saillie vers la surface, saillie libre (dite *bourrelet épithélial*, BE; fig. 227, A), de cellules cornées, et qui, disparaissant bientôt, n'a aucun rôle dans la formation de la dent, mais a sans doute la signification de rudiment des formations cornées épidermiques qui remplacent les dents chez quelques vertébrés. Une saillie vers la profondeur, c'est-à-dire dans le tissu mésodermique sous-jacent. Cette dernière saillie est dite *lame dentaire;* elle est pleine, c'est-à-dire que toute sa masse est formée de cellules épithéliales (épidermiques) dont les périphériques sont cylindriques et les centrales polyédriques; de plus, elle est continue, c'est-à-dire qu'elle s'étend sur toute la longueur de chaque arc maxillaire. Mais bientôt son bord profond se festonne, dessine des séries de saillies avec échancrures interposées, comme un mur crénelé. Chacune de ces saillies (BP; fig. 227, A) se renfle, se rétrécit à sa base, c'est-à-dire à son insertion sur la partie commune de la lame dentaire, et forme ainsi une masse pédiculée, qui n'est plus bientôt rattachée au reste de la lame dentaire que par un collet étroit. Or chacune de ces masses, qui

Lame dentaire de l'épithélium buccal (gingival).

1. Legros et Magitot, *Recherches sur l'évolution du follicule dentaire chez les mammifères* (Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 1873-1881).

a une forme semblable à celle d'une gourde ou d'une bouteille, avec son ventre et son col, représente le *bourgeon primitif* (BP, fig. 227, A) d'un follicule dentaire, car c'est autour d'elle que va se former un follicule ; en raison de ses transformations ultérieures, on donne à cette masse ou bourgeon primitif, le nom d'*organe de l'émail* (OA, fig. 227, B, C, D).

L'*organe de l'émail* se dessine le premier.

Nous avons comparé ce bourgeon épidermique à une gourde ou à une bouteille ; cette dernière comparaison devient bientôt plus légitime encore, car le tissu mésodermique qui entoure cette masse épidermique prolifère activement à sa base ou partie profonde ; il apparaît là un petit noyau ou amas formé de cellules mésodermiques (jeunes cellules conjonctives) étroitement pressées les unes contre les autres, et ce noyau (PD ; fig. 227, B), en grossissant, refoule le fond de la masse épidermique, pénètre en elle, la refoule et s'en coiffe comme d'un bonnet conique. Cette formation mésodermique (PD) est dite *papille dentaire* ou, en raison de ses transformations ultérieures, *organe de l'ivoire*. Le bonnet conique (OA) qui coiffe la papille dentaire n'est autre chose que l'organe de l'émail, dont la forme est seulement modifiée ; elle est devenue celle d'une bouteille dont le fond fait de plus en plus saillie dans le corps. En même temps, le col de la bouteille, ou pédicule étendu depuis l'organe de l'émail jusqu'aux restes de la lame dentaire, s'est de plus en plus rétréci, allongé, est devenu tortueux, et ne représente plus qu'un cordon épithélial rattachant

Puis l'*organe de l'ivoire* (papille dentaire).

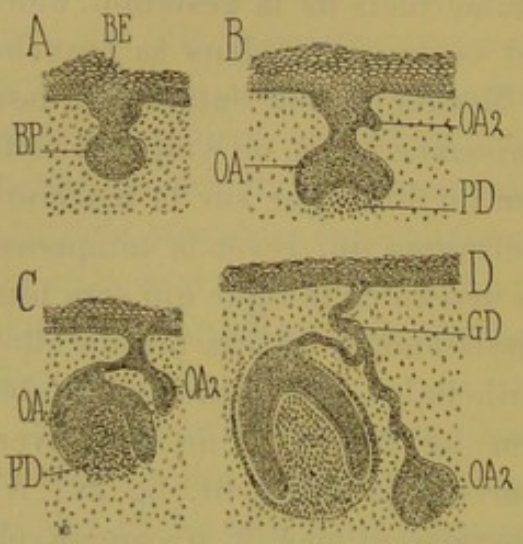


Fig. 227. — Schéma de la formation d'un follicule dentaire.

A. Première apparition du follicule dentaire : BE. bourrelet épithélial (formation transitoire) ; au-dessous, formation du bourgeon épithélial primitif (BP), par végétation profonde de l'épithélium de la région gingivale.

B. Ce bourgeon épithélial primitif prend la forme d'*organe de l'émail* (OA). — PD. Papille dentaire. — OA2. Organe de l'émail de la dent de seconde dentition.

C. État plus avancé ; l'organe de l'émail (OA) coiffe complètement la papille dentaire (PD).

D. Follicule dentaire constitué. — GD. Gubernaculum dentis. — OA2. Organe de l'émail de la dent de remplacement ou de seconde dendition.

l'organe de l'émail à l'épithélium de la gencive, car il n'y a bientôt plus à parler des restes de la lame dentaire qui s'efface et disparaît. Ce cordon épithélial mince et tortueux est dit *gubernaculum dentis* (GD; fig, 227, D).

Gubernaculum dentis.

Enfin les éléments mésodermiques qui sont sur les côtés de cet organe de l'émail prolifèrent également, se tassent, donnent bientôt lieu à la production de fibrilles conjonctives et constituent ainsi à l'ensemble des parties sus-indiquées une enveloppe de tissu conjonctive, enveloppe qui est dite *paroi du follicule* ou du *sac dentaire* (PF, fig. 228). Dès lors, le follicule est complètement dessiné, avec toutes ses parties constituantes. On voit bien que son mode de production rappelle, dans ses traits principaux, et surtout pour ce qui est de l'organe de l'émail, le processus de formation d'une glande (voir p. 286 et 289). Ces follicules, tels qu'on les trouve par exemple à la 11e semaine (fin du 3e mois), sont composés des parties suivantes, en allant de la périphérie au centre (fig. 228) : la paroi du follicule, l'organe de l'émail, et l'organe de l'ivoire.

Constitution de l'ensemble du follicule.

Paroi du follicule. — La paroi du follicule (dite aussi *sac dentaire;* PF, fig. 228) est une membrane du tissu conjonctif jeune, mal limitée en dehors du côté du tissu conjonctif embryonnaire ambiant, bien limitée en dedans du côté de l'organe de l'émail. Cette paroi a commencé à apparaître à la base ou partie profonde du follicule, où elle est en continuité avec l'organe de l'ivoire (fig. 227, D); puis, formant d'abord une simple collerette sur les côtés de cette base, elle a monté peu à peu sur les faces latérales de l'organe de l'émail pour arriver jusqu'à son sommet, c'est-à-dire jusqu'à l'insertion du *gubernaculum dentis*. Cette enveloppe reste quelque temps ouverte à ce niveau, laissant un étroit passage à ce gubernaculum; mais enfin elle se ferme complètement, en sectionnant celui-ci (fig. 228); dès lors, le follicule dentaire est clos de toutes parts, au moins en haut et sur les côtés, et l'organe de l'émail n'a plus aucune connexion le rattachant à l'épithélium gingival, dont il dérive.

Sac dentaire; il se forme de la base vers le sommet du follicule.

Organe de l'émail. — Nous devons d'abord parler de son pédicule ou *gubernaculum dentis;* non seulement ce pédicule

Gubernaculum et ses bourgeons épithéliaux.

est mince et à trajet tortueux (fig. 227, D), mais il présente bientôt des renflements qui forment sur lui des séries de bourgeons (fig. 228). Ces bourgeons s'isolent, forment des amas épithéliaux perdus dans le tissu ambiant, et finalement se résorbent et disparaissent plus ou moins complètement à l'époque de l'éruption de la dent. Ils sont surtout nombreux vers l'extrémité gingivale du gubernaculum, et ce sont leurs restes qui avaient été pris pour de prétendues *glandes tartriques* sécrétant le tartre dentaire, lequel n'est en réalité qu'un dépôt de la salive (mucus avec phosphates et nombreuses productions cryptogamiques)[1]. Mais parmi ces bourgeons il en est un auquel est réservé un sort tout particulier (OA^2, fig. 227, en B, C, D); il se pédiculise, et, par allongement de son pédicule, s'enfonce de plus en plus, descendant sur le côté (en arrière) du follicule dentaire; quand il arrive au niveau de la base de celui-ci, il se renfle, et se trouve déprimé à sa base par une petite masse condensée de tissu conjonctif embryonnaire, c'est-à-dire qu'il se transforme en un nouvel organe de l'émail, associé à un organe de l'ivoire (OA^2; fig. 227, D); puis le tout s'enveloppe d'un sac dentaire; ainsi se constitue un nouveau follicule, qui reste longtemps à cet état rudimentaire. Ce follicule est celui qui produira la dent de remplacement (2e dentition, dent permanente), le follicule qui lui a donné naissance par son guberna-

Prétendues glandes tartriques.

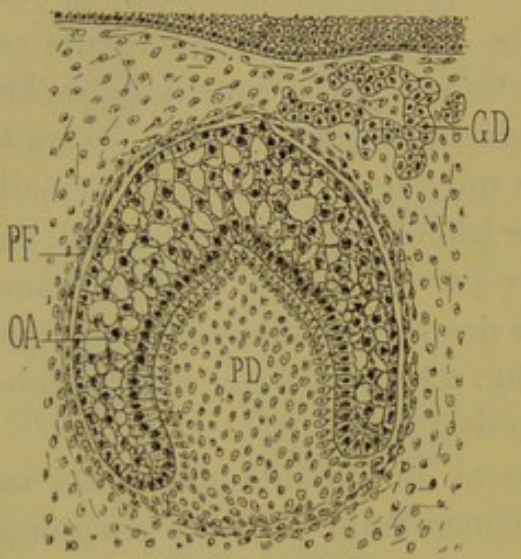


Fig. 228. — Schéma de la composition d'un follicule dentaire.

PF. Paroi du follicule. — OA. Organe de l'émail. — PD. Papille dentaire (organe de l'ivoire et de la pulpe dentaire). — GD. Gubernaculum et ses bourgeons épithéliaux.

Origine de la dent de remplacement.

1. Malassez, *Amas épithéliaux paradentaires* (Arch. de Physiol. 1885, tome I, p. 129; tome II, p. 379).

— *Sur la structure du gubernaculum dentis et la théorie paradentaire* (Soc. de Biologie, 25 juin 1887).

culum, étant le follicule de la dent de première dentition (dent caduque, dite dent de lait).

C'est de ce follicule de la première dentition, c'est-à-dire de son organe de l'émail, que nous devons continuer l'étude, n'ayant encore examiné que son gubernaculum; nous avons dit, à propos du sac dentaire, comment ce gubernaculum est coupé et séparé de son organe de l'émail. — Cet organe de l'émail a la forme d'un cône creux (OA, fig. 228). Le tissu qui constitue les parois épaisses de ce cône est une masse épithéliale, dans laquelle les cellules se différencient, par modification de leur forme, en une partie médiane ou centrale et une couche périphérique.

L'organe de l'émail est une formation épithéliale.

La *partie centrale* ou masse centrale était formée d'abord de cellules polyédriques exactement en contact les unes avec les autres par leurs faces (fig. 227). Or, ces cellules s'écartent les unes des autres, en restant cependant en connexion par leurs angles, qui s'allongent, de sorte que les corps cellulaires deviennent étoilés, avec des prolongements anastomosés (fig. 228); dans les mailles du tissu réticulé ainsi formé est sécrétée une substance intercellulaire muqueuse, de sorte que le tissu ressemble à tous égards à du tissu conjonctif au stade muqueux; mais il ne faut pas oublier que ses cellules sont épithéliales, d'origine ectodermique, et non d'origine mésodermique; c'est le *reticulum étoilé de l'émail*, ou *pulpe de l'émail* (R, fig. 230). Dans le centre de cette pulpe, les cellules sont très éloignées les unes des autres, leurs prolongements longs, la substance intercellulaire abondante; à mesure qu'on se rapproche de la périphérie, cette substance diminue, les cellules se rapprochent, de sorte qu'on arrive graduellement, par une sorte de *stratum intermedium*, à la couche périphérique formée de cellules placées immédiatement côte à côte. Avant de quitter la pulpe de l'émail, remarquons que cette forme étoilée de ses éléments, forme rare pour des cellules d'origine ectodermique, épithéliales, n'est cependant pas sans analogues; les cellules nerveuses, les cellules de la névroglie présentent des formes semblables et sont également d'origine ectodermique.

Pulpe de l'organe de l'émail.

La *couche périphérique*, qui circonscrit de tous côtés la pulpe

Couches épithéliales de l'organe de l'émail.

de l'organe de l'émail, dessine, en raison même de la forme de cet organe, une double calotte : l'une externe (EX, fig. 230), en rapport avec le sac dentaire; l'autre interne (CA, fig. 230), en rapport avec l'organe de l'ivoire. On les nomme *épithélium externe* et *épithélium interne* de l'organe de l'émail. Ces deux épithéliums, chacun d'une seule rangée de cellules, sont primitivement formés de cellules cylindriques (fig. 228), qui bientôt se modifient d'une manière inverse dans l'épithélium externe et dans l'épithélium interne. Dans l'externe les cellules se raccourcissent, deviennent cubiques, puis plates (fig. 230), irrégulières et ne forment plus qu'une couche discontinue, qui s'atrophie de plus en plus. Dans l'épithélium interne, au contraire, les cellules s'allongent de plus en plus, jusqu'à atteindre 100 μ de longueur et forment par leur juxtaposition un admirable épithélium cylindrique, étudié pour la première fois par Purkinje en 1835, et qui a reçu de Schwann, en 1838, le nom de *membrane de l'émail, membrane adamantine*, chacun de ses éléments étant dit *cellule de l'émail, cellule adamantine* ou *adamantoblaste*.

Cellules productrices de l'émail. (*adamantoblastes*).

Ce sont en effet ces cellules *adamantines* (CA, fig. 230; — *c*, fig. 231) qui donneront naissance aux prismes de l'émail. Leur extrémité externe est effilée et s'anastomose avec un prolongement d'une cellule du *stratum intermedium;* le noyau, situé d'abord vers le milieu du corps cellulaire, se retire graduellement vers cette extrémité, en prenant une forme allongée, presque en bâtonnet (fig. 230). L'autre extrémité, l'interne, est coupée carrément et munie d'un plateau cuticulaire; le plateau cuticulaire d'une cellule adhérant fortement par ses bords avec ses voisins, il résulte que l'ensemble de ces plateaux forme

Question complexe de la membrane préformative.

une membrane cuticulaire continue, dite *membrane préformative* (P, fig. 230; — *e*, fig. 231), qui est interposée entre la face interne de l'organe de l'émail et la face externe de l'organe de l'ivoire (voir particulièrement la partie inférieure de la fig. 230). Cependant il n'est peut-être pas juste de parler ici de plateau cuticulaire pour chaque cellule et de soudure de ces plateaux; nous sommes en effet ici non à l'extrémité libre, superficielle, des cellules épithéliales, mais à leur extrémité

profonde, celle qui repose sur le tissu conjonctif sous-jacent, et au niveau de laquelle les épithéliums présentent une *membrane basale vitrée* (p. 225); il est donc infiniment plus probable que la *membrane préformative* représente une membrane basale sur laquelle reposent les cellules épithéliales et qui les sépare du derme sous-jacent c'est-à-dire de l'organe de l'ivoire.

Organe de l'ivoire. — L'organe de l'ivoire ou papille dentaire (PD, fig. 228) est formé d'un tissu conjonctif embryonnaire dense, et riche en vaisseaux (il va sans dire qu'à cet égard l'organe de l'ivoire diffère complètement de l'organe de l'émail, lequel, étant d'origine épithéliale, ne renferme aucun vaisseau). Ici encore il se fait une différenciation nette en une masse centrale et une couche périphérique. La *masse centrale* reste à l'état de tissu conjonctif complet et prend peu à peu (*c*, *d*, fig. 229) les dispositions que nous avons décrites à la pulpe dentaire qui remplit la cavité de la dent adulte (p. 507). Dans la *couche périphérique* au contraire, et seulement dans la partie qui est coiffée par l'organe de l'émail, on ne voit bientôt plus, des divers éléments du tissu conjonctif, que des cellules qui se rangent côte à côte, en une seule couche, imitant l'aspect d'un épithélium (fig. 228); ces cellules, formées de protoplasma nu, deviennent très volumineuses et prennent des caractères qui font reconnaître en elles de jeunes *odontoblastes* (p. 508).

Tissu conjonctif embryonnaire très vasculaire.

En effet, ces cellules superficielles de l'organe de l'ivoire se renflent à leur extrémité interne, que le noyau vient occuper, tandis que leur extrémité externe s'allonge et s'effile (queue de l'odontoblaste), en se bifurquant, de manière à prendre l'aspect d'une fibre (fibre de Tomes de la dent adulte). Cette rangée régulière d'odontoblastes (OD, fig. 230; — *b*, fig. 229) est dite *membrane de l'ivoire*, comme la rangée des cellules adamantine est dite membrane de l'émail; ces deux membranes sont superposées, séparées seulement par la mince cuticule ou couche basale, dite membrane préformative (voir spécialement la partie inférieure de la fig. 230). En dedans, par leur extrémité interne renflée, les jeunes odontoblastes s'anastomosent, à l'aide d'un court prolongement, avec les cellules conjonctives étoilées de la partie correspondante de la pulpe dentaire (*c*, fig. 229).

Origine et nature des *odontoblastes*.

Connaissant ainsi toutes les parties du follicule dentaire, et pouvant déjà prévoir, de par la forme de leurs éléments essentiels, le rôle de chacune de ces parties, il va nous être maintenant très facile de comprendre comment se forme chaque substance de la dent.

Formation des diverses parties de la dent. — L'ivoire, tissu essentiel, caractéristique de la dent, apparaît le premier; pendant qu'il se développe apparaît à son tour l'émail; enfin le cément est de production relativement tardive.

Ordre d'apparition.

Ivoire. — L'ivoire ou dentine apparaît d'abord au sommet de l'organe de l'ivoire (futur sommet de la dent). On voit à ce niveau, entre les queues des odontoblastes, apparaître une substance intercellulaire chargée de sels calcaires (I, fig. 230). Les sels calcaires ne sont d'abord déposés que par places dans la substance organique ou osséine, sous forme de petits corps globulaires dits grains de dentine, lesquels se réunissent et se fusionnent en une masse continue. Cette masse (*a*, fig. 229; — I, fig. 230) est élaborée par les queues des odontoblastes, et elle est creusée de canaux, premiers indices des *canaux de l'ivoire*, dans lesquels les queues des odontoblastes figurent déjà des fibres de Tomes (p. 506). Ainsi apparaît ce que Robin appelait le *chapeau de dentine*, lequel coiffe le sommet de l'organe de l'ivoire; épais en son centre, ce chapeau est mince sur ses bords, lesquels descendent graduellement du sommet vers la base de l'organe de l'ivoire (partie inférieure de la fig. 230), la sécrétion qui s'est produite d'abord au sommet commençant graduellement à se faire aussi sur des parties de plus en plus voisines de la base.

Substance de l'ivoire élaborée par les odontoblastes.

En même temps l'ivoire déjà formé au sommet s'épaissit par dépôt de nouvelle substance à sa face interne, dépôt qui paraît se faire par poussées successives : à mesure qu'un odontoblaste a, par sa queue et par la partie de son corps d'où se détache cette queue, produit une couche de substance calcifiée, et au moment où il serait pour ainsi dire menacé de se voir emprisonné par cette substance, il recule vers la pulpe dentaire, sa queue s'allonge, et alors, autour de la base de cette queue, commence une nouvelle élaboration de substance de

Stratifications successives.

l'ivoire. Il en résulte que l'ivoire présente une stratification dessinée par des lignes parallèles à sa surface et qu'Owen avait appelées *lignes des contours*, et qui ont reçu de Salter le nom mieux approprié de *lignes incrémentales*. Ce travail s'arrête à un moment ou se ralentit extrêmement; la dent est achevée : alors l'organe de l'ivoire est représenté par la couche d'ivoire produite et par la pulpe dentaire avec ses odontoblastes, le tout présentant les dispositions précédemment décrites (p. 508).

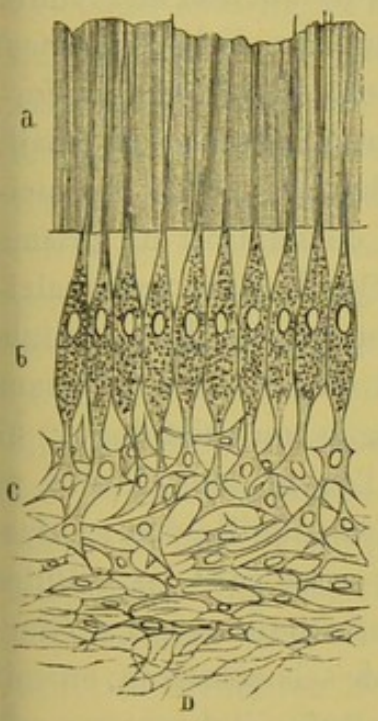


Fig. 229. — Ivoire en voie de formation chez un chien nouveau-né.

a. Dentine formée et traversée par les prolongements des odontoblastes. — *b*. Odontoblastes ou cellules de l'ivoire. — *c*. Substratum des odontoblastes formé de cellules conjonctives étoilées. — *d*, le reste de la pulpe dentaire. — Grossissement de 550 diamètres (d'après Magitot).

On voit que tout justifie la conception *a priori* qui nous faisait considérer les odontoblastes comme des ostéoblastes qui ne sécréteraient de substance osseuse que par un côté, ou, pour mieux dire, par une de leurs extrémités, celle qui donne la fibre de Tomes, et on voit de même que les canaux de l'ivoire sont les homologues des canalicules primitifs de l'os.

Analogies des odontoblastes et des ostéoblastes.

Émail. — L'émail commence à paraître peu après la formation du petit chapeau de dentine, et, comme celle-ci, il se produit d'abord au sommet, puis gagne la base de la dent. Avant de le produire, l'organe de l'émail s'atrophie dans un grand nombre de ses parties, à savoir sa pulpe et son épithélium externe (EX et R, fig. 230; — *a* et *b*, fig. 231); les cellules de ces formations se ratatinent, se flétrissent, se laissent ultérieurement envahir et dissocier par des poussées de tissu conjonctif venues de la portion correspondante du sac dentaire et finalement disparaissent plus ou moins complètement. Pour quelques auteurs, ces parties atrophiées contribueraient, par leur tassement en lamelles, à former la cuticule adamantine ou cuticule de Nasmyth (p. 511).

Atrophie d'une partie de l'organe de l'émail.

Persistance de l'épithélium interne (cellules adamantines).

Toujours est-il qu'il ne reste, conservant sa constitution primitive, que l'épithélium interne, avec ses longues cellules prismatiques, ou cellules adamantines (*adamantoblastes;* CA, fig. 230; *c*, fig. 231). Ce sont elles qui produisent les prismes de l'émail. Mais cette production n'est pas aussi facile à suivre, dans son processus intime, que la production de l'ivoire.

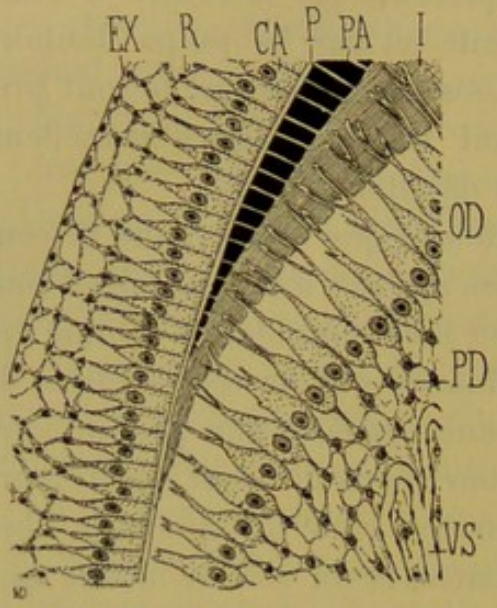


Fig. 230. — Schéma de la formation de l'ivoire et des prismes de l'émail : la partie supérieure de la figure regarde vers la pointe de la couronne, la partie inférieure regarde vers la racine de la dent.

EX. Épithélium externe de l'organe de l'émail. — R. Réticulum étoilé (pulpe) de l'organe de l'émail. — CA. Épithélium interne de l'organe de l'émail ou *cellules adamantines*. — P. *Membrane préformative* ou membrane vitrée de l'épithélium interne. — PA. Prismes adamantins. — I. Ivoire en voie de formation. — OD. Cellules de l'ivoire ou odontoblastes. — PD. Cellules de la pulpe dentaire embryonnaire. — VS. Vaisseaux sanguins.

On a cru d'abord (Tomes) que ces cellules se transformaient directement en émail, que chacune d'elles, se calcifiant, deviendrait un prisme de l'émail. Mais cette calcification directe d'une cellule serait un fait à peu près sans analogue en histologie; ni dans l'os, ni dans l'ivoire, ni dans la coquille des mollusques, ce ne sont les cellules de ces formations qui se chargent de sels calcaires; on voit ces cellules élaborer ces sels et les déposer à leur périphérie : partout le processus de calcification est une sécrétion extérieure à la cellule, et lorsque le cartilage lui-même se calcifie, ce n'est pas dans la cellule cartilagineuse, mais dans sa capsule que se fait le dépôt calcaire.

Les cellules adamantines secrètent les prismes de l'émail.

D'autre part, une observation plus minutieuse a montré que les prismes de l'émail apparaissent au-dessous de la membrane vitrée ou membrane préformative (P, fig. 230; — *e*, fig. 231), c'est-à-dire directement au contact de l'ivoire formé, et que pendant cette apparition on retrouve intactes, de l'autre côté de la membrane (en dehors), les cellules adamantines (partie supérieure de la fig. 230). Il est donc évident que ces cellules

ne se calcifient pas, mais élaborent par leur base ou extrémité profonde, à travers la membrane préformative, de la substance adamantine sous forme de prismes dont chacun répond à une cellule (PA, fig. 230). Et en effet, on voit ces prismes, d'abord très courts, prendre une longueur de plus en plus considérable, par apport incessant de substance adamantine à leur extrémité externe, du côté des cellules de l'émail. Si particulier que paraisse ce phénomène de la transsudation de la substance adamantine, dérivée des cellules de l'émail, à travers une cuticule ou une vitrée, il faut bien l'admettre en présence de ce fait reconnu de tous, qu'on retrouve, à toutes les périodes de ce développement, la membrane préformative bien visible et isolable entre les cellules adamantines et les prismes adamantins (fig. 230 et 231). Comme pour l'ivoire, la formation de l'émail marche du sommet vers la base du follicule dentaire.

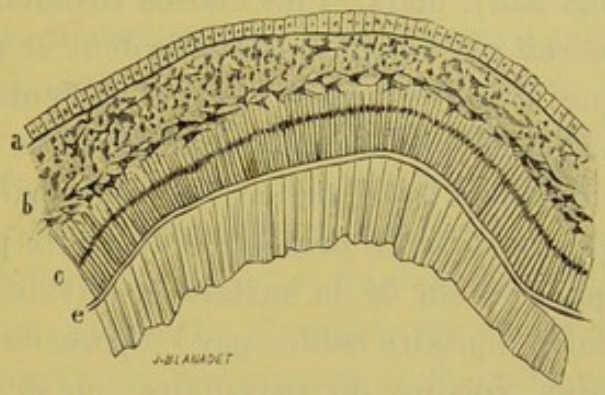


Fig. 231. — Coupe de l'organe de l'émail et de l'émail sous-jacent, chez un embryon de chien presque à terme (dent incisive).

a. Épithélium externe de l'organe de l'émail. — *b*. Cellules étoilées de l'organe de l'émail. — c. Cellules de l'émail ou *adamantoblastes*. — *e*. Plateau (cuticule) de ces cellules. — Au-dessous est la partie déjà formée des prismes de l'émail. — Grossissement de 600 diamètres (d'après Magitot).

Quand l'émail est complètement formé, les cellules adamantines persistent encore un certain temps, puis s'atrophient, se flétrissent, et contribuent sans doute à constituer la cuticule de Nasmyth; nous avons déjà signalé les autres parties, atrophiées, de l'organe de l'émail (p. 521), comme pouvant prendre part à la formation de cette cuticule, sur la signification exacte de laquelle on discute encore. On n'est pas embarrassé de lui trouver des origines; on est embarrassé pour faire un choix entre les très nombreuses parties qui peuvent représenter ces origines, car, outre les diverses couches de l'organe de l'émail (épithélium externe, pulpe, épithélium interne; *a*, *b*, *c*, fig. 231), il faut encore compter la membrane préformative (*e*, fig. 231) qui,

Arrêt de ce travail et atrophie des cellules adamantines.

placée à la surface de l'émail, puisque les prismes se disposent au-dessous d'elle, occupe précisément la position de la cuticule de Nasmyth.

Cément. — Le cément, qui apparaît en dernier lieu, est produit par le sac dentaire ou paroi du follicule. Pour ne pas compliquer nos descriptions, nous avons laissé le follicule à l'état qu'il présente lorsque ses parties principales sont constituées, c'est-à-dire lorsqu'il est formé d'un bulbe ou papille dentaire entièrement coiffée par l'organe de l'émail (fig. 228); mais, si les choses restaient en cet état, il ne se formerait que la couronne de la dent et pas de racine. Or, pendant que se développent l'ivoire et l'émail, la papille dentaire se prolonge par sa base, croît dans le tissu conjonctif ambiant, entraînant le sac dentaire qui la sépare de ce tissu. Il en résulte que le follicule présente alors deux parties, l'une superficielle (plus voisin de la surface gingivale) formée de la portion du bulbe dentaire coiffée par l'organe de l'émail, l'autre inférieure (plus voisine du maxillaire, ou déjà même logée dans l'alvéole du maxillaire en voie de développement), formée de la portion inférieure du bulbe dentaire recouverte directement par le sac dentaire, sans interposition d'autre formation; la première de ces parties sera la *couronne*, la seconde sera la *racine* de la dent. Dans cette dernière le bulbe dentaire forme des odontoblastes qui sécrètent l'ivoire de la racine; et le sac dentaire, fonctionnant comme un périoste, dépose, à la surface de cette racine, des couches de pure substance osseuse, c'est-à-dire de cément.

Croissance en longueur du follicule dentaire, dont la papille dessine la racine de la dent.

Formation d'os (cément) sur cette racine.

Le sac dentaire, qui sécrète du cément sur la racine, existant aussi autour de la couronne, pourrait donc aussi produire du cément à la surface de celle-ci; c'est ce qui a lieu chez les animaux dont les dents ont un cément coronaire (p. 512); chez l'homme et les carnassiers cette production n'a pas lieu; il n'y a qu'une toute petite partie de l'émail, au niveau du collet de la dent, qui soit recouverte par du cément, ainsi que nous l'avons dit précédemment (p. 509). Mais quelques auteurs ont voulu voir dans la cuticule de Nasmyth un rudiment de cément

Cément coronaire et cuticule de l'émail.

coronaire; voilà encore une origine de plus assignée à cette cuticule de l'émail.

Pulpe dentaire, etc. — La partie centrale de la portion inférieure du bulbe dentaire devient la *pulpe de la racine*, les couches externes du sac dentaire deviennent le périoste ou ligament alvéolo-dentaire (p. 511), car pendant ce temps le maxillaire s'est développé, et les dents se trouvent incluses dans les cavités osseuses alvéolaires. Ceci nous amène à parler des processus histologiques de l'éruption de la dent.

Éruption de la dent. — L'éruption de la dent commence à se préparer dès le début de la production de la racine; primitivement la dent n'est composée que de la couronne; quand la racine apparaît (p. 524) et s'allonge vers la profondeur à mesure qu'elle se calcifie, elle bute sur le fond de l'alvéole et ne peut continuer à croître qu'en repoussant la couronne vers la superficie; la couronne perfore ainsi le sac dentaire, puis la muqueuse gingivale qui adhère à ce sac, et finalement se fait jour au dehors; la muqueuse gingivale, atrophiée par compression, puis perforée, se rétracte sur la couronne de la dent, jusqu'au niveau du collet, où elle forme un anneau qui enserre ce collet; c'est ce qu'on nomme la *sertissure*.

Éruption préparée dès longtemps.

Nous n'avons pas à nous occuper ici de l'ordre selon lequel se fait l'éruption de chacune des dents temporaires ou de la première dentition; mais nous devons dire un mot de l'origine et de la formation des dents de la seconde dentition.

Dents temporaires.

Seconde dentition. — On sait que la première dentition ne comprend que vingt dents en tout, cinq dans chaque moitié de mâchoire (deux incisives, une canine, et deux petites molaires). On sait aussi que ces dents tombent et sont remplacées chacune par une dent dite permanente ou de seconde dentition.

Dents permanentes.

Nous avons déjà indiqué l'origine du germe de ces dents de remplacement (fig. 227, et p. 516); en décrivant le collet, le *gubernaculum dentis* de l'organe de l'émail de la dent temporaire, nous avons vu que parmi les diverses végétations auxquelles il donne lieu, et qui se retrouvent sous la gencive à l'état de tractus dits *débris épithéliaux paradentaires* (p. 516), il en est

un qui devient organe de l'émail de la dent permanente et reste rattaché à l'épithélium gingival par un *gubernaculum dentis* formé et par son propre collet et par les restes du gubernaculum sur lequel il a pris naissance (OA^2 et GD, fig. 227 D) : par formation d'une papille dentaire et d'un sac dentaire, ce germe devient un follicule complet, le follicule de la dent permanente, laquelle se développe exactement comme la dent de première dentition.

Follicule de la dent permanente.

Cette dent permanente est d'abord placée dans le même alvéole que la dent temporaire; puis une cloison se forme et sépare les deux dents, la permanente, encore rudimentaire, étant placée en arrière de la temporaire, au niveau de sa racine, dans la profondeur du maxillaire. Quand cette dent permanente s'accroît, elle comprime la racine de l'autre, en amène la résorption, de sorte que la dent temporaire, réduite à sa couronne, se détache et tombe, à des époques périodiquement sériées, en commençant par les incisives pour finir par les canines, époques que nous n'avons pas à préciser ici. La dent permanente fait alors éruption à son tour, par l'accroissement de sa racine; sa couronne se rapproche de la gencive, puis la perce, en suivant selon toute apparence la voie tracée par le *gubernaculum* (de là ce nom donné à ce cordon épithélial), de sorte que les débris épithéliaux paradentaires susindiqués (p. 525) se trouvent en définitive épars autour de la racine de la dent permanente.

Substitution de la dent permanente à la temporaire.

Telle est l'origine des vingt dents qui remplacent les vingt dents de la première dentition. Mais on sait que la seconde dentition est formée de *trente-deux dents*, c'est-à-dire, dans chaque moitié de mâchoire, de trois dents de plus (les trois grosses molaires) placées sur la partie la plus reculée des arcs maxillaires. Quelle est l'origine de ces dents permanentes, qui ne sont pas de remplacement, puisqu'elles n'ont pas eu de représentants dans la première dentition? Ici se présentent des faits curieux, d'une très haute portée au point de vue des théories des dentitions successives dans la série des mammifères; ne pouvant entrer ici dans l'exposé de ces théories, nous nous contenterons d'indiquer les faits, assez intéressants par eux-

Cas très particulier des trois grosses molaires.

mêmes, et qui, du reste, sont d'ordre histologique ou histogénétique.

Le germe de la première grosse molaire apparaît déjà à la quinzième semaine de la vie intra-utérine (à la fin du troisième mois), par un organe de l'émail qui se détache directement de la *lame dentaire* (p. 513), comme s'en détache l'organe de l'émail d'une dent de la première dentition. Cet organe de l'émail se transforme, conformément aux descriptions déjà données (p. 514), en un follicule dentaire, lequel reste longtemps à l'état rudimentaire, sommeillant pour ainsi dire dans la profondeur du maxillaire, pour ne donner que plus tard naissance à une dent, laquelle en effet ne fait éruption que vers l'âge de 6 ans.

Ce follicule de la première grosse molaire possède le cordon épithélial dit *gubernaculum dentis;* or, c'est de ce gubernaculum que se détache un bourgeon épidermique qui formera l'organe de l'émail de la seconde grosse molaire, et, par suite, un follicule dentaire (bien visible seulement au troisième mois après la naissance) destiné à produire la seconde grosse molaire, laquelle ne fera éruption que vers l'âge de 12 ans.

Mais, de très bonne heure, du gubernaculum, c'est-à-dire du collet de l'organe de l'émail de ce nouveau follicule, se détachera un nouveau bourgeon épithélial qui donnera lieu à la formation d'un organe de l'émail et d'un follicule dentaire, celui de la troisième et dernière grosse molaire, laquelle ne fera éruption (dent de sagesse) que de 20 à 25 ans.

On voit donc que, au point de vue de l'origine de leur premier germe, au point de vue de la dérivation de leur organe de l'émail, en un mot, au point de vue histogénétique, les trois grosses molaires ont des significations différentes : la première grosse molaire, quoique dent permanente de la seconde dentition, a le même mode d'origine, la même signification qu'une dent caduque de la première dentition; au contraire, la seconde et la troisième grosse molaire sont, la troisième vis-à-vis de la seconde, et la seconde vis-à-vis de la première, dans les mêmes rapports qu'une dent de seconde dentition vis-à-vis

La première grosse molaire a la signification d'une dent caduque.

de la dent correspondante de la première dentition ; elles ont à tous égards la signification de dents permanentes [1].

1. Pouchet et Tourneux, *Contributions à l'odontologie des mammifères.* (Journ. de l'Anat. et de la Physiol., mai 1884). — Lataste, *Considérations sur les deux dentitions des mammifères* (Journ. de l'Anat. et de la Physiol., mars 1889).

CINQUIÈME PARTIE

LES TISSUS MUSCULAIRES

Les tissus doués de *contractilité* ont été, dès les premières recherches anatomiques, distingués de tous les autres et leur ensemble a été désigné sous le nom de *système musculaire*. De même, on a reconnu de bonne heure que parmi les parties contractiles, les unes obéissent à la volonté, servent aux fonctions de relation, et Bichat en a fait le *système musculaire de la vie animale;* tandis que les autres n'obéissent pas à la volonté, sont associées essentiellement aux fonctions des viscères (estomac, intestin, etc.), et Bichat en a fait le *système musculaire de la vie organique*. On a aussi donné au premier système le nom de *muscles rouges*, et au second celui de *muscles pâles*, dénominations impropres, car par exemple le gésier des oiseaux, qui n'est pas un muscle volontaire, est cependant formé d'une chair parfaitement rouge.

Bichat distingue déjà deux *systèmes musculaires.*

C'est le microscope, qui, en nous révélant la constitution des masses musculaires, a permis de donner à chaque espèce de tissu musculaire le nom qui lui convient réellement. Les muscles volontaires ou de la vie de relation sont formés de fibres longues et striées transversalement; les muscles involontaires sont formés de fibres généralement courtes et sans striation transversale, c'est-à-dire d'aspect plus ou moins lisse. On distingue donc deux ordres de muscles : les *muscles à fibres striées* et les *muscles à fibres lisses*, et cette division correspond à peu près à celle de Bichat, les fibres striées étant l'élément des muscles de la vie animale, les fibres lisses celui des muscles de la vie organique. De plus, l'analyse histologique a montré

Le microscope confirme cette division.

que la musculature du cœur représente un type particulier de fibre, intermédiaire aux deux espèces précédentes, et au point de vue anatomique, et au point de vue physiologique, puisque l'élément musculaire cardiaque est strié et que cependant il est involontaire. L'histologie des tissus musculaires comprend donc trois grandes divisions : *muscles striés*, *muscles lisses* et *muscle cardiaque*.

Ordre à suivre dans cette étude.

Le muscle lisse, la fibre musculaire lisse, est celle qui a de beaucoup la constitution la plus simple. C'est donc par elle qu'il semblerait logique de commencer l'étude des tissus musculaires. Mais la fibre striée, quoique plus complexe, présente les caractères les plus accentués, les plus différenciés de l'élément anatomique spécialisé dans la fonction de contraction ; au point de vue didactique, il est souvent avantageux de commencer l'étude d'un ensemble par celle de ses parties qui est la mieux caractérisée. Nous pensons que tel est le cas pour l'ensemble des tissus musculaires, et nous adopterons l'ordre suivant : muscle strié, muscle cardiaque et muscle lisse.

CHAPITRE XXV

LA FIBRE MUSCULAIRE STRIÉE

Fibres à striation transversale.

L'élément essentiel, caractéristique d'un muscle tel que le biceps brachial, est une fibre, la *fibre à striation transversale*. Un grand nombre de fibres semblables sont placées côte à côte, parallèlement les unes aux autres, réunies par du tissu conjonctif, et ainsi groupées en faisceaux pour former la masse charnue du muscle, qui se continue à chaque extrémité avec un *tendon*. Nous étudierons donc d'abord la fibre musculaire striée, puis sa disposition en faisceaux, la manière dont elle se continue avec les tendons d'insertion, et enfin les vaisseaux et nerfs qu'elle reçoit.

Fibres isolées par dissociation.

Fibres striées obtenues par dissociation. — En opérant la dissociation, avec les aiguilles, d'un fragment de

muscle, on isole facilement ses fibres constituantes ; cette dissociation est plus facile quand on ne prend ce fragment que sur un muscle envahi par la rigidité cadavérique ; elle est encore facilitée par l'immersion dans de l'eau à 55 degrés, c'est-à-dire par une légère coction qui ramollit le tissu conjonctif interposé aux faisceaux de fibres (p. 335), ou bien par l'action de l'eau acidulée d'acide azotique, qui dissout ce tissu conjonctif.

On arrive ainsi à isoler des fibres qui se présentent sous la forme de longues colonnes ayant un aspect strié à la fois longitudinalement, c'est-à-dire selon leur axe, et transversalement, c'est-à-dire perpendiculairement à cet axe (fig. 232). La *striation longitudinale* est grossière, souvent mal indiquée ; elle est accentuée par l'action de l'alcool, de l'acide osmique, de l'acide picrique, de l'acide chromique et des chromates. La *striation transversale* est plus fine et plus régulière ; elle devient plus accentuée par l'action de l'eau, de l'acide chlorhydrique très dilué, de la potasse ou de la soude, du suc gastrique, de la congélation, etc. Double striation.

Chacune de ces striations correspond à la constitution réelle de la fibre ; nous allons voir en effet que celle-ci est formée par la juxtaposition de fines fibrilles (*fibrilles primitives*), lesquelles sont elles-mêmes formées par des parties alternativement claires et sombres, disposées en séries longitudinales. D'une fibrille à toutes ces voisines, les parties claires se correspondent, sont placées sur une même ligne transversale, et de même pour les parties sombres ; de là l'aspect strié transversalement. Quant à l'aspect de striation longitudinale, il est dû évidemment à la composition fibrillaire ; cependant chaque ligne de cette striation longitudinale ne correspond pas à une fibrille, mais bien à un ensemble de fibrilles formant ce que nous étudierons dans un instant sous le nom de *cylindres* ou *colonnettes de Leydig* ou *colonnes musculaires*. De ces deux aspects striés, c'est la striation transversale qui est la plus caractéristique, la seule spéciale à cette fibre musculaire et qui lui a valu son nom ; dire fibre striée, c'est donc dire *fibre transversalement striée*. La striation transversale est seule caractéristique.

En ayant égard à cette constitution par des fibrilles juxtaposées, on a donné à la fibre musculaire le nom de *faisceau primitif*, dénomination entièrement impropre, car par faisceau il faut entendre la réunion côte à côte d'éléments anatomiques de forme allongée ; or la fibrille en question n'est pas un élément anatomique ; c'est une partie constituante de la fibre musculaire, laquelle est le véritable élément anatomique, représentant une cellule transformée. Cependant l'expression de *faisceau primitif*, comme synonyme de *fibre musculaire*, a été adoptée par tous les auteurs ; nous ne l'exclurons pas de notre nomenclature, mais nous en ferons usage aussi peu que possible.

Dénomination de « faisceau primitif » impropre.

Fig. 232. — Fragment de fibre musculaire striée, montrant une striation à la fois transversale et longitudinale.

La *forme* de ces fibres musculaires, isolées, est celle de cylindres ; vues en place (ci-après : étude sur des coupes) ce sont en réalité des prismes par compression réciproque. Leurs *dimensions* sont considérables. Leur largeur, en moyenne de 40 μ, varie de 10 μ pour les plus fines, à 100 μ pour les plus grosses (même 150 μ pour les muscles jumeaux de la jambe). Leur longueur, toujours très grande, varie dans des limites encore plus étendues ; en moyenne, elle est de 3 centimètres ; mais on en trouve dans le couturier de l'homme qui ont jusqu'à 12 centimètres de longueur. On voit donc que, pour des muscles très courts, la fibre striée peut aller d'une extrémité à l'autre du muscle ; mais, pour les muscles très longs, chaque fibre constituante ne saurait égaler la longueur du muscle ; toutes les fibres ne sont donc pas en connexion par leurs deux extrémités avec le tendon ; une d'elles au moins se termine dans la masse musculaire même. Cependant, chez la grenouille, chaque fibre musculaire paraît aller, pour la plupart des muscles, d'une extrémité à l'autre, d'un tendon à l'autre tendon.

Dimensions très considérables surtout en *longueur*.

Bichat n'a pas connu, *de visu*, cet élément anatomique si considérable, et s'il parle de fibre musculaire, c'est comme d'un être de raison, dont l'existence est hypothétique mais

conçue comme nécessaire. C'est que Bichat, pour les raisons précédemment indiquées (p. 10), n'a pas voulu faire usage du microscope; avec cet instrument Leeuwenhoek (1632-1723) avait parfaitement reconnu les fibres musculaires striées.

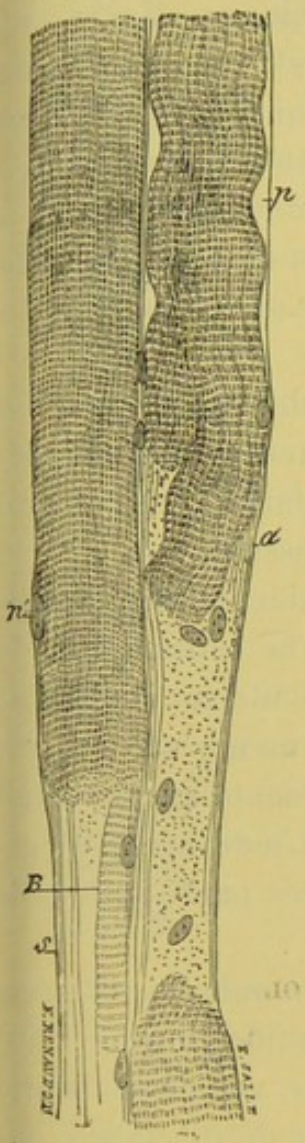


Fig. 233. — Deux fibres musculaires striées prises sur un chien en rigidité cadavérique et isolées par dissociation. *n*. Substance musculaire striée. — *n'*. Noyau vu de profil (sur le bord de la fibre). — *s* et *a*. Sarcolemme. — *p*. Espace entre le sarcolemme et la substance musculaire, et résultant de la rétraction de celle-ci. — B. Couche mince de substance musculaire striée demeurée adhérente au sarcolemme. — Grossissement de 270 diamètres (Ranvier).

Les *extrémités* de cette fibre cylindrique sont configurées en cône plus ou moins arrondi. Parfois, mais rarement, cette extrémité se bifurque; c'est une disposition fréquente dans les muscles de la langue chez la grenouille; on l'a aussi constatée, chez les mammifères, pour quelques muscles peauciers, par exemple ceux qui viennent s'insérer à la peau de la lèvre. Extrémités coniques de la fibre.

Constitution de la fibre striée. — La fibre striée est formée d'une enveloppe ou *myolemme*, et d'un contenu; ce contenu comprend : des *noyaux*, du *protoplasma*, et enfin les *fibrilles primitives* ou substance contractile, substance musculaire proprement dite.

Myolemme ou *sarcolemme*. — Cette membrane, mince et hyaline, n'est presque pas visible sur la fibre fraîche, qui n'a été soumise à aucun réactif; c'est qu'alors elle est immédiatement appliquée sur son contenu et, qu'ayant à peu près la même réfringence que lui, ne s'en laisse pas distinguer (partie supérieure gauche de la fig. 233). Mais en ajoutant une goutte d'eau à la préparation, ce liquide traverse par endosmose le myolemme, s'accumule à sa face interne et le détache du contenu; le myolemme apparaît alors, en coupe optique, sous la forme d'un trait continu, à double contour (une Myolemme rendu évident par l'action de l'eau.

limite interne et une limite externe, fig. 234). Quand la fibre est brisée dans sa continuité, et, vu leur longueur, elles le sont presque toutes dans une préparation, on voit, sous l'action de l'eau, surtout après addition d'acide acétique, le contenu se gonfler et sortir de la gaine de myolemme en s'étalant en une sorte de champignon, tandis que le myolemme lui-même, refoulé par ce champignon, se rétracte et remonte sur le reste de la fibre, en se plissant comme une manche de vêtement qu'on retrousse grossièrement.

Par refoulement de son contenu.

D'autre part, il arrive toujours que, dans une préparation par dissociation, les aiguilles ont brutalement comprimé certains points d'une fibre musculaire, ont refoulé le contenu au dessus et au-dessous du point de compression, au niveau duquel le myolemme forme alors une gaine vide, plissée, parfois tordue (*s* et *a*, fig. 233). Dans tous les cas la constatation de ces plis (*m*, fig. 234) ne peut laisser aucun doute sur l'existence du myolemme. On constate alors que cette membrane est très mince (au plus 1 μ d'épaisseur) et ne présente aucun détail structural ; elle est hyaline et transparente. L'iode la colore légèrement en jaune ; elle est également colorée par le sulfate de rosaniline.

La *nature du sarcolemme* a donné lieu à de nombreuses discussions, alors qu'on n'était pas fixé sur la signification morphologique de la fibre musculaire, au point de vue de la théorie cellulaire. On a voulu y voir une membrane de substance conjonctive homogène (Leydig) ; mais le myolemme n'a aucune des réactions de la substance conjonctive (p. 334) ; il ne se gonfle pas par l'acide acétique ; il n'est pas dissous par la coction. D'autres ont pensé qu'il était formé de la même substance que les fibres et membranes élastiques ; mais il n'est pas coloré en jaune par l'acide picrique, comme le sont toujours les fibres élastiques ; et, d'autre part, il est dissous par la potasse (à 40 pour 100 d'eau) alors que les éléments élastiques résistent à ce réactif. Nous verrons plus loin que la fibre musculaire striée est une énorme cellule à noyaux multiples ; le sarcolemme est la membrane de cette cellule ; il se comporte à tous les points de vue comme la membrane cellulaire des cellules adipeuses (p. 78 et 411)

Le sarcolemme représente une membrane cellulaire.

ou comme la membrane propre ou vitrée des glandes et des épithéliums (p. 235), qui est aussi une membrane cellulaire à l'édification de laquelle plusieurs cellules ont contribué. Comme nous savons que la sécrétion d'une membrane par le corps cellulaire est une chose contingente, nullement générale, et toujours tardive, nous ne serons pas étonnés de voir, dans un instant, que la cellule musculaire striée ne possède pas de myolemme au début de sa formation, ne le sécrète que tardivement; et nous devons dire dès maintenant que chez beaucoup d'animaux elle ne le sécrète jamais : les fibres musculaires striées sont dépourvues de myolemme chez les poissons cyclostomes; chez les insectes, les muscles des pattes ont un myolemme, les muscles des ailes n'en possèdent pas.

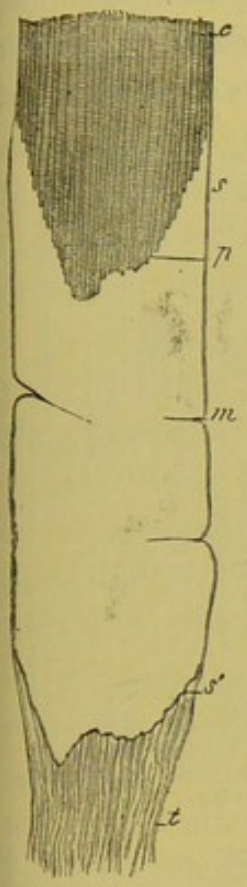


Fig. 234. — Fibre musculaire striée de la grenouille, isolée avec son petit tendon, après l'action de l'eau à 55 degrés.

c. Cylindres primitifs ou colonnettes de la substance striée. — *p*. Terminaison conique de la substance striée rétractée. — *s*. Sarcolemme. — *s'*. Sarcolemme recouvrant la cupule tendineuse et laissé libre par la substance musculaire rétractée. — *m*. Pli du sarcolemme. — *t*. Tendon. — Grossissement de 140 diamètres (Ranvier).

L'*étendue du myolemme* est celle de la fibre musculaire; il revêt celle-ci sur toute sa longueur et au niveau de ses extrémités. Ce dernier détail, qui se rapporte au mode de continuité de la fibre musculaire avec le tendon, avait donné lieu à des interprétations discordantes. Ranvier a tranché la question par l'étude du muscle soumis à l'action de l'eau à la température de 55 degrés. Dans ces conditions le contenu des fibres se rétracte au niveau de leurs extrémités (fig. 234); celles-ci montrent donc le myolemme isolé (*s'*), et qu'on peut rendre plus évident encore en le colorant par l'iode. On constate alors que le tendon forme, pour chaque fibre musculaire, une sorte de cupule destinée à recevoir l'extrémité de cette fibre, et que cette cupule est tapissée par le myolemme (*t* et *s'*, fig. 234).

Le sarcolemme revêt toute la fibre.

Noyaux dits du sarcolemme.

Noyaux. — Sur les fibres striées de l'homme les noyaux sont placés immédiatement à la face interne du myolemme ou sarcolemme. On les a nommés parfois *noyaux du myolemme*, dénomination impropre, puisqu'ils ne sont pas dans l'épaisseur de cette membrane ; ils sont dans la cellule, ils appartiennent à la cellule dont le myolemme est la membrane. L'acide acétique les rend plus visibles en donnant plus de transparence au reste de la fibre ; il va sans dire qu'ils se colorent par le carmin et les divers colorants nucléaires. On constate alors qu'ils sont elliptiques et aplatis (fig. 233, 236), de sorte que vus de profil, c'est-à-dire lorsqu'ils sont sur les bords de la fibre, ils présentent une forme en bâtonnet (*n'* fig. 233 ; *n*, fig. 235 et fig. 248). Chaque noyau est toujours entouré d'une couche de protoplasma granuleux, sur les dispositions duquel nous reviendrons plus loin.

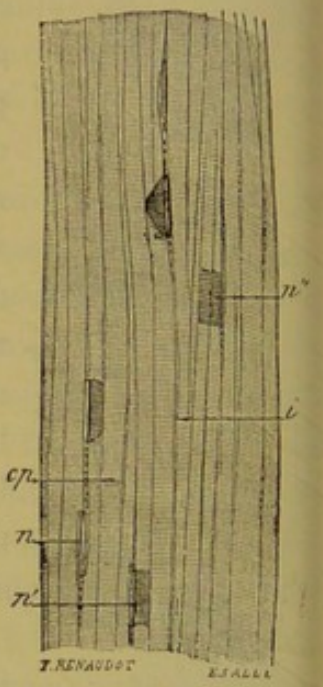


Fig. 235. — Fragment de fibre musculaire du couturier de la grenouille, soumise à l'action successive de l'acide osmique, du picro-carminate et de l'acide acétique.

cp. Cylindre primitif ou colonnette musculaire. — *i*. Interstices de ces colonnettes. — *n*. Noyau vu de profil. — *n'*. Noyau vu de trois-quarts. — *n''*. Noyau vu de face. — Grossissement de 400 diamètres (Ranvier.)

Noyaux périphériques (*marginaux*).

Leur *situation* n'est pas toujours sous le myolemme, c'est-à-dire *périphérique*, marginale (noyaux marginaux), ainsi que nous venons de le décrire pour les muscles de l'homme ; cette situation varie, mais d'après des lois à peu près fixes, pour les espèces animales ou les catégories de muscles. Chez le fœtus, dans les muscles en voie de développement (fig. 242), ils sont situés au centre, dans l'axe même de la fibre (*noyaux axiaux*), et ils conservent en général cette situation chez les invertébrés ; la fibre musculaire possède alors une sorte de canal central occupé par une traînée de protoplasma granuleux (sans fibrilles) et c'est dans cet axe protoplasmique que les noyaux sont serrés les uns à la suite des autres (fig. 242). Enfin, chez la grenouille les noyaux sont irrégulièrement distribués (*noyaux épars*, fig. 235, et 239 A),

Ou *axiaux*.

Ou *épars*.

les uns à la périphérie, les autres entre la périphérie et le centre, placés dans les intervalles des *colonnettes* de Leydig (*cp*, fig. 235; petits faisceaux de fibrilles primitives; voir ci-dessus, p. 531, et ci-après, p. 541).

Noyaux très nombreux.

Leur *nombre total*, dans une seule fibre, est extrêmement considérable si l'on songe d'une part à ce que ces fibres sont très longues, et à ce que les noyaux ne sont pas à des distances très considérables les uns des autres (fig. 233, 235); c'est par centaines qu'on les compte.

Leur *constitution* est celle de tous les noyaux de cellules : ils présentent un ou deux nucléoles: la chromatine y est sous la forme relativement simple d'un filament unique enroulé en spirale. Aussi sont-ils capables de se diviser, de se multiplier, et dans nombre de processus pathologiques qui frappent le muscle, la première manifestation est l'augmentation du nombre des noyaux de chaque fibre.

Protoplasma disposé autour des noyaux et entre les colonnettes.

Protoplasma ou *sarcoplasma*. — Chaque noyau, avons-nous dit, est entouré d'une couche de protoplasma granuleux; mais ce protoplasma s'étend sous forme de traînées plus ou moins accentuées, et, rayonnant à partir du noyau, s'insinue entre les groupes que forment les fibrilles. Ces dispositions sont surtout bien visibles sur les coupes transversales que nous étudierons plus loin, et nous reviendrons alors avec détails sur ces dispositions (fig. 240). Sur les fibres dissociées et examinées suivant leur longueur, on voit le protoplasma granuleux disposé en bandes longitudinales, interposées non entre chaque fibrille primitives, mais entre des groupes de fibrilles primitives (fig. 235 et 236). C'est ce qui donne à la fibre musculaire l'aspect de grossière striation longitudinale précédemment décrit (p. 531 et fig. 232). Ces groupes de fibrilles sont dits *cylindres primitifs de Leydig*, *colonnettes* ou *colonnes musculaires;* les fibrilles d'une colonne sont unies les unes aux autres par une sorte de ciment inter-fibrillaire, qui est une substance protoplasmique transparente sans granulations.

Grande finesse des fibres primitives.

Fibrilles primitives. — Les fibrilles primitives sont la partie essentielle, caractéristique des fibres musculaires; elles sont extrêmement fines (1 μ d'épaisseur; au maximum 2 à 3 μ).

A un examen superficiel elles ont un aspect moniliforme, c'est-à-dire sont formées de segments alternativement clairs et foncés qui se succèdent alternativement en série linéaire (fig. 236); en un mot, elles sont striées en travers, et c'est par leur juxtaposition exacte (p. 531), avec concordance d'une fibrille à l'autre des parties claires et foncées, que l'ensemble de la fibre musculaire elle-même prend l'aspect transversalement strié (fig. 236, 2). En réalité, comme le montre l'étude à l'aide d'objectifs puissants, la constitution de ces fibrilles est beaucoup plus complexe, leur striation transversale est due à une succession alternative de parties claires et sombres beaucoup plus diverses que nous ne venons de l'indiquer. C'est une étude que nous réservons pour un paragraphe tout spécial. Pour le moment nous voulons seulement examiner les dispositions de ces fibrilles vues dans leur ensemble, et les aspects singuliers qu'elles peuvent présenter selon la nature des réactifs qu'on fait agir sur la fibre musculaire.

Leur striation transversale complexe.

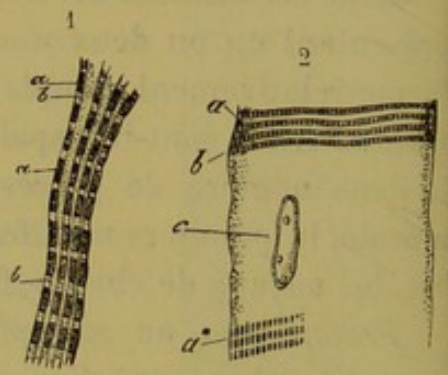


Fig. 236. — Fibrilles striées.

1. Chez le protée. — *a. sarcous elements* (ou disques sombres). — *b.* Substance qui les unit dans le sens longitudinal.
2. Chez le porc. — *a. Sarcous elements* unis transversalement. — *b.* Substance unissante interposée entre les séries transversales. — *c.* Noyau de la face interne du sarcolemme. — En *a**. *Sarcous elements* éloignés les uns des autres et distincts aussi bien dans le sens longitudinal, que dans le sens transversal.

Nous avons vu (p. 531) que certains réactifs accentuent la striation transversale, d'autres la striation longitudinale de la fibre musculaire. L'action de quelques-uns va jusqu'à décomposer cette fibre soit en ses fibrilles élémentaires, ce qui répond à sa constitution réelle, soit en tranches transversales occupant toute sa largeur. C'est Bowmann (1840) qui le premier a observé ce dernier résultat, qu'on produit soit par l'action du suc gastrique, soit par la congélation. On obtient ainsi ce qu'on a appelé les *disques de Bowmann*, et dont la figure 237 donnera une idée suffisante. De cette décomposition tantôt en fibrilles, tantôt en disques, Bowmann, dans une conception demeurée célèbre, avait conclu que ni l'une ni l'autre de ces

Décomposition de la fibre en *fibrilles* ou bien en *disques*.

Conception de Bowmann.

dispositions ne correspond à la constitution réelle de la substance musculaire ; que celle-ci est formée en réalité de particules cubiques qui sont disposées régulièrement en séries à la fois transversales et longitudinales (fig. 238) : ces cubes ou petits prismes, dits *sarcous elements* de Bowmann, seraient soudés

Sarcous elements de Bowmann.

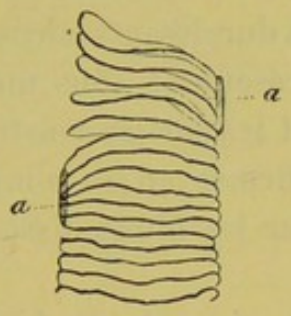


Fig. 237. — Fragment d'une fibre musculaire de lapin, dépouillée de son sarcolemme, et que la macération dans l'acide chlorhydrique (à 1 p. 1 000) a décomposée en disques.

a. Noyau. — Grossissement de 350 diamètres (Kölliker).

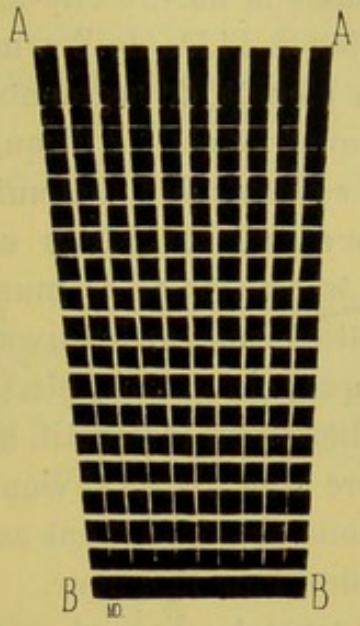


Fig. 238. — Schéma de l'hypothèse de Bowmann sur la constitution de la fibre musculaire.

Les sarcous elements, représentés par de petits carrés noirs, sont unis dans le sens transversal à la partie inférieure (BB) de la figure et y forment un disque (striation transversale) ; à la partie supérieure (AA), ils sont unis dans le sens longitudinal et forment des fibrilles (striation longitudinale).

les uns aux autres, dans le sens longitudinal par un ciment particulier, que dissoudraient certains réactifs, et en même temps soudés dans le sens transversal par un ciment d'une autre nature, dont d'autres réactifs opéreraient la dissolution. C'est de la destruction de l'un ou de l'autre de ces ciments que résulterait l'isolement tantôt de fibrilles (AA, fig. 238), tantôt de disques transversaux (BB, fig. 238) [1].

1. Bowmann, *On the minute struct. of voluntary muscle* (Philosophical Transactions, 1840).

Cette conception de Bowmann n'est exacte qu'en partie : la vérité c'est que la composition de la fibre musculaire est bien réellement *fibrillaire;* sur les muscles encore vivants des insectes on obtient facilement la décomposition en fibrilles, jamais celle en disque, ceux-ci étant un produit purement artificiel ; mais la fibrille elle-même a une constitution qui répond assez bien à l'idée de Bowmann, car elle est formée, nous le verrons bientôt, de segments mis bout à bout, et dont les uns, dits disques foncés (ou disques épais) sont assez analogues aux *sarcous elements* de l'anatomiste anglais (fig. 244).

Fibres musculaires en coupe transversale. — Les coupes transversales de muscles durcis soit simplement par dessiccation, soit par les divers réactifs durcissants (alcool, acide chromique, chromates, etc.), nous présentent, sous un aspect particulièrement instructif, la forme et les parties constituantes de la fibre musculaire, et viennent confirmer, en les complétant, les notions précédemment acquises sur les fibres dissociées et vues selon leur longueur.

La fibre musculaire est prismatique.

On constate d'abord que la fibre musculaire, lorsqu'elle est en place et en rapport avec ses voisines, n'est pas cylindrique, mais prismatique ; sa coupe ne dessine pas un cercle, mais des polygones à côtés rectilignes (fig. 239, en B). D'autre part, on distingue le sarcolemme se dessinant par une ligne limite très fine (*s*, fig. 239). Les noyaux, si la coupe est colorée au carmin ou à l'hématoxyline, se voient tantôt tout contre le sarcolemme (fibre à noyaux marginaux, B, fig. 239), tantôt dans le centre (noyaux axiaux), tantôt disséminés dans tout le champ de la coupe de la fibre (fibre à noyaux épars ; A et C, fig. 239).

Aspect réticulé dit des *champs de Cohnheim.*

Champs de Cohnheim. — Mais le fait sur lequel ces coupes donnent les détails les plus instructifs, à un fort grossissement (fig. 240), c'est la disposition du protoplasma musculaire ou sarcoplasme. Partant de la petite masse qui entoure un noyau, ce protoplasma s'irradie de tous côtés en fines travées qui s'anastomosent, dessinant ainsi un réseau, qui présente par place des points nodaux, c'est-à-dire des carrefours épaissis (fig. 240) ; ces points nodaux correspondent en général à un

noyau ; ce n'est pas à dire qu'on aperçoive toujours celui-ci sur la coupe, celle-ci pouvant n'avoir pas passé par le noyau, mais seulement par l'extrémité supérieure ou inférieure de la traînée longitudinale de protoplasma qui l'accompagne (voir fig. 235, p. 536). Parfois le noyau peut n'être cependant entouré que de très peu de protoplasma, de sorte qu'il est pressé entre les groupes de fibrilles qui l'entourent, devient plus ou moins étoilé, et présente de véritables crêtes d'empreintes, comme celles des cellules du tissu conjonctif (p. 341). Les mailles de ce réseau sont occupées en effet par des groupes de fibrilles élémentaires,

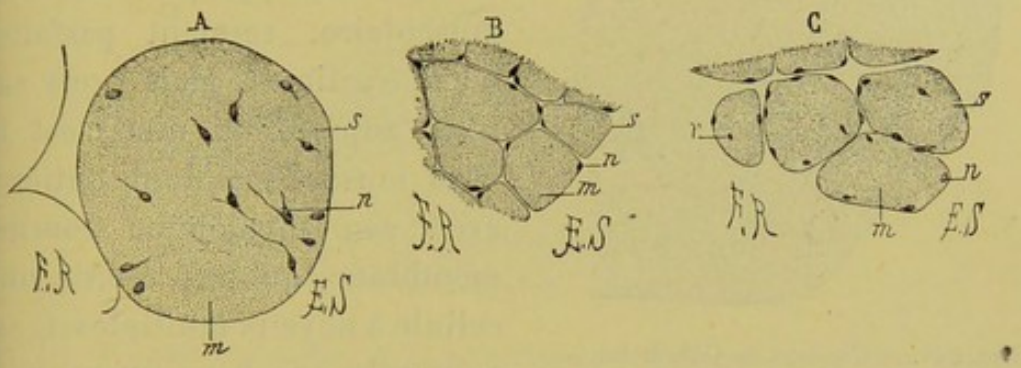


Fig. 239. — Coupes transversales de diverses fibres musculaires striées.

A. Du couturier de la grenouille. — B. Du grand adducteur du lapin. — C. Du demi-tendineux du lapin. — *m*. Substance musculaire. — *n*. Noyau. — *s*. Sarcolemme. — Grossissement de 100 diamètres (Ranvier).

formant les *cylindres primitifs* de Leydig, *colonnettes* ou *colonnes musculaires*.

Coupe des *colonnes musculaires*.

On donne à cet aspect le nom de *champs de Cohnheim*, c'est-à-dire que chaque maille du réseau est un champ de Cohnheim (fig. 240) ; c'est donc à tort qu'on a dit parfois que les champs de Cohnheim représentaient les coupes transversales des fibrilles élémentaires ; ces champs sont de six à dix fois plus larges que ne l'est une de ces fines fibrilles ; ils représentent les coupes des cylindres primitifs ou colonnes musculaires, c'est-à-dire de petits fascicules formés par l'accolement intime (p. 537) de nombreuses fibrilles. On voit en même temps que ces champs sont polygonaux et non circulaires, et que par suite l'expression de cylindres primitifs est inexacte, et celle de colonnes ou colonnettes musculaires mieux choisie, puisque ces fascicules ne sont pas cylindriques, mais prismatiques.

L'expression « *cylindres primitifs* » est impropre.

Le mot de cylindre primitif est d'autant plus à rejeter qu'il a été employé par Leydig pour exprimer une conception erronée ; en effet, cet auteur pensait que chacun de ces prétendus cylindres représente une cellule transformée : en cherchant la signification morphologique, au point de vue de la théorie cellulaire, de la fibre musculaire, il croyait que cette fibre résulterait de l'accolement de plusieurs cellules, dont chacune serait représentée par un cylindre primitif. Dans cette conception, si elle était exacte, l'expression de cylindre primitif, et celle de faisceau primitif appliquée à la fibre musculaire, seraient parfaitement légitimes. Mais nous savons aujourd'hui que c'est la fibre musculaire tout entière, avec son myolemme comme membrane, qui représente une cellule à noyaux multiples. C'est pour cela que nous avons précédemment combattu l'expression de faisceau primitif (p. 532) et que nous combattons de même celle de cylindre primitif ; on voit que sous ces questions de mots, insignifiantes en apparence, il y a des interprétations et des théories de première importance au point de vue morphologique. C'est ce que nous allons voir en étudiant le développement de ces fibres.

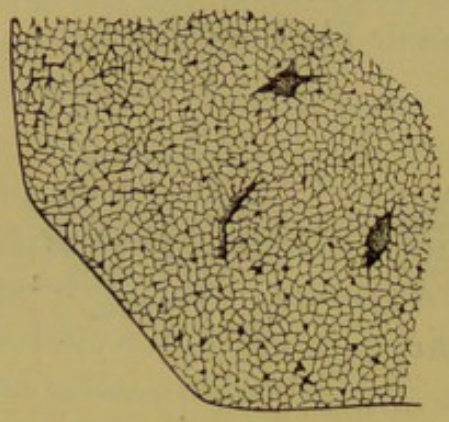


Fig. 240. — Champs de Cohnheim. — Portion de la coupe transversale d'une fibre striée de grenouille, traitée par l'acide nitrique.

On y voit trois noyaux, les surfaces de section polygonales des colonnettes musculaires (champs de Cohnheim), et çà et là des granulations graisseuses dans la substance interstitielle. — Grossissement de 370 diamètres (Kölliker).

Développement des fibres musculaires striées. — Dès les premières applications de sa théorie cellulaire (p. 11) Schwann fut amené à voir dans les fibres musculaires striées des éléments dérivant de cellules transformées ; mais, en l'absence d'observations directes, il ne put faire que des hypothèses sur cette transformation, et s'arrêta à la suivante : puisqu'une fibre musculaire striée possède plusieurs noyaux, elle doit résulter de la fusion de plusieurs cellules ; dans les végétaux, on trouve divers ordres de fibres formées par des

Hypothèse de Schwann.

cellules placées bout à bout ; Schwann pensa donc que pareillement une fibre musculaire est formée d'une série de cellules primitivement indépendantes, placées en série longitudinale, puis soudées en un tout continu.

Cette hypothèse ne fut pas confirmée par les recherches de contrôle entreprises par Kölliker ; celui-ci constata qu'une fibre striée est, au début, représentée par une seule cellule fusiforme, qui s'allonge et dont le noyau se multiplie. Recherches de Kölliker.

Ces cellules, destinées à devenir fibres musculaires, et qu'on nomme *myoblastes*, nous connaissons leurs origines *Myoblastes.*

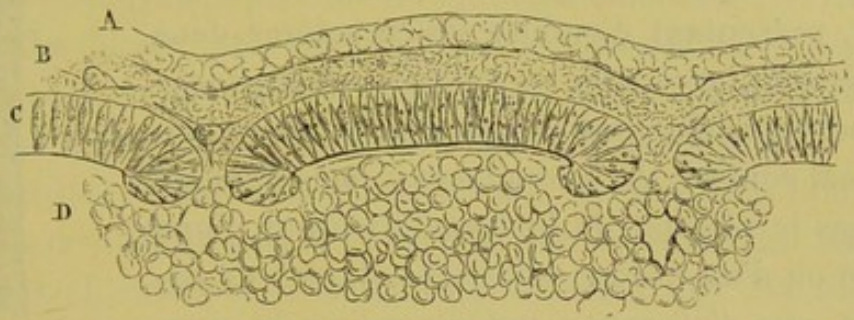


Fig. 241. — Lame musculaire de la prévertèbre. — Embryon du poulet; coupe parallèle à l'axe du corps.

A. Ectoderme. — B. Cellules mésenchymateuses sous-jacentes à l'ectoderme. — C. Lame musculaire (couche dorsale ou corticale de la prévertèbre). — D. Cellules mésenchymateuses dérivant de la partie ventrale des prévertèbres (d'après Pouchet et Tourneux).

blastodermiques (p. 211) ; nous savons qu'elles sont d'origine mésodermique, qu'elles sont toutes primitivement dans la couche supérieure ou corticale des prévertèbres (lames musculaires, p. 241), et que de là elles se répandent ensuite dans les diverses parties du corps (bourgeons des membres), où elles doivent donner lieu à la formation de masses musculaires (p. 211). Le système musculaire est donc bien réellement un système, dans le sens histogénétique du mot, puisqu'il a des centres formateurs tous équivalents (prévertèbres) et qu'il n'y a pas de muscles striés qui ne dérivent de ces centres (fig. 241). Leur origine des prévertèbres.

Dans les muscles en voie de formation, les myoblastes s'allongent de plus en plus (fig. 243) ; leurs noyaux multiples, provenant de la division répétée du noyau primitif unique, sont placés dans l'axe du cylindre cellulaire (fig. 242) ; ils sont elliptiques, avec leur grand axe dirigé selon l'axe de ce cy- Évolution des myoblastes.

lindre. C'est environ au troisième mois de la vie fœtale, dans l'espèce humaine, que ces myoblastes commencent à présenter des détails caractéristiques de la future fibre striée : dans la couche périphérique de leur protoplasma apparaît de la substance musculaire ; c'est-à-dire des fibrilles transversalement striées (fig. 242). Alors le myoblaste a l'aspect d'un tube, dont la paroi est formée d'une couche de fibrilles striées, et dont le centre est occupé par du protoplasma granuleux avec des noyaux. Ces fibrilles, striées d'emblée, apparaissent dans le protoplasma périphérique comme un cristal apparaît, présentant d'emblée ses caractères, dans une dissolution capable de lui donner naissance ; elles sont une élaboration toute particulière, encore mal connue, du protoplasma ; mais elles ne sont pas le résultat de la transformation d'une cellule ou d'un noyau ; elles sont, dans leur ensemble, une *élaboration endoplasmique* du myoblaste. Les noyaux placés dans l'axe continuent à se multiplier par caryocinèse ; on les trouve souvent en disposition géminée, c'est-à-dire par groupes de deux, provenant de la division d'un noyau préexistant ; le myoblaste continue ainsi à s'allonger et à s'épaissir. En même temps son écorce de fibrilles striées est devenue plus puissante, par formation incessante de nouvelles fibrilles.

Apparition périphérique des fibrilles striées.

Fig. 242. — Fibre musculaire striée en voie de développement chez un embryon humain de trois mois environ.

n. Noyau. — *t*. Écorce de substance striée. — *p*. Protoplasma central. — Grossissement de 300 diamètres (Ranvier).

Mais cette écorce de fibrilles ne forme pas une couche continue ; elle est interrompue par des irradiations du protoplasma central qui se prolonge jusqu'à la surface ; ces irradiations divisent donc déjà la masse fibrillaire en groupes distincts, c'est-à-dire en *colonnes musculaires* qui deviennent de plus en plus nombreuses, se superposant de la périphérie au centre. A ce moment, la fibre musculaire est constituée telle qu'elle demeurera dans certains muscles des insectes : les noyaux sont axiaux ; il n'y a pas de myolemme (p. 535).

Fibrilles groupées en colonnes primitives.

Chez les vertébrés, cette fibre modifie sa disposition primitive par l'apparition d'une *membrane cellulaire* à sa périphérie ; c'est-à-dire par la production, toujours tardive, du myolemme, et par le changement de place des noyaux. La manière dont émigrent les noyaux pour d'axiaux devenir marginaux ou épars (p. 536), n'a pas été étudiée avec précision dans tous ses détails. Puisqu'il y a toujours des cloisons de protoplasma allant du centre à la périphérie et interposées entre les colonnes musculaires, il est évident que, à mesure que la production de fibrilles gagne le centre de la fibre et finit par envahir complètement le protoplasma axial, les noyaux de cet axe doivent être refoulés dans les cloisons et, en suivant ces cloisons, se porter tous vers la périphérie (noyaux marginaux) ou s'arrêter en partie en route (noyaux épars)[1].

Production tardive du myolemme.

Migration des noyaux.

Du reste, la situation primitive des noyaux et le lieu d'apparition des fibrilles sont choses variables selon les espèces animales. L'essentiel c'est d'avoir constaté que les fibrilles apparaissent dans le protoplasma, sont élaborées par lui ; quant aux dispositions topographiques des parties pendant cette élaboration, elles sont tout à fait secondaires. Ainsi, chez les batraciens, le processus intime d'évolution du myoblaste est identique à ce qu'il est chez les mammifères ; mais les rapports des parties sont tout à fait différents. L'étude, très facile, des chevrons musculaires de la queue de très jeunes têtards montre que chaque fibre striée de ces chevrons a pour origine une cellule unique, dont le noyau se multiplie : bientôt on trouve ces cellules contenant chacune trois noyaux, ovoïdes, volumineux (A, fig. 243) ; sur un des bords de la cellule une traînée de substance musculaire striée apparaît et grossit, restant toujours placée latéralement. Les noyaux sont donc dès le début périphériques, et, à mesure que la substance striée s'épaissit et s'allonge, ces noyaux, qui se multiplient, forment, avec le protoplasma correspondant, une bande granuleuse placée à la surface de la substance musculaire, mais envoyant dans celle-ci des tractus qui la cloisonnent ; plus tard,

Cas des chevrons musculaires des batraciens.

1. L. Ranvier, *Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire* ; Paris, 1880.

après production du myolemme, les noyaux ne sont plus, chez les batraciens, dans cette situation marginale ; on les trouve épars, ainsi qu'il a été dit précédemment (p. 536 et fig. 239, A). Ils ont donc émigré, au moins pour la plupart, de la périphérie au centre, c'est-à-dire en sens inverse de ce qui se passe chez les mammifères.

Nous venons de parler de production, par le protoplasma, de fibrilles ou substance musculaires. Pour préciser plus exactement, nous devons ajouter que ce qui apparaît d'abord, ce sont, à vrai dire, des colonnes musculaires, qui sont sans doute formées de fibrilles, distinctes ; mais à ce moment on ne peut guère isoler celles-ci ; la fibrillation de la colonne s'accentue par la suite. Les colonnes musculaires, les champs de Cohnheim qui les représentent sur les coupes transversales, sont donc des dispositions primitives ; entre elles sont des cloisons, un réseau de protoplasma (sarcoplasme) ; entre les fibrilles, au contraire, est une substance transparente homogène, le *ciment interfibrillaire* précédemment décrit.

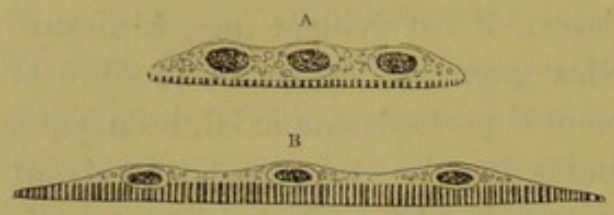


Fig. 243. — Deux fibres musculaires striées de la queue d'une larve d'axolotl, à deux stades successifs de leur développement, A et B.

Dans le protoplasma de la cellule sont trois noyaux ; en bas est une couche corticale de substance striée, très mince en A, plus épaisse en B (Pouchet et Tourneux).

Les colonnes musculaires sont bien *primitives*.

CHAPITRE XXVI

LA FIBRE MUSCULAIRE STRIÉE (suite)

Étude des fibrilles musculaires. — Nous avons réservé pour un paragraphe spécial l'étude détaillée de la fibrille striée, parce que sa constitution est très compliquée, et parce que, comme elle est la partie essentielle de la fibre musculaire, la partie contractile, il sera avantageux de pouvoir, aussitôt après

en avoir fait l'analyse, passer à l'étude des phénomènes intimes dont elle est le siège pendant la contraction.

Striation de la fibrille.

La fibrille musculaire présente une succession, en série longitudinale, de *bandes alternativement sombres et claires*. Plus les microscopes ont été perfectionnés, plus l'observation a été atten-

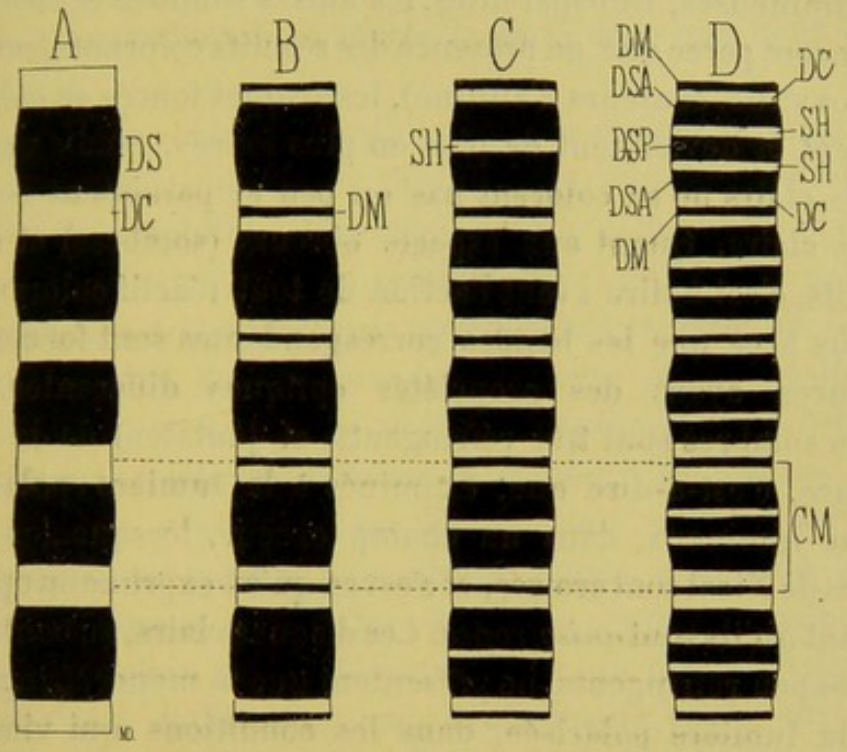


Fig. 244. — Constitution de la fibrille striée : série des parties constituantes successivement reconnues par les progrès de l'analyse microscopique.

A. Premières notions : succession de disques clairs (DC) et de disques sombres (DS).

B. Notion de la strie d'Amici ou disque mince (DM) au milieu du disque clair.

C. Notion de la strie de Hensen (SH) au milieu du disque épais, qui est ainsi divisé en deux demi-disques.

D. Disposition plus compliquée des fibrilles des pattes de l'hydrophile : il y a deux stries de Hensen, dans le disque épais, lequel est par suite subdivisé en trois parties sombres : une médiane (DSP) dite disque sombre principal, et deux extrêmes, dites disques sombres accessoires (DSA).

A la partie supérieure du schéma D se trouvent indiquées, à droite, les parties claires (DC, disques clairs; SH, stries claires séparant les disques sombres); à gauche, les parties sombres (DM, disques minces; DSA, disques sombres accessoires; DSP, disque sombre principal). — A la partie inférieure, CM marque l'étendue d'une case ou segment musculaire, et permet d'en suivre la complexité croissante du schéma A au schéma D.

tive et a porté sur de nombreux animaux, et plus on est arrivé à multiplier le nombre des bandes claires et obscures et à leur reconnaître des significations différentes.

Les premières études, et les observations superficielles montrent que la fibrille est formée de bandes obscures, à peu près aussi longues que larges, séparées par des bandes claires

plus larges que longues (fig. 244, A). On donne aux premières bandes le nom de *disques foncés* ou *sombres* (DS, fig. 244), et aux secondes celui de *disques clairs* (DC, fig. 244). Les expressions de *clair* et *foncé* sont justifiées non seulement parce que ces parties, en dehors de l'action des réactifs, apparaissent les unes lumineuses, transparentes, les autres sombres et obscures, mais encore parce que, en présence des réactifs colorants (carmin, hématoxyline, couleurs d'aniline), les disques foncés se colorent vivement et deviennent de plus en plus foncés, tandis que les disques clairs ne se colorent pas ou peu et paraissent de plus en plus clairs. Quant aux aspects obscurs (sombres) et clairs primitifs, c'est-à-dire avant l'action de tout réactif colorant, ils sont dus à ce que les bandes correspondantes sont formées de substances ayant des propriétés optiques différentes. Les disques sombres sont très réfringents, et jouissent de la biréfringence, c'est-à-dire que, examinés à la lumière polarisée, ils sont lumineux, dans un champ obscur, lorsque les deux prismes de Nicol sont croisés, et c'est ce qu'on exprime en optique en disant qu'ils sont *anisotropes*. Les disques clairs, au contraire, sont très peu réfringents, ne présentent que la monoréfringence, et, à la lumière polarisée, dans les conditions qui viennent d'être indiquées, ils ne s'éclairent pas, ils sont invisibles, c'est-à-dire *isotropes*.

Disques foncés et disques sombres.

Mais une observation plus attentive, facile à répéter sur des fibrilles musculaires tendues (traitées en place par les réactifs fixateurs de manière qu'elles ne puissent se rétracter), a permis à Amici (1858) de constater que chaque disque clair présente en sa région moyenne une bande obscure mince, qui le divise en deux parties, et qui a les mêmes propriétés optiques que le disque foncé. C'est ce qu'on a appelé d'abord la *strie d'Amici* [1]. Puisque cette strie (DM, fig. 244, B) est une bande obscure qui a les mêmes caractères optiques que le disque sombre, on lui a donné le nom de *disque sombre mince*, réservant au premier le nom de *disque sombre épais ;* puis, par abréviation, on a dit simplement *disque mince* et *disque épais*,

Strie d'Amici.

1. Amici, *Ueber die Muskelfaser* (Arch. de Virchow, 1859, t. XVI, p. 414).

et c'est ainsi que nous dirons dans ce qui va suivre. Le disque mince divise donc le disque clair en deux demi-disques clairs, de sorte que, en suivant la longueur d'une fibrille, à partir d'un disque mince, on trouve successivement (fig. 244, B) : ce disque mince, puis un demi-disque clair, puis le disque épais, puis un nouveau demi-disque clair, et enfin on arrive à un disque mince, à partir duquel se répète la succession que nous venons d'indiquer.

Nos notions sur la fibrille striée en étaient là lorsque, en 1868, Hensen, étudiant les fibrilles des muscles des ailes des insectes (hydrophile), examinées fortement tendues, reconnut que le disque épais (disque sombre épais) présente à sa partie moyenne une strie claire (*strie intermédiaire* ou *strie de Hensen*) qui le divise en deux (deux demi-disques épais) : cette strie claire (SH, fig. 244, C) a les propriétés optiques et se comporte vis-à-vis des matières colorantes comme les disques clairs déjà connus; c'est donc un disque clair intermédiaire. On trouve ainsi, en partant d'un disque mince, pour aller jusqu'à un autre disque mince (fig. 244, C) : le disque mince, un demi-disque clair, un demi-disque épais, un disque clair intermédiaire (ou de Hensen), un demi-disque épais, un demi-disque clair, et enfin un disque mince[1]. En général, l'ensemble des deux demi-disques épais, avec leur disque clair intermédiaire, forme un ventre, une portion légèrement renflée, tandis que les bords de la fibrille (fig. 244) sont rectilignes ou un peu concaves au niveau de l'ensemble représenté par le disque mince flanqué de ses deux demi-disques clairs. De là l'aspect moniliforme de l'ensemble de la fibrille, aspect d'autant plus accentué que la fibrille est plus tendue (fig. 246, B).

Strie intermédiaire de Hensen.

Ces dispositions, faciles à constater sur les muscles de l'aile de l'hydrophile, se montrent un peu différentes, un peu plus compliquées quand on examine les fibrilles musculaires des pattes de ce même insecte. Ce n'est plus une seule strie claire qui traverse le disque épais, mais deux stries claires (fig. 244, en D), qui, par suite, le divisent en trois portions : une médiane

Cas de striation plus compliquée encore.

1. Hensen, *Ueber ein neues Structurverhältniss der quergestreiften Muskelfaser*, 1868.

dite *disque épais principal* (ou disque sombre principal ; DSP, fig. 244, en D), et deux extrêmes, dites *disques épais accessoires* de Brucke (DSA, fig. 244, en D). L'ensemble du disque épais est donc composé de cinq pièces, deux disques épais accessoires, que deux disques clairs séparent du disque *épais principal* qui occupe le milieu de l'ensemble. On trouve donc, en partant d'un disque mince (fig. 244) : ce disque mince, un demi-disque clair, un disque épais accessoire, un premier disque clair intermédiaire, un disque épais principal, un second disque clair intermédiaire, un disque épais accessoire, un demi-disque clair, et enfin un nouveau disque mince.

Ces subdivisions des disques épais peuvent aller plus loin encore. Mais il nous paraît inutile d'entrer dans des détails nouveaux, car ces dispositions compliquées peuvent, dans une vue d'ensemble, être ramenées à quelque chose de très simple. En effet, les disques minces et les disques épais ont des réactions différentes : le disque mince résiste à l'action des acides faibles, tandis que les disques épais sont dissous ; par les réactifs colorants, disque mince et disques épais se colorent avec des teintes légèrement différentes. On peut donc considérer une fibrille musculaire comme formée d'unités placées bout à bout et dont chacune est représentée par les parties qui se succèdent depuis un disque mince jusqu'au disque mince suivant ; dans cette unité (*case musculaire de Krause*), on trouve, situé dans de la substance claire, un disque épais, qui au lieu d'être unique, d'une seule pièce, se trouve subdivisé en plusieurs bandes distinctes ; si compliquée que puisse être la superposition de disques épais accessoires et principaux, cette superposition représente simplement une subdivision du disque épais (suivre la série des schémas A, B, C, D, de la figure 244). Cette subdivision est portée d'autant plus loin que le muscle est plus parfait, plus susceptible de contraction rapide.

Signification de ces parties : la *case musculaire*.

Nous allons voir en effet que la substance des disques épais (substance sombre) est celle qui se modifie pendant la contraction, celle dans laquelle siège la *propriété contractile*, et qu'il y a avantage, pour la production de cette contraction, à ce que ces disques épais, cette substance contractile, soient subdivisés

Substance contractile.

en un grand nombre de parties. Toujours cette subdivision paraît porter ces éléments au nombre de deux au moins, c'est-à-dire que la disposition la plus simple est celle du disque épais divisé, par la strie de Hensen, en deux demi-disques épais. C'est là la forme typique. Dans cette forme typique, on trouve donc, en allant d'un disque mince au suivant (fig. 244, en C), deux demi-éléments contractiles; dans les formes plus compliquées on trouvera, d'un disque mince à l'autre, trois tiers d'éléments contractiles (DSA, DSP, et DSA, fig. 244, en D), etc.

Phénomènes microscopiques de la contraction. — Pour donner la signification de la striation de la fibrille musculaire, nous décrirons de suite les modifications qu'elle présente en passant de l'état de relâchement à l'état de contraction. Cette étude a donné lieu à de nombreuses hypothèses, sur lesquelles nous ne saurions insister, puisque, grâce aux recherches de Ranvier, nous possédons aujourd'hui, au lieu de vues hypothétiques, des faits d'observation directe. C'est donc surtout sur l'exposé de ces faits que nous insisterons, pour avoir une théorie réelle de la contraction du muscle strié. Mais donnons d'abord une rapide indication des théorie qui ont précédé celle de Ranvier.

Faits macroscopiques.

Toute théorie de la contraction musculaire doit tenir compte d'abord de deux faits essentiels que nous révèle à l'œil nu l'étude physiologique d'une masse musculaire en contraction, à savoir que le muscle qui se contracte se *raccourcit*, et que ce raccourcissement est accompagné d'un *épaississement équivalent*, c'est-à-dire que la masse musculaire gagne en épaisseur ce qu'elle perd en longueur, et ne subit aucune condensation, aucun changement de volume. Il faut que les hypothèses faites sur la manière dont se comporte la fibrille pendant la contraction, ou que les faits observés sur cette fibrille en contraction, rendent compte de ces deux modifications corrélatives l'une à l'autre : raccourcissement et épaississement.

Faits microscopiques.

D'autre part, comme l'observation microscopique la plus superficielle d'une fibre musculaire à l'état de contraction a montré deux faits importants, il faut que toute théorie histologique (microscopique) de la contraction explique également ces

deux faits, à savoir que, dans une fibre musculaire contractée, comparativement à une fibre à l'état de repos, la striation transversale devient plus serrée, plus fine et que la striation longitudinale devient plus apparente. Enfin, cela va sans dire, il faut qu'une théorie du mécanisme microscopique de la contraction tienne compte de la constitution bien démontrée aujourd'hui de la fibrille musculaire, c'est-à-dire de la présence notamment des disques épais, et de leur multiplicité dans les fibrilles, qui, par exemple chez les insectes, se présentent comme celles où la propriété de contraction brusque, caractéristique du muscle strié, se trouve portée au plus haut degré.

Théorie de Rouget.

Nous pouvons donc tout d'abord laisser entièrement de côté la *théorie de Rouget*, d'après lequel la fibrille musculaire serait un ressort en spirale, distendu dans l'état de repos, resserré dans l'état de contraction; cette théorie ne répond pas à la véritable constitution de la fibrille[1]. — Il en est de même de la *théorie de Brucke*. Celle-ci invoque surtout ce fait que les disques épais possèdent la double réfraction (p. 548), et, comme les physiciens expliquent la double réfraction du spath d'Islande par l'hypothèse que ce spath serait formé de particules dites disdiaclastes, il suppose de même que les disques épais sont composés de disdiaclastes qui, à l'état de repos, seraient groupés en séries longitudinales, parallèles à l'axe de la fibrille, tandis que, lors de la contraction, ils se disposeraient transversalement : le disque épais deviendrait plus mince et plus large, et ainsi s'expliquerait l'aspect plus serré de la striation transversale de la fibre en contraction; mais, si ingénieuse que soit cette théorie, elle n'a aucun fondement réel, puisque l'existence de ces disdiaclastes est une pure hypothèse.

Théorie de Brucke.

Théorie de Merkel.

Nous ne nous arrêterons pas davantage à la *théorie de Merkel*, dite *théorie de l'inversion;* d'après cet auteur, lors de la contraction, les demi-disques épais, séparés par la strie de Hensen, s'éloigneraient l'un de l'autre et viendraient s'accoler au disque mince, toute la substance claire s'accumulant dans la région de la strie claire de Hensen : par ce déplacement, il

1. Ch. Rouget, *Sur les tissus contractiles et la contractilité* (Journal de la Physiologie, 1863, tome VI, p. 647).

expliquerait certains aspects de la striation qui paraît *inversée* dans la fibrille contractée (les disques épais ayant pris la place des disques clairs, de chaque côté du disque mince); mais, remarquons-le, cette hypothèse suppose des changements qui ne donnent aucune explication de la contraction, car il n'y est fait allusion ni au raccourcissement, ni à l'épaississement du muscle; c'est une théorie, mais ce n'est pas une théorie de la contraction.

Théorie d'Engelmann.

La *théorie d'Engelmann* a déjà un tout autre caractère que les précédentes; elle ne fait que peu d'hypothèses gratuites sur la constitution des fibrilles; à l'inverse des théories de Rouget et de Brucke, elle tient compte de la véritable composition de ces fibrilles, et enfin elle cherche à expliquer le raccourcissement et l'épaississement [1]. Pour Engelmann, en effet, les disques épais sont les éléments essentiels de la contraction, pendant laquelle, grâce à une activité spéciale, ils absorbent le liquide des disques clairs; ceux-ci s'amincissent donc (la striation devient plus serrée), tandis que les disques épais, qui seraient composés de fibrilles allongées dans le sens de l'axe de la fibrille à l'état de repos (c'est ici la seule hypothèse), deviennent plus larges et aussi plus minces, ces fibrilles prenant par imbibition une forme plus ou moins sphérique; ainsi s'expliquerait non seulement l'aspect plus serré de la striation, mais encore le gonflement transversal comme le raccourcissement longitudinal du muscle.

Théorie de Krause.

Enfin la *théorie de Krause* est encore plus en rapport avec la constitution de la fibrille et avec certains des aspects de la fibre en contraction [2]. D'après Krause, les éléments disposés d'un disque mince à l'autre forment une *case musculaire* (voir CM, fig. 244, schéma D), dans laquelle le disque épais est une partie relativement solide, et les disques clairs sont des parties liquides; ces parties liquides accumulées au-dessus et au-dessous du disque épais, ou entre ses tranches, si ce disque

1. Engelmann, *Microscop. Untersuch. ub. die quergestreiften Muskelsubstanz* (Archives de Pflüger, 1873).

2. *Ueber den Bau der quergestreiften Muskelfaser* (Zeitschr. f. ration. Medicin, 1868 et 1869).

est subdivisé (strie de Hensen, disques accessoires et disque principal), se déplaceraient, lors de la contraction, pour se porter sur ses côtés (comparer les schémas A et B de la fig. 245). De là le raccourcissement et l'épaississement de la fibrille, et par conséquent de la fibre, et du muscle entier ; de là la striation plus serrée, par diminution d'épaisseur ou même disparition des disques clairs ; de là enfin l'accentuation de la striation longitudinale, par accumulation de substance liquide claire sur les côtés de la fibrille, c'est-à-dire entre les fibrilles. Dans cette théorie, les parties claires seraient seules actives, et cette activité consisterait en un déplacement ; le disque épais demeurerait passif, inactif, sans modification.

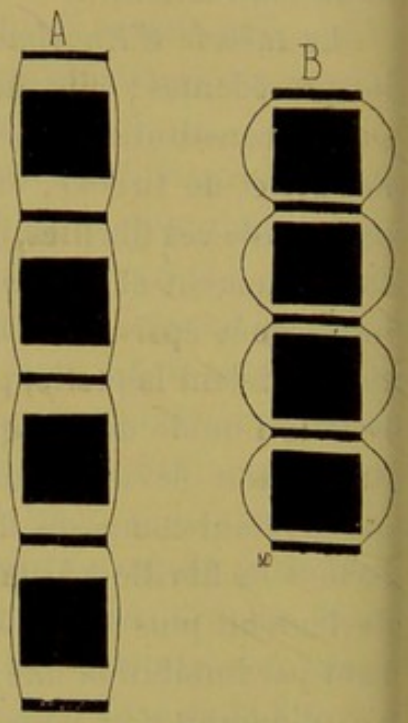


Fig. 245. — Schéma de la théorie de Krause.
A. La fibrille au repos. — B. La fibrille en contraction.

Théorie de Ranvier.

Or, ce dernier détail n'est pas exact ; le disque épais (ou ses tranches, s'il est subdivisé) ne présente pas la même configuration sur une fibrille à l'état de repos et sur une fibrille contractée. La constatation de ce fait capital conduit à la *théorie de Ranvier*, qui considère la substance du ou des disques épais comme la partie essentiellement active dans la contraction. Nous disons théorie de Ranvier, mais, on va le voir, ce n'est pas une théorie basée sur des hypothèses ; c'est une formule qui résume une série de faits constatés par l'observation directe. Donnons d'abord cette formule, nous verrons ensuite quels sont les faits expérimentaux qui la justifient ; cette manière de procéder nous permettra d'être plus bref et sera plus didactique. D'après Ranvier les *disques clairs* sont des parties purement *élastiques*, qui peuvent être passivement étirées, puis reviennent par élasticité à leur forme primitive ; les *disques épais* au contraire sont les seules parties douées de *contractilité*, capables de

Sa formule.

changer de forme ; ce sont eux seuls qui sont actifs dans la contraction, et cette activité consiste à diminuer de dimension dans tous les sens, à ramasser et concentrer leur substance en expulsant de leur intérieur un liquide qui s'accumule momentanément sur leurs faces latérales, pour rentrer en eux dès que cesse la contraction. Telle serait la signification des disques épais (sombres) et des disques clairs. Nous ne parlerons pas pour le moment des disques minces (disques sombres minces), dont nous verrons plus tard le rôle accessoire (p. 560).

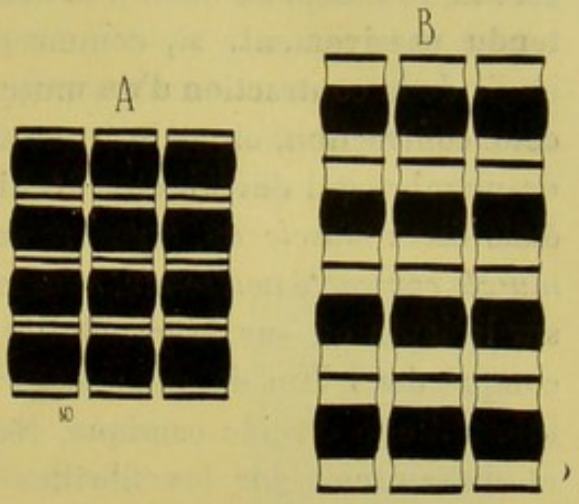


Fig. 246. — Schéma de trois fibrilles musculaires au repos.
En A, ces fibrilles sont relâchées (non tendues). — En B, elles sont tendues.

Les expériences et observations microscopiques par lesquelles Ranvier a été amené à formuler cette théorie consistent dans l'examen méthodique

Sa démonstration expérimentale.

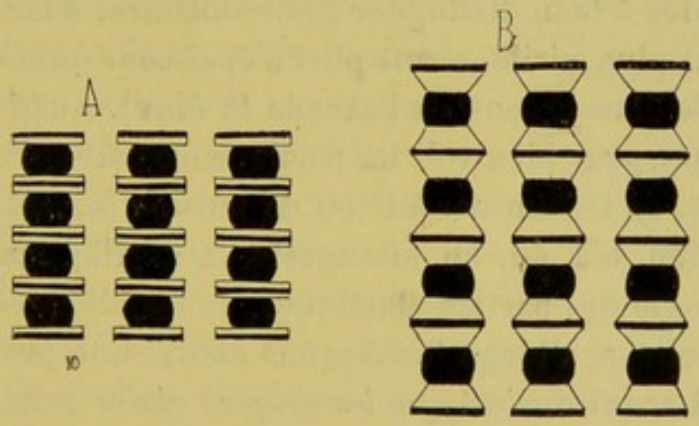


Fig. 247. — Schéma de trois fibrilles musculaires à l'état de contraction.
En A. Ces fibrilles ne sont pas tendues (le muscle a été libre de se raccourcir). — En B. Elles sont tendues (le muscle n'a pu réaliser son raccourcissement de contraction).

des divers états de repos, de contraction, et de tension dans lesquels on peut placer les fibres et les fibrilles musculaires. Ces états sont au nombre de quatre. Un muscle au repos peut être relâché, revenu sur lui-même (par section de ses insertions par exemple) ; ou bien il peut être tendu passivement (en

éloignant ses insertions, par exemple en mettant dans l'extension un membre dont le muscle en question est fléchisseur). De même, un muscle contracté peut être non tendu, si le levier osseux qu'il déplace obéit à sa contraction ; ou bien il peut être tendu passivement, si, comme dans l'exemple précédent, il s'agit de la contraction d'un muscle fléchisseur et que, pendant cette contraction, on maintienne en extension forcée le segment de membre qui devrait être fléchi. Nous avons donc les quatre états dits : *muscle au repos relâché*, *muscle au repos tendu*; *muscle contracté non tendu*, *muscle contracté tendu*. Il est facile, sur le lapin ou sur la grenouille, de mettre un muscle quelconque dans l'un de ces quatre états, d'y faire une injection interstitielle d'acide osmique, réactif fixateur par excellence, et d'examiner, sur les fibrilles ainsi fixées définitivement, quelles sont les dispositions différentes des parties dans chacune de ces manières d'être du muscle.

Muscle au repos, *relâché* ou *tendu*.

Quand on examine la fibrille musculaire à l'état de repos avec relâchement, non tendue (fig. 246, A), comparativement à ce qu'elle est à l'état de repos tendue (fig. 246, B), on constate que, dans le premier cas, les disques clairs sont minces, souvent difficiles à bien distinguer ; au contraire, dans le second cas, ils sont plus visibles, ont plus d'épaisseur (une dimension plus grande dans le sens de l'axe de la fibre). Aussi conseille-t-on toujours, pour bien voir les parties successives d'une fibrille musculaire, de l'examiner à l'état de tension (fig. 248). Comme cette tension n'a pu, en allongeant la fibrille, mettre en jeu que l'élasticité des parties élastiques, en les allongeant, et que justement elle a allongé les disques clairs, une première conclusion est acquise, c'est que *les disques clairs sont élastiques*. Comme, d'autre part, de la fibrille au repos tendue à la fibrille au repos non tendue, il n'y a aucune différence dans les disques épais (fig. 246), c'est que sans doute la propriété de ceux-ci est autre que l'élasticité.

Muscle contracté *tendu* ou *non tendu*.

Si maintenant on compare (fig. 247) la fibrille contractée non tendue avec la fibrille contractée tendue, on retrouve, pour ce qui est des disques clairs, les mêmes différences que dans le cas précédent : peu accentués dans la contraction sans tension,

ces disques deviennent plus visibles dans la contraction avec tension. Ils ont donc conservé, sans modification, leur propriété première, qui est simplement d'être élastiques.

Dans la contraction ce sont les disques épais qui sont modifiés.

Mais ce qui est modifié dans la fibrille contractée, ce sont essentiellement les disques épais; ils ont diminué dans toutes leurs dimensions, c'est-à-dire en longueur et en largeur, mais surtout en longueur (dans le sens de l'axe de la fibrille); ils tendent à devenir sphériques et non plus discoïdes. Le changement, déjà appréciable sur le muscle contracté non tendu (A, fig. 247), devient extrêmement frappant sur le muscle contracté tendu (B, fig. 247). Dans ce cas, vu l'augmentation des disques clairs, qui semblent avoir gagné en hauteur une partie de ce qu'ont perdu ces disques épais, les disques épais ressemblent à un disque mince; et, d'autre part, une partie claire apparaît sur les faces latérales des disques épais (fig. 247, en B); d'où il résulte que, d'une fibrille à la fibrille voisine, un intervalle s'est produit entre les disques épais correspondants, c'est-à-dire que la striation longitudinale du muscle, sa constitution fibrillaire est alors beaucoup plus visible qu'à l'état de repos. Cette substance claire ne peut être considérée comme provenant des disques clairs, lesquels sont restés en place, avec leurs caractères de parties élastiques, se prêtant à la distension, aussi bien dans le stade de contraction que dans le stade de repos. Puisque, du reste, nous savons que le muscle ne change pas de masse pendant la contraction, que ce qu'il perd en longueur il le gagne en épaisseur, il est évident que les disques épais, dont les dimensions ont diminué, n'ont pu se réduire ainsi qu'en expulsant de leur intérieur, comme une éponge qu'on exprime, du liquide, du plasma qui les imbibe. C'est ce plasma qui s'est répandu sur les côtés du disque épais, qui

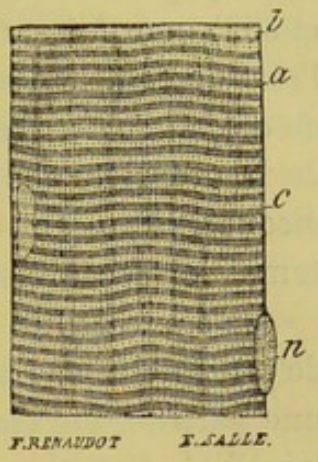


Fig. 248. — Fibre musculaire du muscle grand adducteur du lapin, examinée dans son propre plasma, à l'état vivant, et à l'état d'extension.

a. Disque épais. — *b*. Disque mince. — *c*. Espaces clairs. — *n*. Noyau vu de profil. — Grossissement de 700 diamètres (Ranvier).

Ces disques ont exprimé le plasma qui les imbibe.

rend ainsi les fibrilles plus distinctes, et qui, en même temps, concourt à l'accroissement du diamètre transversal du muscle. Du reste, il paraît résulter des recherches les plus récentes de Ranvier que, pendant la contraction, les disques épais diminuent seulement en longueur, et augmenteraient au contraire légèrement en largeur; l'épaississement transversal du muscle total a donc plusieurs causes[1].

Nous arrivons donc à expliquer tous les changements macroscopiques et microscopiques (voir leur énumération, p. 551 et 552) que présente le muscle en passant de l'état de repos à l'état de contraction, par ce seul fait du *changement de volume du disque épais*. C'est le ou les disques épais qui sont le siège de la propriété contractile du muscle, et la contraction de ces disques, expulsant latéralement leur plasma, amène en même temps le raccourcissement et l'épaississement.

La striation n'est pas en rapport avec la *contractilité:*

La contractilité est une propriété générale du protoplasma de toute cellule. Dans le protoplasma de la cellule musculaire, une partie a été élaborée qui jouit spécialement de cette contractilité. Cette partie peut se présenter sous la forme de longues fibrilles homogènes, comme nous le verrons pour le muscle lisse; dans le muscle strié, elle se présente sous la forme de petites particules, les disques épais, séparées par des particules élastiques, les disques clairs, d'où résulte l'aspect dit de striation. Ce n'est pas dans le fait de cette striation qu'il faut chercher le secret de la contraction, puisque les fibrilles des muscles lisses sont contractiles, quoique homogènes, c'est-à-dire non striées transversalement. La striation doit répondre à la différence qui existe entre la contraction du muscle strié et celle du muscle lisse; cette différence est bien connue; c'est que la contraction du muscle lisse est lente, celle du muscle strié *très rapide, très brusque;* il passe très rapidement de l'état de repos à celui de contraction et revient de même brusquement à l'état de repos.

Mais avec la *rapidité* de la contraction ;

Or si, en effet, comme l'établissent les faits précédents, la

1. Ranvier, *Des éléments musculaires et des éléments élastiques de la membrane rétrolinguale de la grenouille* (Compt. rend. Acad. des sciences, 10 mars 1892). — *Observations microscopiques de la contraction des fibres musculaires vivantes* (Ibid.).

substance contractile doit, en se contractant, exsuder de son intérieur son contenu liquide; si, d'autre part, comme le montre la physiologie, elle est le siège, à ce moment, de phénomènes chimiques, de combustions qui demandent des échanges très actifs entre elle et le plasma qui la baigne, il est évident que plus cette substance contractile sera réduite en fragments de plus en plus petits, plus elle sera favorablement disposée pour la rapidité de cette exsudation et de ces échanges, puisque, avec la même masse, sa surface deviendra plus étendue. Supposons, dit Ranvier, qu'une fibre musculaire soit formée d'une masse homogène contractile; au moment de la contraction, la sortie du liquide qui permettra le raccourcissement sera nécessairement lente. Au contraire, avec la constitution en fibrilles, et ces fibrilles étant striées, c'est-à-dire formées par la superposition de particules contractiles (disques épais), la surface par laquelle peuvent se faire les échanges est beaucoup plus grande, puisqu'elle correspond à la somme des surfaces des disques épais. La rapidité des échanges, c'est-à-dire celle de la contraction sera donc beaucoup augmentée.

Et avec la *rapidité* des échanges.

En physiologie, on assigne au muscle deux propriétés : la *contractilité* et l'*élasticité;* l'expérimentation faite à l'aide du microscope permet de localiser la contractilité dans les disques épais, l'élasticité dans les disques clairs. L'interposition de ces parties élastiques est de la plus haute importance pour l'utilisation de l'effet résultant de la contraction des disques épais; elle permet, comme dans tous les appareils qui renferment des parties élastiques (voir, dans les traités de physiologie, le chapitre relatif à l'élasticité artérielle), une utilisation plus complète de la force produite par les parties en contraction, car cette élasticité emmagasine cette force, pour la restituer aussitôt d'une manière régulière et progressive, au lieu de la laisser se perdre, au début, dans des chocs et des frottements. En effet, lorsque les disques épais changent de forme et diminuent de volume pour produire le raccourcissement de la fibre, ils exercent d'abord leur action sur les disques clairs, lesquels s'allongent; le raccourcissement du muscle est donc diminué d'autant à son début. Mais aussitôt, par leur élasticité, c'est-à-

Localisation de la *contractilité* et de l'*élasticité*.

Rôle et importance de l'élasticité.

dire leur tendance à reprendre leur longueur première, ces disques clairs restituent la force qu'ils avaient emmagasinée, et, se raccourcissant, continuent à diminuer la longueur du muscle (Ranvier). On voit donc que disques épais et disques clairs, contractilité et élasticité, sont associés de la manière la plus intime dans le fonctionnement de la fibrille striée.

Les disques minces ne sont que des *pièces de charpente.*

Jusqu'ici nous n'avons parlé que des rôles à assigner soit aux disques épais (disques sombres épais, p. 548), soit aux disques clairs. Quel est celui des disques minces (disques sombres minces, p. 555) ? Nous savons qu'ils n'ont pas les mêmes réactions chimiques que les disques épais (p. 550) ; aussi paraissent-ils étrangers au phénomène de contraction proprement dite; en effet, examinés comparativement sur un muscle contracté non tendu, et sur un muscle contracté tendu, ils semblent se montrer dans ce dernier cas un peu plus épais (allongés en hauteur) que dans le premier. Ils sont donc élastiques, mais cependant bien moins élastiques que les disques clairs. On les considère

Case musculaire.

généralement comme de simples *pièces de charpente;* ce sont eux qui forment les limites de la *case musculaire* de Krause (p. 550, et CM, fig. 244). Et en effet, pour les fibrilles qui sont tout à la périphérie d'une fibre, c'est au niveau des disques minces que l'adhérence du sarcolemme est surtout prononcée, et quand on examine les rapports des fibrilles placées côte à côte, on constate, de l'une à ses voisines, que les disques minces d'une même rangée transversale demeurent toujours en contact, presque en continuité par leurs bords, comme pour assurer la concordance en séries transversales des éléments qui produisent la striation du muscle.

Chimie de la fibre musculaire striée. — Si l'analyse chimique pouvait nous renseigner sur la composition comparée des disques épais, des disques minces et des disques clairs, elle fournirait de précieuses données complémentaires de l'analyse microscopique; mais il n'en est malheureusement pas ainsi; la chimie n'a encore analysé que la substance musculaire en masse, et notamment le liquide (*plasma musculaire* ou *myoplasma*) qu'on extrait en broyant et passant à la presse des muscles refroidis au-dessous de zéro.

Ce *myoplasma* ou *suc musculaire*, abandonné à lui-même, se coagule spontanément, comme le sang, se divisant en un caillot rétractile, formé de *myosine* ou *fibrine musculaire*, et une partie liquide dite *sérum musculaire*. Myoplasma.

Le phénomène de la coagulation de la myosine paraît très analogue à celui de coagulation de la fibrine du sang. (Voyez ci-après : sixième partie, chap. XXXI.) Cette coagulation s'accomplit dans le muscle laissé en place, après la mort, et c'est à elle qu'est due la production de la *rigidité cadavérique*, pour l'étude de laquelle nous renvoyons aux traités de physiologie. Myosine et sa coagulation (*rigidité cadavérique*).

Le muscle vivant, au repos, est alcalin ou neutre ; mais après un travail énergique il tend à devenir acide, si la circulation ne le débarrasse pas des produits excrémentitiels de son activité. En effet cette acidité est produite par la présence d'*acide sarcolactique*.

Mais de tous les détails relatifs à la chimie du muscle, il en est un qui est ici du plus haut intérêt : c'est celui de sa *couleur*, de sa *matière colorante*. La plupart des muscles striés présentent une coloration rougeâtre bien connue, et qu'on est, au premier abord, tenté d'attribuer au sang que peuvent encore, sur le cadavre, renfermer les vaisseaux qui courent entre les fibres musculaires (voir p. 567). Cependant il n'en est rien ; cette couleur est bien propre à la fibre musculaire, car, en lavant parfaitement les muscles (expérience de Kühne) par le passage d'un courant d'eau salée dans leurs capillaires, on constate que le muscle a conservé sa couleur, alors que le liquide injecté commence à revenir incolore par les veines. Mais ce n'est pas à dire que la couleur du muscle soit sans rapport avec la couleur du sang. Chose remarquable, Bichat disait déjà « que la portion circulante ou libre du sang dans le muscle ne concourt que peu à sa coloration ; que c'est la portion *combinée* avec le tissu musculaire, celle qui concourt à sa nutrition, qui lui donne sa couleur ». Et en effet, la matière colorante qui fait partie de la constitution du muscle, qui demeure en lui après qu'il a été dépouillé de tout le sang qu'il pouvait contenir, est identique à la matière colorante des globules rouges du sang, c'est de l'*hémoglobine*. Matière colorante (*Hémoglobine*).

En broyant le muscle et le traitant par l'eau, on obtient un liquide teint en rose fleur de pêcher, qui, au spectroscope, donne les bandes d'absorption caractéristiques de l'hémoglobine (voir *sixième partie*, chap. XXX) et qui, par le sel marin et l'acide acétique, donne les cristaux caractéristiques de chlorhydrate d'hématine (ou *hémine*). Chez les insectes, qui n'ont pas de globules rouges, pas d'hémoglobine sanguine, les muscles renferment cependant une hémoglobine propre, dite *myohématine*, caractérisée par un spectre d'absorption un peu différent de celui de l'hémoglobine sanguine.

Rôle de cette hémoglobine.

Dans les globules du sang, le rôle de l'hémoglobine est de se charger d'oxygène (oxyhémoglobine), qui est ensuite distribué aux divers éléments des tissus; dans la fibre musculaire, le rôle de l'hémoglobine est semblablement de se *charger d'oxygène*, qui cette fois sera utilisé sur place au fur et à mesure des besoins du muscle. Quand on dispose sous le microscope un fragment de muscle pris sur un animal et qu'on l'examine avec le microspectroscope (chap. XXX), on constate les deux bandes d'absorption de l'hémoglobine oxygénée; mais petit à petit ce spectre est remplacé par celui de l'hémoglobine réduite, surtout au centre de la préparation; c'est que, dans cette partie centrale qui n'a pas de contact avec l'air extérieur, et ne reçoit plus rien du sang, les fibres musculaires, encore vivantes, ont utilisé l'oxygène de leur hémoglobine.

Comme le muscle consomme de l'oxygène surtout pendant la contraction, et que celle-ci ne peut durer que tant qu'il y a de l'oxygène à la disposition du muscle, l'oxyhémoglobine musculaire joue un rôle important dans le maintien, la durée de la contraction. Nous verrons (ci-après : vaisseaux des tissus musculaires) que dans la plupart des muscles la circulation est arrêtée pendant la contraction ; aussi celle-ci ne peut-elle être soutenue que si le muscle contient en lui-même une provision d'oxygène grâce à son hémoglobine ; aussi les muscles sont-ils d'autant plus capables d'une contraction prolongée qu'ils sont plus riches en hémoglobine, qu'ils sont *plus rouges*. Ceci nous amène à parler de la curieuse décou-

Provision d'oxygène.

verte, faite par Ranvier, de deux catégories de muscles striés, les *muscles pâles* et les *muscles rouges*.

Muscles striés rouges et pâles. — Ranvier, en 1873, a reconnu que, chez le lapin, il y a deux sortes de muscles, dans la musculature du squelette, de la vie de relation : les uns, tels que le soléaire, le demi-tendineux, le crural, le petit adducteur, sont *rouges;* les autres plus nombreux, et parmi lesquels on peut citer le grand adducteur, le droit interne, les jumeaux, sont *pâles* ou *blancs* [1].

Différences de propriétés.

A ces différences d'aspect correspondent des différences et dans les propriétés physiologiques et dans la constitution de la fibrille contractile. — Les *muscles blancs* sont à contraction très brusque, se produisant sous la forme d'une *secousse* (voir les traités de Physiologie) rapide, aussitôt suivie d'une décontraction. Les *muscles rouges* se contractent plus lentement, donnent une secousse plus prolongée, suivie d'une décontraction progressive. En un mot, leur contraction est plus soutenue. — Au microscope, les fibrilles des muscles blancs sont plus fines, plus serrées, ce qui fait que leur striation longitudinale est peu visible (fig. 248, p. 557) ; par contre, la striation transversale est très nette, et les disques épais l'emportent en volume sur les disques clairs ; enfin, dans l'ensemble de la fibre, les noyaux sont uniquement marginaux (fig. 239, B; et fig. 248). Les fibrilles des muscles rouges sont au contraire plus épaisses, moins serrées, avec plus de protoplasma ou sarcoplasme interposé entre elles, ce qui fait que leur striation longitudinale est plus apparente (fig. 232) ; par contre, la striation transversale est moins nette, les disques épais sont moins volumineux, les bandes claires et les disques minces prenant ici une plus grande importance ; enfin, dans l'ensemble de la fibre, les noyaux ne sont pas uniquement marginaux, mais épars (fig. 239, C), ce qui est en rapport avec la plus grande abondance du réseau protoplasmique.

Différences de constitution.

Ces différences de structure concordent avec les pro-

1. L. Ranvier, *Propriétés et structure différentes des muscles rouges et des muscles blancs chez les lapins* (Compt. rend. Acad. des sciences, 3 nov. 1873). — *Des muscles blancs et des muscles rouges chez les rongeurs* (Ibid., 3 janv. 1887).

priétés différentes de ces deux ordres de muscle. Nous ne reviendrons pas sur ce que nous avons dit relativement à la couleur, c'est-à-dire à la richesse en hémoglobine des deux ordres de fibres. Mais nous devons remarquer que l'abondance de sarcoplasme dans le muscle rouge doit encore réaliser, pour ses fibrilles, une condition heureuse d'emmagasinement des substances qui sont brûlées ou dédoublées pendant la contraction, c'est-à-dire une condition pour que la contraction soit soutenue ; en même temps, les parties élastiques (disques clairs) étant plus développées, elles agissent mieux pour transformer, comme il a été dit ci-dessus (p. 559), en un effet continu le choc brusque de la contraction des disques épais. « C'est pour cela qu'un muscle rouge, excité par une série de secousses d'un courant d'induction, se contracte progressivement et sans interruption jusqu'à son maximum de raccourcissement, les parties élastiques servant d'intermédiaires pour emmagasiner en quelque sorte la force de contraction, tandis que, dans les muscles blancs, où ces parties sont moins élastiques, chaque secousse produit une contraction brusque suivie d'une décontraction. » (Ranvier.)

Causes de la *contraction soutenue* du muscle rouge.

On a dû se demander si cette distinction en deux ordres de muscles striés n'existerait que chez le lapin et quelques rongeurs. Elle existe chez presque tous les vertébrés, mais n'est pas toujours apparente à l'œil nu, car les muscles peuvent avoir tous la même coloration, et présenter cependant les uns les particularités structurales des muscles blancs, les autres celles des muscles rouges du lapin. Il faudrait donc désormais abandonner les termes de muscles rouges et muscles blancs et les remplacer par des dénominations exprimant les différences histologiques. Nous nommerions par exemple les muscles rouges, muscles à noyaux épars ou muscles riches en sarcoplasme, et nous donnerions aux muscles blancs le nom de muscles à noyaux marginaux ou pauvres en sarcoplasme. En partant de ces distinctions, on constate que ces deux ordres de muscles existent chez presque tous les animaux, vertébrés et invertébrés; ceux des ailes des insectes appartiennent à la première catégorie, ceux des pattes à la seconde. Chez l'homme, ces deux ordres de

de muscles striés dans la série animale.

Cas des muscles de l'homme.

fibres se retrouvent également, mais mêlées dans un même muscle ; ainsi le diaphragme, le trapèze, les muscles du dos sont plus riches en fibres à noyaux épars qu'en fibres à noyaux marginaux ; le sterno-mastoïdien, au contraire, est plus riche en fibres de ce dernier ordre.

CHAPITRE XXVII

MUSCLES STRIÉS (TISSU CONJONCTIF, VAISSEAUX ET NERFS)

Les fibres musculaires striées, éléments essentiels et caractéristiques du muscle strié, se groupent, pour constituer un corps charnu, en faisceaux réunis par du tissu conjonctif ; ce tissu apporte à l'élément musculaire ses vaisseaux et ses nerfs ; d'autre part, la fibre musculaire s'attache aux leviers osseux par l'intermédiaire de tendons. Nous avons donc à étudier dans le muscle : le tissu conjonctif, les vaisseaux, les nerfs et enfin les tendons.

Tissu conjonctif des muscles. — Les fibres musculaires, dites à tort faisceaux primitifs (p. 532), se groupent côte à côte pour constituer le corps charnu d'un muscle. Ce groupement, qui est opéré par l'interposition du tissu conjonctif, se fait d'abord par la réunion d'un certain nombre de fibres en un *faisceau* dit *secondaire* (c'est ici qu'on devrait dire faisceau primitif), entouré de tissu conjonctif (*c*, fig. 249) ; les faisceaux secondaires ont un diamètre de 0,50 à 1 millimètre ; puis, par l'association de plusieurs faisceaux secondaires, se trouvent constitués des *faisceaux tertiaires ;* si le muscle est volumineux, ceux-ci se groupent à leur tour en *faisceaux quaternaires*.

Groupement des fibres en faisceaux.

Sur une coupe transversale d'un corps musculaire (fig. 249), on voit que ce groupement est opéré par du tissu conjonctif. Ce tissu forme au muscle une enveloppe générale, de laquelle partent des cloisons qui pénètrent entre les faisceaux tertiaires ou quaternaires ; de ces cloisons partent de nouvelles lamelles

qui se disposent entre les faisceaux secondaires ; enfin des prolongements plus fins pénètrent dans ces faisceaux secondaires et s'interposent entre les fibres musculaires. On donne à l'enveloppe générale du muscle le nom de *périmysium externe* (*a*, fig. 249), et on comprend sous le nom de *périmysium interne* (*b*, fig. 249) les diverses cloisons qui pénètrent entre les divers ordres de faisceaux. Ce tissu conjonctif des muscles appartient à la variété dite tissu conjonctif lâche, qui, ici comme partout

Perimysium externe et interne.

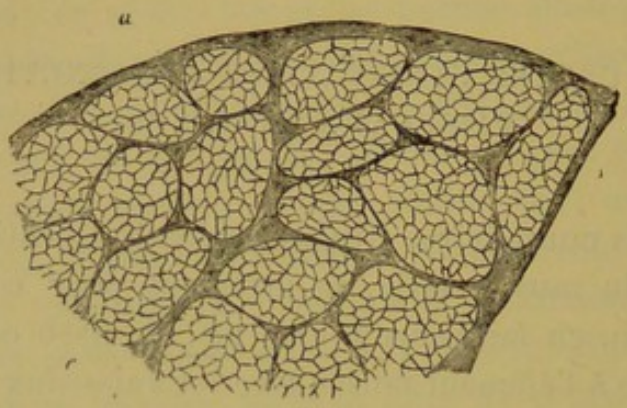


Fig. 249. — Section transversale du sterno-cléido-mastoïdien ; vue d'ensemble, à un grossissement de 50 fois seulement.
a. Perimysium externe. — *b*. Perimysium interne. — *c*. Faisceaux secondaires de fibres striées.

ailleurs, s'interpose entre les parties, les sépare tout en les associant en un tout (p. 363).

Dans l'intérieur des faisceaux secondaires, c'est-à-dire entre les fibres musculaires (entre les prétendus faisceaux primitifs), ce tissu conjonctif lâche est formé essentiellement de rares et fins faisceaux de fibrilles conjonctives, avec cellules conjonctives, mais avec peu ou pas de fibres élastiques et sans cellules adipeuses. Ces fibrilles conjonctives sont, pour la plupart, dirigées parallèlement aux fibres musculaires elles-mêmes. Dans les cloisons interposées aux faisceaux secondaires, et surtout en se rapprochant du périmysium externe, on voit apparaître les fibres élastiques et les cellules adipeuses. Sur quelques muscles le périmysium externe est assez dense pour mériter le nom d'aponévrose, c'est-à-dire qu'ici le tissu conjonctif lâche se condense en tissu fibreux (p. 397).

Tissu conjonctif lâche.

C'est en suivant ces cloisons de tissu cellulaire lâche que

les vaisseaux et les nerfs arrivent jusqu'aux fibres musculaires.

Vaisseaux des muscles striés. — La physiologie nous apprend que, de tous les tissus, le tissu musculaire est celui qui, pendant son activité, est le siège des échanges respiratoires les plus actifs. Aussi le muscle strié est-il très riche en vaisseaux. D'autre part il reçoit de nombreux nerfs, qui ont pour fonction de provoquer la contraction des fibres musculaires.

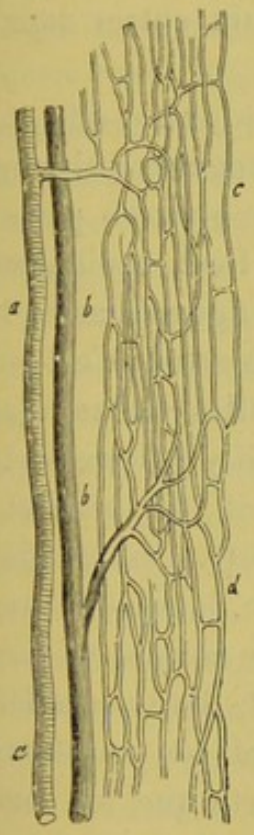


Fig. 250. — Vaisseaux des muscles striés.
a. Artère. — *b*. Veine. — *c*. *d*. Réseau capillaire.

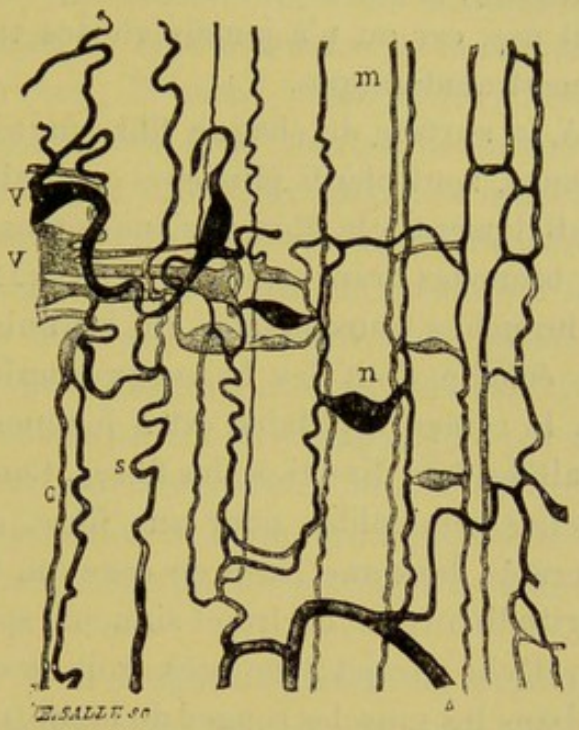


Fig. 251. — Réseau vasculaire du muscle demi-tendineux du lapin, injecté avec le bleu de Prusse et la gélatine.
A. Artère. — V, V. Veines. — *n*. Dilatations des branches transversales des capillaires. — *m*. Place occupée par les fibres musculaires non figurées ici. — *s*. Branche longitudinale sinueuse. — Grossissement de 100 diamètres (Ranvier).

Vaisseaux sanguins. — Le tissu musculaire est très abondamment pourvu de vaisseaux sanguins. En général, chaque muscle reçoit plusieurs artérioles qui se ramifient en suivant les cloisons de tissu conjonctif et vont, dans les faisceaux secondaires, se résoudre en un réseau de capillaires interposés aux fibres musculaires (fig. 250). Divers auteurs croient devoir insister sur ce fait que ces capillaires ne pénètrent pas dans les fais-

Richesse en vaisseaux sanguins.

ceaux primitifs ; c'est implicitement avouer combien est mal choisi ce terme de faisceau primitif, pour désigner la fibre musculaire (p. 532), et combien il peut prêter à confusion ; car du moment que ce prétendu faisceau primitif n'est autre chose que la fibre musculaire, c'est-à-dire un élément anatomique morphologiquement équivalent à une cellule (cellule à noyaux multiples), il est inutile de dire que les capillaires ne le pénètrent pas, car on n'a jamais vu des vaisseaux entrer dans un élément anatomique.

A la surface de chaque fibre musculaire, entre elle et ses voisines, sont placés plusieurs capillaires sanguins qui courent parallèlement à la fibre et s'anastomosent de place en place par des branches transversales (*c*, *d*, fig. 250). Deux capillaires et les branches transversales qui les unissent figurent assez bien une échelle dont les barreaux seraient écartés, c'est-à-dire que le réseau capillaire est à longues mailles rectangulaires parallèles à la direction des fibres. Comme il y a deux ou trois échelles semblables pour une fibre, on voit que celle-ci est enfermée dans une sorte de cage (*m*, fig. 251). Les capillaires longitudinaux ont un trajet sinueux, spiroïde, lorsque le muscle est relâché ; trajet à peu près droit lorsque le muscle est tendu.

Réseaux capillaires à mailles longitudinales.

Dans les muscles rouges du lapin (p. 563), Ranvier a découvert une disposition remarquable : d'abord les anastomoses transversales sont plus nombreuses, de sorte que les mailles du réseau se rapprochent de la forme carrée ; mais le fait essentiel c'est que ces branches transversales, ainsi que les origines des veines, présentent des dilatations en forme de fuseau (*n*, fig. 251) ; ce sont autant de réservoirs renfermant une provision de sang, c'est-à-dire d'oxygène, pour le muscle au moment de sa contraction ; on voit que, pour le muscle rouge, caractérisé par une contraction lente et soutenue (p. 564), tout, aussi bien dans sa structure que dans sa vascularisation, est disposé favorablement pour ce mode particulier de contraction [1].

Pauvreté en vaisseaux lymphatiques.

Vaisseaux lymphatiques. — On ne connaît pas de vaisseaux lymphatiques dans l'intérieur même des masses musculaires ;

1. L. Ranvier, *Note sur les vaisseaux sanguins et la circulation dans les muscles rouges* (Archives de physiologie, 1874).

tout au plus voit-on quelques lymphatiques dans les épaisses cloisons des muscles tels que le grand fessier; mais par contre certains muscles présentent de riches réseaux lymphatiques à leur surface. Tel est le diaphragme; ils y existent aussi bien au niveau de la partie charnue qu'au niveau du centre phrénique (Voy. p. 388).

Nerfs des muscles. — Les muscles reçoivent de nombreux nerfs qui se ramifient, selon le type ordinaire de subdivision des nerfs (voy. Syst. nerveux; 7e part.; chap. XXXVI), en se décomposant en branches formées d'un nombre de moins en moins considérable de fibres ou tubes nerveux. Ces branches suivent les cloisons qui séparent les faisceaux de divers ordres, et échangent entre elles des tubes nerveux, de manière à former, dans l'intérieur des faisceaux secondaires, des plexus à mailles allongées selon la direction des fibres musculaires. C'est de ces plexus que partent les filets terminaux, qui, par dédoublements successifs, arrivent à se réduire en général à une seule fibre nerveuse en approchant de leurs terminaisons. Selon le mode de ces terminaisons, on distingue des nerfs moteurs et des nerfs sensitifs.

Richesse en ramifications nerveuses.

Terminaisons motrices[1]. — Pendant longtemps on a cru que les fibres nerveuses se termineraient dans les muscles par des anses; c'est qu'on n'avait vu que les plexus sus-indiqués et non les véritables terminaisons nerveuses. En 1840, Doyère observa pour la première fois le véritable mode de terminaison : il vit la fibre nerveuse arriver sur la fibre musculaire et s'y perdre en une éminence située à la surface de cette fibre et formée d'une substance granuleuse[2]. On a donné à ce mode de terminaison le nom d'*éminences de Doyère*. Ces observations avaient été faites sur les tardigrades, animaux articulés. Les premiers résultats analogues sur les vertébrés sont dus à Rouget, qui, en 1862, sur les muscles du lézard traités par l'eau acidulée d'acide chlorhydrique, vit également les nerfs se ter-

Éminences terminales de Doyère.

Plaques de Rouget.

1. L. Ranvier, *Leçons sur l'histologie du système nerveux*, 1878 (Voir spécialement le tome II).

2. Doyère, *Mémoire sur les Tardigrades* (Annales des sciences naturelles, tome XIV, 1840).

miner à la surface de la fibre musculaire en formant une petite masse granuleuse (fig. 252) qu'il appela *plaques terminales* ou *plaques motrices*[1]. Il considéra la plaque terminale comme représentant un renflement, un épanouissement granuleux du cylindre-axe; il constata la présence de *noyaux* dans cette plaque terminale et insista sur ce fait qu'elle est située *sous le sarcolemme*, au contact immédiat de la substance con-

Plaques motrices.

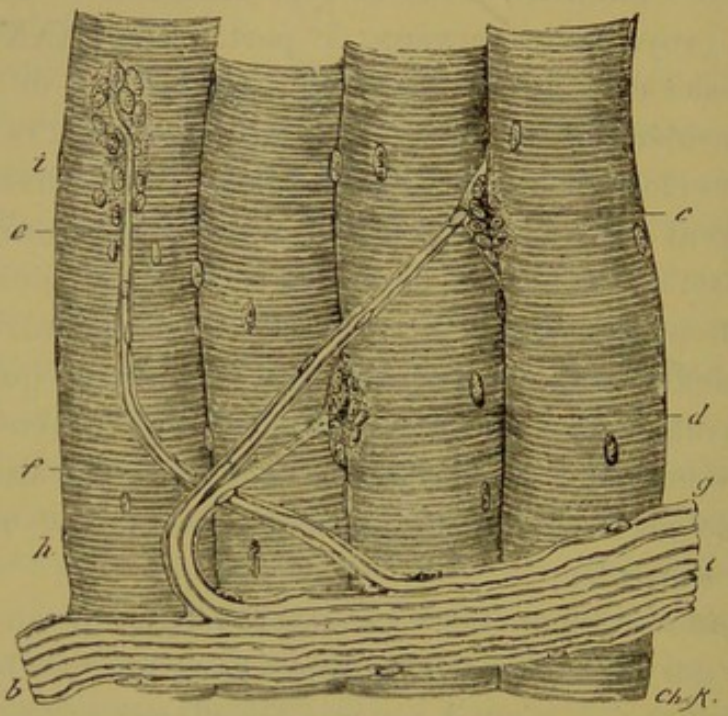


Fig. 252. — Plaques motrices ; terminaisons nerveuses dans le muscle droit supérieur de l'œil d'un chien.

ab. Faisceaux nerveux dont se séparent des fibres (*f*). — *c*, *d*. Plaques terminales vues de côté. — *e*. Plaque terminale vue de face. — *i*, *h*. Noyaux situés sous le sarcolemme. — Grossissement de 400 diamètres (Pouchet et Tourneux).

tractile; la fibre nerveuse traverserait donc le sarcolemme, après avoir perdu sa myéline, et, à l'état de cylindre-axe nu, s'épanouirait aussitôt en une expansion de ce cylindre-axe (voir 7e part. ; chap. XXXVI, la constitution des fibres nerveuses, des tubes nerveux). Presque aussitôt vinrent, sur le même sujet, les travaux de Krause (1863), puis de Kühne et enfin de Gerlach, 1874. Krause et Kühne retrouvèrent la plaque de Rouget;

1. Rouget, *Sur la terminaison des nerfs moteurs* (Compt. rend. Acad. des sciences, sept. 1862). — *Mémoire sur la terminaison des nerfs moteurs* (Journal de la physiol., 1864).

seulement ils prétendirent qu'elle est située au-dessus du myolemme et qu'elle n'est pas constituée par un épanouissement du cylindre-axe, mais par une substance granuleuse dans laquelle le cylindre-axe se ramifie et se termine par des extrémités libres; sur la grenouille Kühne décrivit la fibre nerveuse comme se divisant et subdivisant à la surface de la fibre musculaire et se terminant par des fibrilles pâles plus ou moins longues, parallèles à l'axe de l'élément musculaire (*buissons terminaux de Kühne*); enfin Gerlach, faisant ses recherches sur les muscles

Buissons de Kühne.

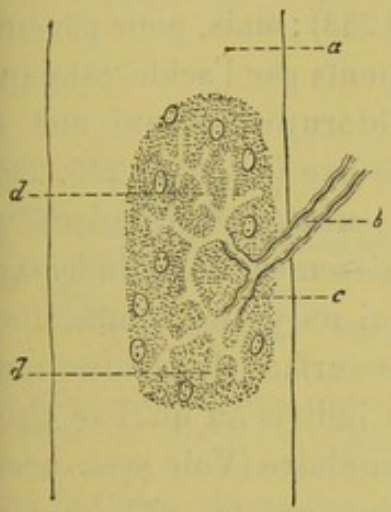


Fig. 253. — Plaque motrice du lézard.

a. Fibre musculaire. — *b*. Fibre nerveuse. — *c*. Ses ramifications. — *d*. Leurs terminaisons (Frey).

Fig. 254. — Arborisation terminale dans les muscles de la cuisse du lézard vert; préparation au chlorure d'or (Ranvier).

de la grenouille traités par le chlorure d'or qui colore en violet foncé le cylindre-axe, nia l'existence d'une plaque motrice, c'est-à-dire d'une substance granuleuse, et décrivit la terminaison de la fibre nerveuse comme se faisant par de fines ramifications du cylindre-axe qui traverse le myolemme et se divise, dans la fibre musculaire, pour y former un réseau serré.

Toutes ces descriptions, en apparence si contradictoires, renferment cependant une partie de la vérité; l'éminence de Doyère, la plaque terminale de Rouget, le buisson de Kühne, qui sont les trois formes types que nous venons d'indiquer dans ce rapide historique, existent bien réellement, avec cependant des dispositions un peu différentes de celles qui leur ont

Ces trois modes de terminaison se ramènent au même type.

été attribuées tout d'abord; mais ce ne sont pas trois modes divers de terminaisons nerveuses; ce sont trois variantes d'un seul et même mode, dont la *plaque terminale* représente la forme moyenne, l'éminence de Doyère et le buisson terminal étant des formes extrêmes, chacune selon un type opposé. C'est ce que nous allons voir en exposant les résultats des recherches de Ranvier sur ce sujet.

Analyse du type dit *plaque motrice*.

Nous commencerons par le type dit *plaque motrice*. On l'étudie facilement chez les reptiles (lézard), les oiseaux et les mammifères; l'action de l'eau acidulée avec l'acide chlorhydrique la met en évidence (fig. 252 et 253) ; mais, pour pénétrer sa constitution, il faut fixer les éléments par l'acide osmique, et, encore mieux, colorer par le chlorure d'or qui met en évidence les ramifications de cylindre-axe (fig. 254, 255, 256). Dans ces conditions, on voit que la substance granuleuse signalée par Rouget n'est pas un épanouissement du cylindre-axe, mais une substance indépendante qui reçoit les ramifications de celui-ci. En effet, en arrivant à la surface de la fibre musculaire, le tube nerveux, qu'il reste indivis ou qu'il se bifurque au niveau d'un étranglement annulaire (Voir syst. nerv., chap. XXXVI et XLI), perd sa myéline (*gm*, fig. 257), de sorte que, en atteignant le myolemme, l'élément nerveux se trouve réduit aux parties suivantes (en B, fig. 257) : cylindre-axe (*ca*), gaine de Schwann (*gs*, fig. 257) et gaine de Henle (*gh*).

Gaine de Henle.

Or en suivant la gaine de Henle, dont le contour est très net, on la voit s'élargir, s'étaler, recouvrir la plaque (en C, fig. 257) et aller se confondre avec le myolemme (en D) ; ce qui pénètre au contact de la substance contractile, c'est donc seulement le cylindre-axe avec la gaine de Schwann.

Substance granuleuse fondamentale et ses noyaux.

Cette fibre nerveuse, ainsi réduite, rencontre, en arrivant au-dessous du myolemme, une plaque de substance granuleuse (fig. 253 et 257), dite *substance fondamentale*, qu'il faut sans doute considérer comme un amas local de protoplasma musculaire ou sarcoplasme, avec des noyaux musculaires (*noyaux fondamentaux*, voir ci-après). En abordant cette plaque de substance fondamentale, le cylindre-axe se divise et subdivise, formant une *arborisation terminale* (fig. 253 et 257). Les branches

de cette arborisation sont sinueuses; elles présentent un calibre irrégulier (fig. 255, 256) : elles se renflent par places et s'étranglent entre ces renflements, présentant un aspect moniliforme, qui parfois est exagéré au point de pouvoir faire croire au premier abord à l'existence de petits îlots distincts (fig. 254), tant peuvent être minces les parties rétrécies qui unissent ces îlots. On a pu parfois constater des anastomoses entre ces branches, mais le fait est rare et rien ne justifie les descriptions de Gerlach qui aurait vu dans la plaque un fin réseau de fibrilles nerveuses. Finalement ces branches se terminent par des *extrémités libres*, tantôt simplement arrondies, tantôt renflées, tantôt au contraire légèrement effilées (fig. 255, 256).

Arborisation nerveuse, avec extrémités libres.

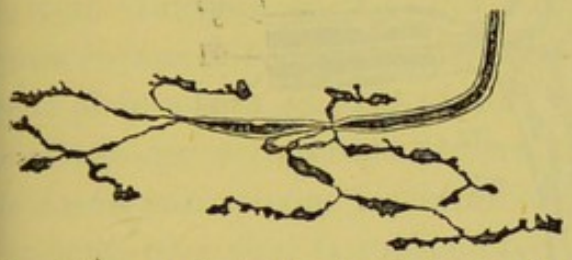


Fig. 255. — Arborisation terminale dans les muscles du lézard vert; préparation au chlorure d'or, selon le procédé de Ranvier (jus de citron, chlorure d'or, et acide formique).

Fig. 256. — Trois arborisations terminales des muscles jumeaux du lapin, imprégnés par l'or (Ranvier).

Ces arborisations (ce *buisson terminal*) sont, nous le répétons, situées dans la substance granuleuse fondamentale, mais il est rare que ces rameaux terminaux atteignent les limites de cette substance (fig. 253), de sorte que, sur une plaque vue de profil, la matière granuleuse (et surtout ses noyaux, fig. 257) semble occuper un plan plus profond que l'arborisation elle-même. Enfin n'oublions pas que ces ramifications du cylindre-axe sont accompagnées de la gaine de Schwann (fig. 257). La gaine de Schwann se poursuit-elle jusque sur les dernières branches, jusque sur les extrémités de celles-ci? C'est ce qu'il est impossible de bien distinguer; en tout cas on la reconnaît, avec ses noyaux (*na*, fig. 257), sur la plupart des rameaux.

Ceci nous amène à parler des noyaux de la plaque termi-

nale; ils sont nombreux, d'aspects et de situations différentes, et leur interprétation achèvera de donner la morphologie complète de la plaque terminale. Ils appartiennent à trois catégories, et sont disposés, en allant de la face superficielle à la face profonde de la plaque, sur trois plans : d'abord les noyaux superficiels, dits *noyaux vaginaux* (*nv*, fig. 257), parce qu'ils appar-

Trois catégories de noyaux dans la plaque.

Noyaux vaginaux.

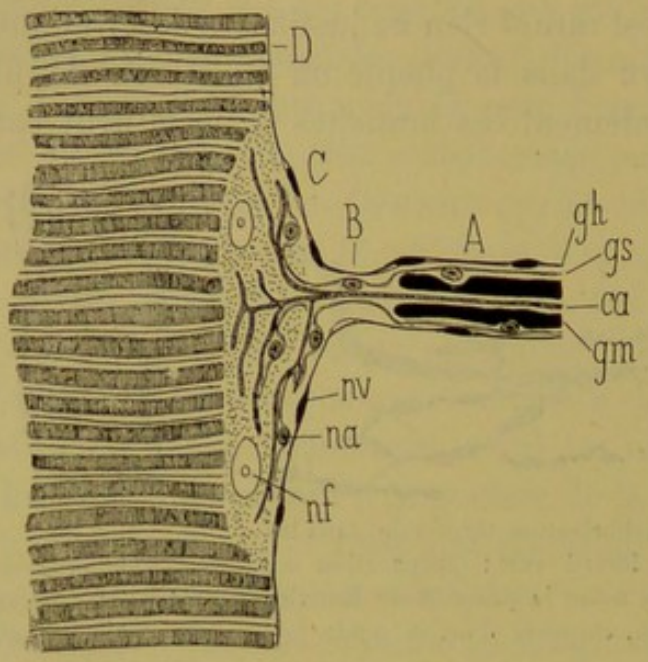


Fig. 257. — Schéma de la terminaison d'un nerf moteur dans une fibre musculaire striée.

En A. La fibre nerveuse est composée de son cylindre-axe (*ca*), de la gaine de myéline (*gm*), de la gaine de Schwann (*gs*) et de la gaine de Henle (*gh*).
En B. La fibre nerveuse perd sa gaine de myéline.
En C. Plaque terminale : on y voit l'arborisation du cylindre-axe, et trois catégories de noyaux : 1° les noyaux vaginaux (*nv*) représentés en noir et avec une forme allongée. 2° les noyaux de l'arborisation (*na*) arrondis et ombrés de traits obliques ; 3° les noyaux fondamentaux (*nf*), clairs et volumineux, dans la partie profonde de la substance granuleuse.
En D. La fibre musculaire au delà de la plaque motrice.

tiennent à la gaine de Henle, et, en effet, sur les vues de profil, ils se montrent appliqués contre la calotte formée par l'expansion de la gaine de Henle (fig. 257) ; ils sont petits, granuleux, irréguliers, colorés fortement par le carmin. Viennent ensuite des noyaux, également petits et irréguliers, mais qui sont appliqués sur les branches de l'arborisation (en *na*, fig. 257), d'où le nom de *noyaux de l'arborisation* que leur a donné Ranvier, et en effet ils doivent être considérés comme apparte-

Noyaux de l'arborisation.

nant à la gaine de Schwann qui accompagne les ramifications du cylindre-axe. Enfin plus profondément, parfois refoulés vers la circonférence de la plaque, sont les *noyaux* dits *fondamentaux* (en *nf*, fig. 257 ; ils sont seuls représentés dans la figure 253, p. 571). Ces noyaux se distinguent toujours nettement des deux types précédents, car ils sont grands, clairs, brillants, à double contour, ne se colorant que peu ; ils appartiennent à la substance fondamentale, et, puisque celle-ci est probablement un simple amas de sarcoplasme (il n'y a aucune membrane au-dessous de la substance granuleuse, aucune ligne de séparation entre elle et la substance musculaire, et elle paraît se continuer avec les traînées de myoplasme interposées aux colonnes musculaires), on peut dire que ce sont des noyaux de la fibre musculaire. Nous voyons donc en définitive que chaque partie constituante de la plaque a sa série de noyaux : les *noyaux vaginaux* pour la calotte qui recouvre la plaque (gaine de Henle), les *noyaux de l'arborisation* pour les ramifications nerveuses, les *noyaux fondamentaux* pour la substance granuleuse (sarcoplasme).

Noyaux fondamentaux.

Si maintenant, en partant de cette constitution des plaques motrices terminales des oiseaux, reptiles et mammifères, nous nous demandons quelle est, de toutes ces parties, la plus essentielle, il est évident que c'est l'*arborisation terminale* du cylindre-axe ; celle-ci doit toujours exister ; les autres parties, et notamment la substance granuleuse pourra être absente, ou bien, dans d'autres cas, être si abondante qu'elle masque au premier abord l'arborisation terminale. Ces deux cas sont réalisés, le dernier dans l'éminence de Doyère, le premier dans le buisson de Kühne[1].

L'arborisation nerveuse est la partie essentielle.

L'*éminence de Doyère* est caractérisée par l'abondance de sa substance granuleuse fondamentale, qui voile l'arborisation terminale et a longtemps empêché de reconnaître sa présence. Reprenant cette étude sur les insectes, Ranvier a montré que la fibre nerveuse (sans myéline chez les articulés) n'est enveloppée que d'une seule gaine, qui est probablement l'homologue de la gaine de Henle. En arrivant sur la fibre musculaire,

Interprétation de l'éminence de Doyère.

1. L. Ranvier, *Leçons sur l'histologie du système nerveux*, tome II, 1878.

cette gaine se continue avec le myolemme; le cylindre-axe est donc nu, non enveloppé d'une gaine de Schwann avec ses noyaux, quand il entre dans l'éminence de substance granuleuse; là il se ramifie et forme une arborisation terminale dont on peut suivre les branches jusqu'à la base du cône de matière granuleuse.

Le fait remarquable, c'est que cette éminence est pauvre en noyaux; ceci s'explique, puisque les ramifications du cylindre-axe étant nues, sans gaine de Schwann, nous ne pouvons avoir ici les *noyaux* dits *de l'arborisation*. Restent les noyaux fondamentaux; ils sont représentés le plus souvent par deux ou trois noyaux placés à la base de l'éminence, ou même seulement par un noyau unique; l'éminence granuleuse représente bien alors un simple noyau musculaire marginal, avec le sarcoplasme qui l'enveloppe; seulement ce sarcoplasme est ici très abondant.

Interprétation du buisson de Kühne.

Le *buisson de Kühne* réalise précisément un type opposé, caractérisé par l'absence de substance granuleuse fondamentale et, par suite, de noyaux fondamentaux, et par la présence, au contraire, ainsi que par la disposition très visible des noyaux de l'arborisation, que rien ne vient voiler. En étudiant ce buisson sur les muscles de la grenouille, Ranvier a montré que la fibre nerveuse, en arrivant sur la fibre musculaire et avant de traverser son myolemme, se divise en nombreuses ramifications, lesquelles ont une gaine de Henle, une gaine de Schwann, et une gaine de myéline (fig. 258); cette *première portion du buisson* (portion *épilemmale*) ne fait pas réellement partie des terminaisons nerveuses, puisqu'elle est en dehors du myolemme; mais chacune de ces branches épilemmales pénètre le myolemme; à ce moment, elle perd sa gaine de Henle, qui se continue avec le myolemme, et sa gaine de myéline qui cesse brusquement; les ramifications *endolemmales*, qui arrivent au contact de la substance contractile, ne sont donc plus constituées que par la substance du cylindre-axe enveloppée d'une gaine de Schwann avec ses noyaux; ce sont ces ramifications endolemmales, *seconde portion du buisson*, qui seules sont homologues de l'arborisation terminale précédemment décrite dans les plaques motrices prises comme type.

Mais cette arborisation terminale présente ici les particularités suivantes (grenouille) : *il n'y existe ni substance granuleuse, ni noyaux fondamentaux*, c'est-à-dire qu'il n'y a en ce point ni sarcoplasme, ni noyau musculaire marginal ; et, d'autre part, les ramifications du cylindre-axe, les branches de l'arborisation ne sont pas sinueuses, et présentent un calibre relati-

Pas de sarcoplasme ni de noyaux fondamentaux.

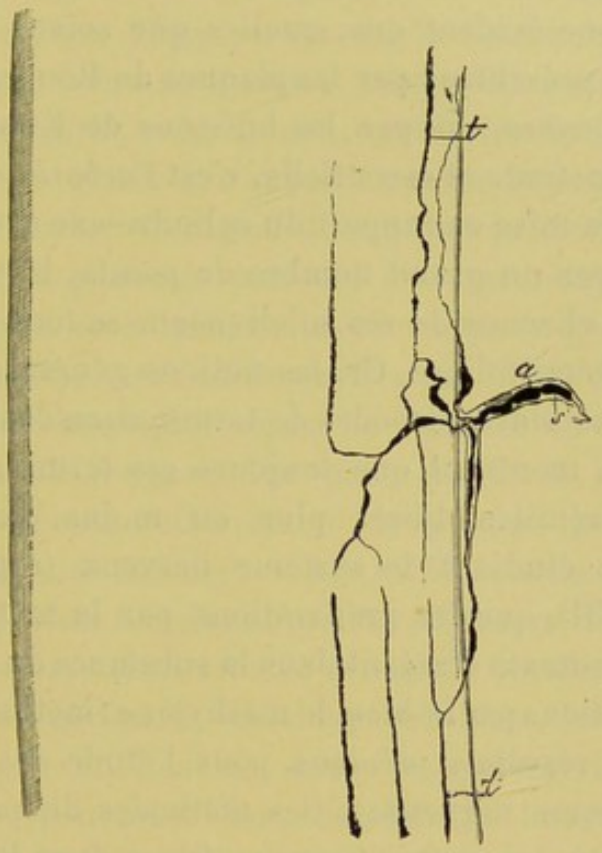


Fig. 258. — Buisson terminal d'une fibre striée du gastro-cnémien de la grenouille, traité par le chlorure d'or.

a. Branche mère du buisson. — *s*. Sa gaine de Henle. — *t*. Tiges terminales (Ranvier).

vement régulier ; elles s'étendent, parallèlement aux fibrilles musculaires, sous la forme de *tiges terminales* (*t*, fig. 258), qui se terminent plus ou moins loin par des extrémités libres plus ou moins effilées ; sur ces tiges terminales, sont disposés des noyaux, les *noyaux de l'arborisation*, lesquels du reste ne sont pas très nombreux, et placés en général à une certaine distance de la pointe terminale de la tige. On voit que, comme morphologie générale, ces buissons sont exactement l'inverse des éminences de Doyère ; dans celles-ci, la fibre nerveuse ne

Antagonisme morphologique des éminences de Doyère et des buissons de Kühne.

se subdivise qu'après être arrivée sous le myolemme, ses ramifications, noyées dans la substance granuleuse, sont dépourvues de noyaux propres ; dans le buisson, au contraire, la fibre nerveuse se subdivise, forme déjà buisson au-dessus du myolemme, puis, en dedans de celui-ci, ses ramifications, pourvues de noyaux propres, ne sont accompagnées d'aucune substance granuleuse.

Il est donc évident que, quelles que soient les variétés de dispositions présentées par les plaques de Rouget, par les éminences de Doyère, ou par les buissons de Kühne, une chose seule est constante et essentielle, c'est l'*arborisation terminale*, c'est-à-dire la mise en rapport du cylindre-axe avec la substance contractile par un grand nombre de points ; le cylindre-axe se subdivise et chacune de ses subdivisions se termine finalement par une extrémité libre. Or, les notions générales aujourd'hui acquises sur les divers modes de terminaison des nerfs sensitifs ou moteurs, montrent que toujours ces terminaisons se font par des extrémités libres plus ou moins ramifiées. Nous verrons, en étudiant le système nerveux (septième partie, chap. XXXVII), que les préparations par la méthode de Golgi (dépôt de chromate d'argent dans la substance du cylindre-axe), ou les colorations par le bleu de méthylène (méthode d'Ehrlich), donnent des résultats précieux pour l'étude des divers ordres de terminaisons nerveuses. Ces méthodes de préparation ont confirmé, pour les terminaisons motrices dans les muscles, les conclusions que nous venons d'exposer, d'après les recherches de Ranvier, faites principalement par l'imprégnation au chlorure d'or.

L'arborisation avec extrémités libres est le fait essentiel.

Terminaisons de nerfs de sensibilité. — Nous n'avons aucun caractère histologique qui nous permette de distinguer un nerf sensitif d'avec un nerf moteur. Mais cependant, les notions générales acquises sur les modes de terminaison des nerfs permettent de penser que certaines terminaisons nerveuses, qu'il nous reste à décrire dans les muscles, et qui sont bien différentes des plaques motrices, sont des terminaisons sensitives. Ce sont en effet, et ceci est leur caractère propre, des ramifications dont les extrémités libres ne se mettent pas en

rapport avec la substance contractile, ne pénètrent pas sous le sarcolemme, mais se disposent entre les fibres striées, dans les cloisons de tissu conjonctif, et parfois uniquement dans les cloisons les plus superficielles. Il est probable que ces terminaisons sont excitées par les compressions qu'elles subissent de la part des fibres musculaires lorsque celles-ci se gonflent par le fait de la contraction, et que ces nerfs transmettent ainsi aux centres nerveux l'impression de la contraction plus ou moins énergique (sens musculaire, sens de la contraction).

Ramifications terminales disposées entre les fibres striées.

Ces nerfs sensitifs sont remarquables par le petit nombre de rameaux de ce genre que reçoit un corps musculaire, et par le très grand nombre de ramifications que présente ensuite ce rameau. Ainsi le peaucier pectoral de la grenouille ne reçoit en général qu'un seul troncule nerveux de ce genre, mais ce troncule se dissocie successivement en ses fibres composantes, et celles-ci fournissent des séries de ramifications successives qui perdent successivement leur gaine de Henle, leur gaine de myéline, conservent relativement longtemps leur gaine de Schwann, et enfin se réduisent à des arborisations de cylindres-axes nus, lesquels se terminent par des extrémité libres. Ces arborisations se présentent sous la forme de fibrilles à trajet rectiligne, ou très légèrement ondulé, parallèles à l'axe du muscle, et se terminent en général dans le perimysium interne, quelques-unes pénétrant dans les cloisons interfasciculaires. En tout cas, leurs extrémités terminales sont situées dans le tissu conjonctif interstitiel, rarement au contact direct des fibres musculaires, jamais dans l'intérieur même de ces fibres, c'est-à-dire jamais sous le myolemme.

Rameaux nerveux rares, mais à ramifications nombreuses.

Tendons et leurs nerfs. — Nous avons déjà étudié le tissu des tendons, en faisant l'histoire des diverses formes du tissu conjonctif (p. 398); en étudiant le périoste, nous avons décrit comment les tendons s'insèrent sur les os (p. 457); à propos des fibres musculaires et du sarcolemme, nous avons vu comment le tendon se continue avec l'élément contractile (535). Comme nous avons également parlé déjà des vaisseaux des tendons (tissu conjonctif, p. 402), il ne nous reste plus qu'à dire quelques mots de leurs nerfs, et cette étude sera d'autant

Rappel de l'étude antérieure des tendons.

mieux placée ici que la plupart des terminaisons nerveuses des tendons sont très analogues aux terminaisons nerveuses sensitives du tissu musculaire.

Les tendons sont en effet relativement riches en nerfs, qui bien certainement doivent être des *nerfs de sensibilité* destinés à donner l'impression des efforts de tractions qu'opère le tendon par le fait de la contraction musculaire. Aussi trouve-t-on dans les tendons les corpuscules terminaux qui sont connus comme présidant ailleurs (tissus sous-cutanés) à la réception des excitations produites par des pressions mécaniques, à savoir les corpuscules de Pacini-Vater. Nous étudierons ces corpuscules à propos des terminaisons nerveuses en général (voy. septième partie; chap. XLI), et nous dirons seulement ici qu'on les trouve à la surface ou dans les cloisons interfasciculaires des tendons, ainsi du reste que parfois aussi à la surface, dans l'aponévrose et dans les cloisons conjonctives du corps charnu du muscle.

Corpuscules sensitifs ordinaires.

Outre ces corpuscules, on trouve encore dans les tendons des terminaisons nerveuses comparables aux terminaisons sensitives des muscles. A cet effet, le nerf pénètre dans les cloisons interfasciculaires, s'y décompose en ses tubes nerveux constituants, et le cylindre-axe de ceux-ci, après des divisions multiples, perd successivement toutes ses gaines pour se réduire à l'état de ramifications de cylindre-axe nues, lesquelles se placent entre les faisceaux tendineux, courent parallèlement en les entourant de courbes spiroïdes plus ou moins complètes, et finalement se terminent par des extrémités libres, souvent renflées, aplaties, c'est-à-dire que la terminaison ultime est formée par une série de parties dilatées et rétrécies, aplaties pour se mouler dans les interstices des faisceaux ; ces dispositions rappellent les varicosités des arborisations des plaques motrices (p. 571, fig. 254).

Terminaisons sensitives spéciales.

Chez tous les vertébrés, on trouve dans les tendons des arborisations terminales de ce genre, diffuses, réparties irrégulièrement dans toutes les régions de la corde tendineuse; mais, chez les oiseaux, les mammifères, et notamment chez l'homme, on voit de plus, particulièrement au niveau de la jonction du

tendon avec le muscle, ces arborisations se condenser pour ainsi dire par places, présenter en ces points une surabondance de ramuscules variqueux et former ce que Golgi a décrit le premier, en 1880, sous le nom d'*organe nerveux terminal musculo-tendineux*, et qu'on désigne généralement aujourd'hui sous le nom de *corpuscule de Golgi*[1]. Ces corpuscules sont des sortes de fuseaux tendineux (fig. 259), formés par un, deux, même trois petits faisceaux tendineux, plus ou moins distincts, parfois mêlés en une masse diffuse de tissu fibreux ; cet ensemble, légèrement renflé, se continuant d'une part avec quelques

Corpuscules de Golgi.

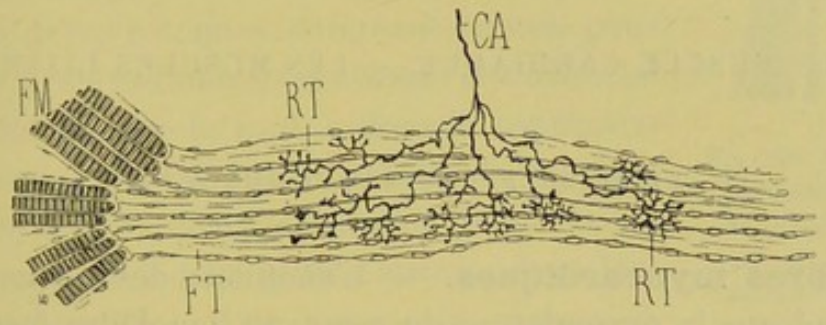


Fig. 259. — Corpuscule de Golgi du tendon d'Achille de l'homme ; ce corpuscule est représenté dépouillé de la gaine lamelleuse qui l'entourait.

FM. Fibres musculaires. — FT. Fibres tendineuses. — CA. Fibre nerveuse (cylindre-axe nu), — RT, RT. Ses ramifications terminales à la surface des faisceaux tendineux.

faisceaux du muscle, et, d'autre part, avec quelques faisceaux tendineux, est cependant bien distinct parce qu'il est enveloppé d'une véritable *gaine lamelleuse* de tissu conjonctif (voir p. 391), c'est-à-dire de lamelles conjonctives tapissées d'un endothélium à leur face interne. Deux à quatre fibres nerveuses à myéline abordent, par sa partie moyenne, ce fuseau long d'environ un millimètre, large de 0,1, se dépouillent aussitôt de leur gaine de Henle, laquelle se continue avec la gaine lamelleuse du corpuscule, et pénètrent dans celui-ci où elles perdent après un certain trajet leur gaine de myéline ; chacune d'elles se ramifie alors à l'état de cylindre-axe (fig. 259, en CA, un de ces cylindres-axes) puis de fibrilles nues, et ces ramifications, disposées surtout à la surface des faisceaux ten-

Avec une gaine lamelleuse.

Et des ramifications terminales libres.

1. C. Golgi, *Sui nervi dei tendini* (Memorie della Reale Accademia di Torino. 2e série, tome XXXII, 1880.)

dineux du fuseau, sont variqueuses, tortueuses (fig. 259), comme l'arborisation terminale que contient une plaque motrice typique. Ces corpuscules de Golgi, interposés sur l'insertion du muscle au tendon, représentent sans doute, comme appareils sensitifs, quelque chose de comparable au dynamomètre qu'on interposerait sur le trajet d'une corde, pour se rendre compte des efforts de traction exercés sur elle.

CHAPITRE XXVIII

LE MUSCLE CARDIAQUE. — LES MUSCLES LISSES

1° LE MUSCLE CARDIAQUE (MYOCARDE)

Fibres myocardiques. — L'anatomie descriptive nous apprend que la musculature du cœur, au lieu d'être formée de faisceaux parallèlement disposés, est constituée par un véritable réseau spongieux (notamment dans les *auricules*) de faisceaux affectant les directions les plus diverses. Or, l'examen microscopique montre que les fibres élémentaires de ces faisceaux ont les mêmes dispositions. Comme l'avait déjà remarqué Leeuwenhoek, ces fibres se bifurquent, s'anastomosent, à de très courts intervalles, formant un réseau à mailles étroites, allongées (fig. 260); leur calibre est par suite variable (largeur de 100 μ pour les plus grosses), puisque chaque branche d'une bifurcation n'a que la moitié de la largeur du tronc initial.

Réseau spongieux macroscopique et microscopique.

Cependant, ces fibres sont *striées*, longitudinalement et transversalement, comme les fibres des muscles de la vie de relation. Mais elles diffèrent de celles-ci à plusieurs égards. D'abord elles n'ont pas de membranes d'enveloppe, pas de myolemme; puis les noyaux sont placés dans l'axe de la fibre; enfin la striation est plus ou moins voilée par des granulations, dont les unes petites, très réfringentes, sont sans doute de nature graisseuse, et les autres, plus grosses, plus nombreuses en dehors de tout état pathologique, sont légèrement jaunâtres

Fibres musculaires striées, mais sans myolemme.

ou ambrées et doivent peut-être être considérées comme formées de dérivés de l'hémoglobine.

Noyaux axiaux.

Les noyaux situés, avons-nous dit, dans l'axe, sont ovalaires, ayant leur grand axe dirigé selon la longueur de la fibre. Ils sont entourés de protoplasma granuleux, qui se répand en traînées rayonnantes de l'axe vers la périphérie de la fibre, formant une série de cloisons de sarcoplasma qui divisent la substance contractile en *colonnes musculaires* (cylindres primitifs de Leydig, p. 531 et 542). Sur une coupe transversale, on distingue la section de ces colonnes, dessinant, comme pour la fibre striée ordinaire, des *champs de Cohnheim* (fig. 261), lesquels sont ordonnés concentriquement et en rayonnant autour de la place occupée par le noyau. Ces colonnes musculaires sont composées de fibrilles striées, dans lesquelles on retrouve facilement la succession de parties claires et obscures, c'est-à-dire les disques minces, les disques clairs et les disques épais (p. 547 et fig. 244); on voit même, sur les fibres fortement tendues, que le disque épais est traversé par deux bandes claires, c'est-à-dire subdivisé en un disque principal flanqué de deux disques accessoires (fig. 244 et p. 550). Tous ces détails, identiques à ce qu'ils sont sur les fibres striées ordinaires, sembleraient indiquer que la fibre musculaire du cœur est semblable à celles-ci, puisque pour ces dernières les noyaux peuvent aussi être axiaux, et que la présence ou l'absence du myolemme est chose secondaire. Et cependant il n'en est rien; le myocarde ne se compose pas de fibres représentant de longues cellules multinucléées; ce qui semble une fibre myocardique est en réalité une série de courtes cellules soudées bout à bout (fig. 262).

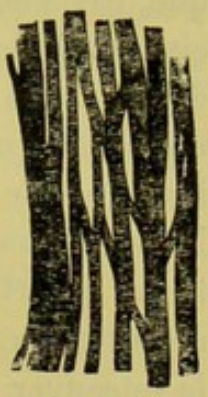


Fig. 260. — Aspect des faisceaux primitifs, anastomosés, de la musculature du cœur de l'homme.

Fig. 261. — Coupe transversale des fibres musculaires du ventricule du veau. — Grossissement de 550 diamètres (Ranvier).

En *apparence* tous les caractères de la fibre striée ordinaire.

Nature réelle de la fibre cardiaque. — En traitant les fibres

cardiaques par la potasse à 40 p. 100 (réactif qui dissout les ciments intercellulaires), Weissmann (1861) constata qu'on les décompose en segments (segments de Weissmann), qui ont chacun la valeur d'une cellule. Ces cellules sont soudées bout à bout pour former une fibre, et en effet Eberth montra (1866) que, par l'action du nitrate d'argent, qui dessine en noir les ciments intercellulaires, on voit apparaître, sur la fibre cardiaque, des lignes noires transversales (*traits scalariformes d'Eberth*[1]) qui marquent les limites, les lignes de jonctions de deux cellules consécutives (partie droite de la fig. 262). Du reste, une fois cette disposition connue, il est facile de la retrouver sans faire usage ni de la potasse ni du nitrate d'argent, dans des coupes minces faites parallèlement à la direction des fibres et colorées, par exemple, au carmin ; l'observation est surtout facile sur les colonnes charnues (muscles papillaires) des ventricules de jeunes sujets ; les lignes intercellulaires ou scalariformes apparaissent comme des traits clairs, brillants, transversaux ou obliques (*a*, fig. 263). Ces traits ne sont pas rectilignes mais en escalier, en raison de ce que les colonnes musculaires (cylindres primitifs de Leydig) ne se terminent pas toutes à la même hauteur, mais figurent, par leurs longueurs différentes, les marches d'un escalier (fig. 263).

Segments de Weissmann.

Traits scalariformes d'Eberth.

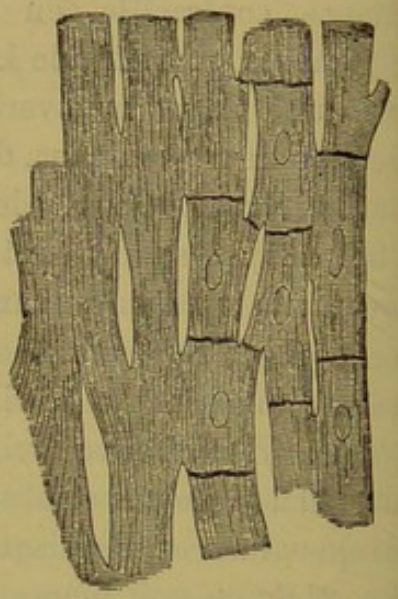


Fig. 262. — Fibres musculaires du cœur ; c'est seulement sur la partie droite qu'on voit les lignes transversales marquant la séparation des cellules constituantes.

La fibre cardiaque n'est donc qu'une apparence ; l'élément réel du myocarde est une *cellule musculaire striée*. Cette cellule est cylindrique ; elle est pourvue en son centre tantôt d'un seul noyau, le plus souvent de deux (fig. 263), axialement placés, et entourés de protoplasma ; ses faces latérales sont régulières ; ses deux bases, ou surfaces de soudure, sont irré-

L'élément myocardique est une cellule et non une fibre.

1. Eberth, *Die Elemente der Quergestr . Muskeln* (Arch. de Virchow, 1866).

gulières au contraire, vu la disposition scalariforme des colonnes musculaires à ce niveau, de sorte qu'il y a un véritable engrenage d'une cellule à celle qui la suit en série longitudinale. Mais cette soudure des cellules ne se fait pas régulièrement en séries longitudinales : elles se branchent obliquement les unes sur les autres, affectant des dispositions en V, ou bien à une large cellule en succèdent deux plus petites, allant en

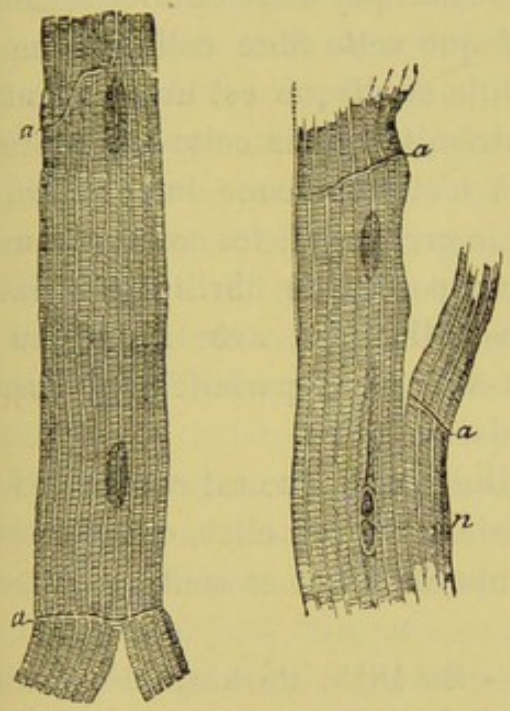


Fig. 263. — Fibres musculaires du ventricule gauche du chien, dissociées après macération dans l'acide chromique dilué.

a. Ligne de ciment intercellulaire (traits scalariformes d'Eberth). — *n*. Noyau. — Grossissement de 600 diamètres (Ranvier).

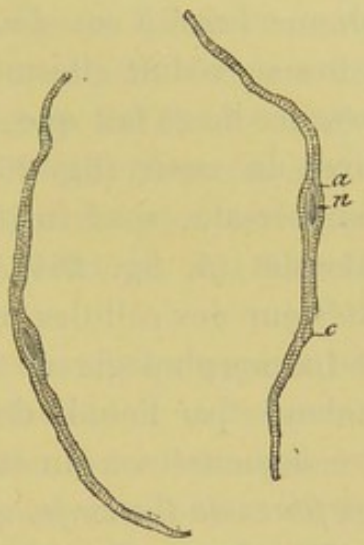


Fig. 264. — Cellules musculaires du ventricule de la grenouille, isolées par l'action de la potasse à 40 p. 100.

n. Noyau. — *a*. Masse de protoplasma qui entoure le noyau. — *c*. Substance striée (Ranvier).

divergeant (fig. 263), toutes particularités qui aboutissent à donner à l'ensemble cette disposition simulant des fibres bifurquées et anastomosées, telle que nous l'avons décrite tout d'abord (fig. 260 et 262).

Signification de la *cellule myocardique.*

Connaissant la signification morphologique de la fibre striée ordinaire, qui est une cellule devenue énorme et dont les noyaux se sont multipliés, la signification de la cellule musculaire cardiaque nous est facile à comprendre. C'est une cellule dont les dimensions se sont peu modifiées, qui ne présente qu'un

ou deux noyaux, mais dont le protoplasma, comme dans la cellule musculaire multinucléée, a élaboré de la substance contractile, c'est-à-dire des fibrilles striées. C'est pourquoi la fibre cardiaque n'a pu se constituer que par la soudure bout à bout de pareilles cellules restées bien individualisées. A cet égard, sauf le fait de sa striation transversale, la cellule musculaire cardiaque est l'homologue de la cellule qui compose les muscles lisses (fibres musculaires lisses) et que nous étudierons bientôt. Nous verrons cependant que cette fibre cellule lisse est fusiforme, tandis que la cellule cardiaque est un segment de colonne brisé à ses deux extrémités. Mais cette différence de forme se réduit elle-même à n'être d'aucune importance, en présence de ce fait que, chez la grenouille, les cellules musculaires du cœur (fig. 264), composées de fibrilles à striation transversale, sont fusiformes, allongées, avec un noyau en bâtonnet (*n*, fig. 264), c'est-à-dire ont parfaitement l'aspect extérieur des cellules musculaires lisses.

La morphologie de la cellule cardiaque est encore mise en évidence par l'étude de certaines d'entre elles, qui paraissent être demeurées à un état embryonnaire; ce sont les éléments des *fibres de Purkinje*.

Filaments gris sous-endocardiques.

Fibres de Purkinje. — En 1845, Purkinje découvrit, à la surface intérieure des ventricules, un réseau de filaments ou cordons gris, gélatiniformes (fibres de Purkinje), qu'il vit composés de cellules à peu près cubiques, paraissant séparées par des fibrilles striées. L'étude de ces filaments, qui n'existent pas chez l'homme, mais s'observent facilement chez le porc, le bœuf et surtout le mouton, a montré que les fibres de Purkinje sont constituées en effet, les plus fines par une seule rangée, les plus grosses par de nombreuses rangées de cellules placées côte à côte, comme les éléments d'un épithélium. Chacune de ces cellules renferme un noyau (souvent deux) placé en son centre et entouré immédiatement d'un protoplasma granuleux; vers la périphérie est un protoplasma clair; et enfin la couche toute périphérique, l'écorce de la cellule est formée de fibrilles striées, identiques à celles d'un muscle strié quelconque. Ces fibrilles striées ne sont donc pas interposées aux cellules,

mais font partie de ces cellules, constituant leur écorce.

Cellules myocardiques arrêtées dans leur développement.

On est donc en présence de cellules cardiaques, dans lesquelles l'élaboration de la substance musculaire striée s'est arrêtée de bonne heure, n'a produit qu'*une écorce de substance contractile*, et nous savons en effet que, dans le développement de toute cellule musculaire, c'est d'abord à la surface que sont placées les premières fibrilles contractiles (p. 544).

Alternance et continuité des cellules myocardiques et des fibres de Purkinje.

La preuve que ce sont bien là des cellules musculaires cardiaques arrêtées dans leur développement est donnée par ce fait que les fibres de Purkinje se continuent avec les fibres cardiaques proprement dites, et que, d'autre part, on trouve parfois des fibres cardiaques qui, sur une partie de leur longueur, sont interrompues par une traînée à l'état de fibre de Purkinje, de sorte qu'il y a alternance entre éléments arrivés à l'état parfait de cellules musculaires cardiaques et éléments demeurés à l'état embryonnaire caractéristique des fibres de Purkinje.

Tissu conjonctif, vaisseaux et nerfs du myocarde. — Les fibres cardiaques, formées de chaînes de cellules musculaires, se disposent en faisceaux qu'entoure une gaine de tissu conjonctif; ces faisceaux se groupent eux-mêmes en faisceaux de second ordre, et même de troisième ordre. Les gaines conjonctives qui les entourent affectent une disposition lamellaire, et, s'adossant entre elles, limitent des espaces étoilés que quelques auteurs ont considérés comme des espaces lymphatiques; il est vrai, en effet, que toute injection dans l'épaisseur du myocarde, après avoir rempli ces espaces (dits *fentes* ou *lacunes de Henle*), pénètre ensuite dans les vaisseaux lymphatiques du cœur; mais ce n'est pas une raison suffisante pour assimiler ces espaces à de véritables capillaires lymphatiques (voir sixième partie, chap. XXXIV).

Groupement en faisceaux.

Richesse vasculaire chez les mammifères.

Le cœur des mammifères est riche en *vaisseaux sanguins*, dont les capillaires sont disposés comme ceux des muscles striés ordinaires, c'est-à-dire forment des réseaux à mailles allongées, ou des cages renfermant les éléments contractiles (p. 567); seulement, tandis que pour les muscles du squelette il n'y a qu'une fibre musculaire dans chaque cage, on trouve,

dans le myocarde, des cages plus larges renfermant plusieurs fibres : ces capillaires s'insinuent du reste jusque dans les mailles que forment les fibres du myocarde par leurs divisions et anastomoses successives. — Chose remarquable, le cœur de la grenouille ne possède pas de vaisseaux sanguins; ses faisceaux musculaires forment, par leur entre-croisement, une véritable éponge, dont les mailles sont pleines de sang; ce sang, que le cœur a pour fonction de chasser dans les vaisseaux de la circulation, nourrit le cœur en le traversant, de sorte que le myocarde des batraciens anoures peut se passer de vaisseaux propres, étant lui-même un vaisseau [1].

Pauvreté vasculaire chez la grenouille.

Le myocarde est riche en *nerfs*, sur le trajet desquels sont disposés des ganglions (voir les traités de physiologie) : ces nerfs sont les uns *à myéline*, les autres à l'état de *fibres de Remak;* mais les nerfs à myéline perdent bientôt cette gaine; il en résulte que le myocarde est parcouru par de riches plexus de cylindres-axes nus; les fibrilles terminales de ces plexus abordent les fibres du myocarde, mais il n'est pas facile de constater la manière dont elles s'y terminent; certains aspects avaient fait penser que telle ou telle cellule composante d'une fibre recevrait une fibrille nerveuse, qui la pénétrerait et de là s'étendrait dans les cellules voisines; on voit en effet des cellules qui sont en connexion manifeste avec un prolongement nerveux qui l'aborde, tandis que d'autres présentent seulement dans leur intérieur, parallèlement à leurs fibrilles striées, un fin filament qui paraît de nature nerveuse.

iches plexus de cylindres-axes nus.

Cependant, d'après les recherches récentes de P. Jacques (1894), les fibrilles nerveuses terminales se disposent seulement entre les cellules constituantes de la fibre cardiaque, sans les pénétrer, et se mettent en communication avec elles par l'intermédiaire de renflements ou *bourgeons terminaux* et *latéraux*, comparables à ceux qui forment les varicosités précédemment décrites sur les arborisations terminales des plaques motrices

Ramifications avec *bourgeons* et *boutons* terminaux.

1. Cependant Henri Martin a récemment signalé, dans le cœur de la grenouille, un vaisseau nourricier propre, correspondant, comme origine et trajet, à l'artère coronaire des vertébrés supérieurs (*Note sur l'existence de vaisseaux nourriciers du muscle cardiaque chez la grenouille.* Soc. de Biologie, 15 juillet 1893. — *Recherches anat. et embryol. sur les artères coronaires du cœur.* Thèse Fac. méd., Paris, 1894).

(fig. 254, 255, 256). Le plus grand nombre de ces nodosités sont fusiformes; quelques-unes sont comparables à un champignon, sur la surface plane duquel s'implante la fibrille nerveuse. D'autre part, on rencontre aussi des fibrilles qui, après s'être progressivement amincies par des divisions dichotomiques successives, se terminent librement par de petits boutons olivaires, entre les éléments du myocarde, dispositions qui se rapprochent évidemment du type des terminaisons sensitives, et on sait en effet que le cœur possède des nerfs de sensibilité (voir notamment, dans les traités de physiologie, l'étude du nerf de Cyon).

2° LES MUSCLES LISSES (OU FIBRES-CELLULES)

Système musculaire organique de Bichat.

Bichat a donné le nom de *système musculaire de la vie organique* aux masses ou couches contractiles qui font partie de la constitution des viscères; il pensait en effet que ce tissu musculaire, d'aspect tout particulier, n'est présent que dans les organes du thorax et de l'abdomen, qu'il manque dans les membres et la tête. Le système musculaire organique de Bichat correspond à ce que nous appelons aujourd'hui le *système des muscles lisses* en raison de la nature de son élément essentiel, la fibre lisse, et nous savons que ces muscles sont bien plus répandus que ne le pensait Bichat, car ils sont abondants aussi bien dans les membres (parois artérielles) que dans divers organes de la tête.

Caractères macroscopiques.

Longtemps on a dû se contenter de caractériser ce tissu musculaire par son aspect gris pâle, un peu rosé (intestin) ou d'un gris rougeâtre (utérus gravide); les premières recherches microscopiques n'y montrèrent qu'une substance homogène semée de *noyaux* (Henle); mais, en 1848, Kölliker découvrit que cette substance homogène se laisse décomposer en *cellules distinctes*, renfermant chacune un noyau, cellules fusiformes allongées en fibres, d'où le nom de *fibres-cellules* qu'il leur donna[1]. On dit généralement aujourd'hui *fibres musculaires lisses*, pour indiquer que ces fibres-cellules ne présentent pas

Kölliker découvre les fibres lisses.

1. KÖLLIKER, *Beiträge zur Kenntniss der glatten Muskeln* (Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, 1848).

la *striation transversale*, caractéristique des muscles striés; mais elles sont striées longitudinalement.

Comme pour les muscles striés, nous allons étudier successivement l'élément anatomique, son association en faisceaux et masses plus ou moins considérables, ses vaisseaux et ses nerfs.

Fibres musculaires lisses (fibres cellules). — La vessie, l'intestin, l'estomac, possèdent des tuniques musculaires desquelles on peut obtenir des fibres lisses isolées par dissociation; mais il faut à cet effet préparer la dissociation en traitant le tissu par la macération, pendant un jour environ, soit dans une solution de potasse à 40 p. 100, soit dans l'acide azotique étendu de neuf à dix fois son volume d'eau.

Préparation par dissociation.

On obtient ainsi des éléments allongés, munis chacun d'un noyau (fig. 265). Ces fibres musculaires lisses sont en effet fusiformes, renflées vers leur milieu, atténuées en pointe à chaque extrémité (*c*, *d*, *f*, fig. 265); en examinant comparativement, dans une dissociation, les diverses fibres qui se présentent dans différentes positions, on en voit qui se montrent par leur surface et d'autres par leur tranche, c'est-à-dire que la fibre lisse est une sorte de *ruban*, ou tout au moins un prisme légèrement aplati (voir ci-après leur aspect sur des coupes transversales). Leur longueur est en moyenne de 45 μ, et leur largeur de 6; mais il en est qui sont

Ruban fusiforme.

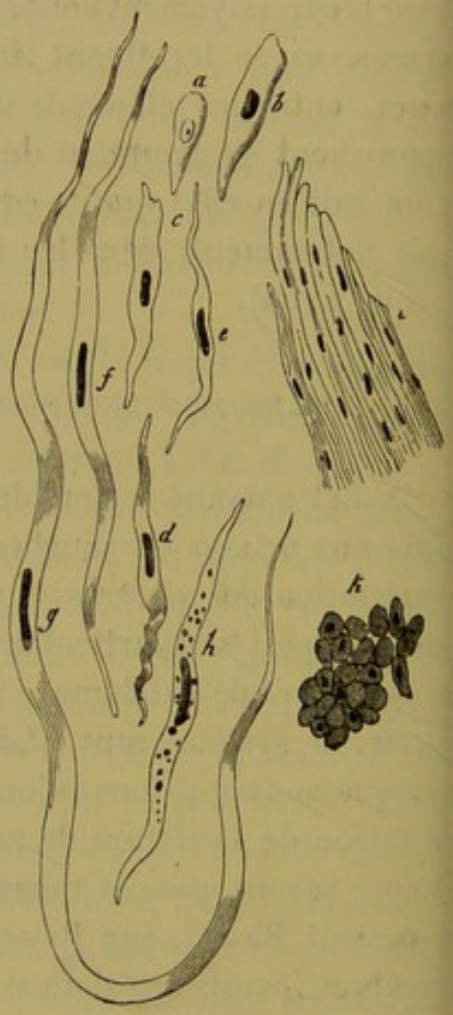


Fig. 265. — Éléments des muscles lisses.

a. En voie de formation dans la paroi de l'estomac d'un embryon de porc. — *b*. État un peu plus avancé. — *c*, *d*, *e*, *f*, *g*. Différents types de fibres lisses chez l'homme. — *h*. Fibre lisse avec granulations graisseuses. — *i*. Faisceaux de fibres lisses. — *k*. Coupe transversale d'un faisceau de fibres lisses.

relativement petites et courtes (parois des artères, *c*, *e*, *d*, fig. 265), de même que, inversement, par exemple dans l'utérus gravide, leur hypertrophie peut être telle qu'elles atteignent 500 μ de longueur (*g*, fig. 265; voir aussi la fig. 26, p. 71).

Chacune d'elles renferme un noyau, ovalaire, souvent très allongé et dit alors en *bâtonnet* (fig. 265); il renferme un ou deux nucléoles, et un réticulum de chromatine souvent très nettement configuré en filament enroulé. Ce noyau, placé au centre de la fibre, au niveau de sa partie renflée, est caractéristique de l'élément; par l'acide acétique il devient très apparent, plus mince, plus allongé, légèrement ondulé en zigzag, et toutes les fois que, dans un tissu, par l'action de cet acide, on met en évidence des noyaux semblables, on peut affirmer la présence de fibres musculaires lisses, alors même qu'on ne voit pas les contours, le corps cellulaire de chacune des fibres (*i*, fig. 265).

Noyau en forme de bâtonnet.

Constitution intime des fibres lisses, développement, etc. — Les fibres lisses sont des cellules nues, sans enveloppe, sans rien d'analogue au myolemme des fibres striées. Elles sont striées longitudinalement, et en effet elles renferment des *fibrilles contractiles* placées côte à côte dans le protoplasma, dans la direction de l'axe de la cellule. Ces fibrilles sont situées à la périphérie, forment une écorce contractile à la cellule. Dans le centre est le noyau entouré de protoplasma. Chez les invertébrés le protoplasma se prolonge, à partir de chaque extrémité du noyau, dans l'axe de la fibre, formant une sorte de filament central de sarcoplasme qui se poursuit plus ou moins loin; chez les mollusques, dont presque toute la musculature est formée de fibres lisses très développées, il y a, sur toute la longueur de l'élément, un véritable canal central formé de protoplasma et limité par une écorce de fibrilles.

Cellules nues, renfermant des *fibrilles contractiles*.

De ce protoplasma central partent des traînées configurées en minces cloisons longitudinales, qui se dirigent en s'irradiant vers la périphérie; ces cloisons sont disposées entre les fibrilles corticales sus-indiquées et arrivent jusqu'à la surface où elles peuvent se fusionner en une mince couche de sarcoplasme, périphérique. Les fibres, ainsi plongées dans le sarcoplasme, sont

Protoplasma central s'irradiant et dessinant des *Champs de Cohnheim*.

disposées comme les cylindres primitifs (de Leydig) ou colonnes musculaires des muscles striés (p. 531 et 542), et, sur une coupe, figurent des champs auxquels on a donné aussi le nom de *champs de Cohnheim* (p. 540). Mais ici cette expression est impropre, ou du moins faut-il dire qu'elle ne répond pas à des dispositions entièrement homologues de celles qui sont ainsi désignées dans les muscles striés. Dans le muscle strié, en effet, chaque champ, chaque colonne musculaire dont ce champ est la coupe, représente un paquet de fibrilles; dans le muscle lisse chaque champ, chaque prétendu cylindre primitif n'est pas un fascicule de fibrilles, mais une seule fibrille, laquelle est relativement épaisse, il est vrai, mais ne se laissant pas cependant décomposer en éléments plus fins.

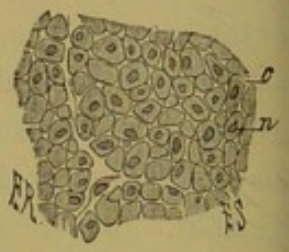


Fig. 266. — Coupe transversale des fibres musculaires lisses de l'intestin du chien.

c. Coupe de la fibre. — *n*. Noyau. — Grossissement de 320 diamètres (Ranvier).

Fibrilles contractiles *homogènes* (non striées).

En effet les *fibrilles* du muscle lisse sont homogènes, ne présentent aucune striation, ni longitudinale, ni transversale; elles sont exactement parallèles entre elles, de là l'aspect longitudinalement strié de l'ensemble de la fibre-cellule. L'acide acétique les gonfle et donne à la fibre un aspect presque homogène; nous avons vu qu'en même temps ce réactif fait apparaître nettement le noyau (p. 591). L'alcool rend les fibrilles très apparentes et bien distinctes les unes des autres; lorsque dans la préparation une fibre musculaire est brisée, on peut voir au niveau de la cassure les fibrilles devenir libres sur une courte étendue, et leur constitution homogène est alors évidente.

Aspect sur des coupes transversales.

Les *coupes de pièces durcies*, soit par la simple dessiccation, soit par l'alcool, l'acide chromique ou les chromates, en nous présentant les fibres lisses sectionnées perpendiculairement à leur axe, confirment et complètent les détails précédents. Chaque fibre apparaît sous la forme d'un champ polygonal; mais ces champs sont de dimensions diverses (fig. 266) : les plus larges présentent dans leur centre la coupe du noyau; les moyens et les tout petits sont sans traces de noyau. On comprend en effet que les champs larges sont des coupes de la fibre

au niveau de son ventre ou renflement médian, et nous savons que le noyau occupe ce renflement ; les champs petits sont des coupes au-dessus ou au-dessous du noyau, et on conçoit que quelques-uns de ces champs peuvent être extrêmement petits, si la coupe a porté sur l'une des extrémités effilées de la fibre cellule.

Origines mésodermiques mésenchymateuses.

Le *développement* des fibres musculaires lisses est très simple. Nous avons vu, à propos des dérivations blastodermiques (p. 211), qu'elles n'ont pas, comme les muscles striés, des centres de formation et de dérivation spécialisés; elles se produisent par la transformation sur place de n'importe quelles cellules mésodermiques mésenchymateuses (p. 353). La cellule s'allonge, son protoplasma élabore une écorce de fibrilles contractiles, et ne se sécrète pas de membrane d'enveloppe. Aussi les fibres lisses, qui sont des cellules peu différenciées, comparativement aux fibres striées, présentent-elles la propriété de se multiplier par division caryocinétique ; lorsqu'on fait subir à une masse de muscles lisses une perte de substance, on voit en peu de jours celle-ci se réparer par la multiplication des fibres cellules du bord de la plaie ; ces éléments se divisent selon un plan médian, perpendiculaire à leur axe, et chaque moitié, chaque cellule fille reconstitue une fibre lisse complète.

Étude microscopique de leur contraction.

Le *mode de contraction* des fibres lisses est très simple. Ranvier, qui a pu observer cette contraction sur le vivant (sur le mésentère des batraciens), a constaté que, la fibre lisse passant de l'état de repos à celui de contraction, c'est-à-dire se raccourcissant, rien n'est changé dans la structure des fibrilles, qui ne modifient que leur forme; elles perdent en longueur et gagnent en épaisseur.

L'observation est facile sur les vaisseaux de la membrane peri-œsophagienne de la grenouille (Ranvier) ; les seuls éléments musculaires qu'elle renferme sont ceux qui, sous la forme de fibres-cellules, sont annexés aux vaisseaux sanguins ; on peut soumettre cette membrane à l'excitation électrique alors qu'elle est vivante encore, mais entièrement séparée de l'animal. Dans ces conditions, on voit les artérioles se contracter jusqu'à faire

disparaître la lumière du vaisseau. Les fibres-cellules de la paroi vasculaire se montrent, au repos, nettement formées de fibrilles longitudinales qui, en coupe optique, apparaissent comme autant de petits cercles réfringents; mais ces petits cercles deviennent indistincts pendant la contraction, ce qui provient de ce qu'en se raccourcissant les fibrilles augmentent d'épaisseur et s'appliquent plus exactement les unes contre les autres[1].

Chaque fibrille représente un *disque épais.*

On voit donc que chacune de ces fibrilles est l'homologue d'un disque épais (*disque sombre, épais,* voir p. 547 et 548) de la fibrille striée; elle est formée tout entière de substance contractile, sans interposition de parties élastiques; c'est un disque épais très long, qui présente la forme d'une colonne contractile.

Cette non-segmentation de la substance contractile doit rendre les échanges moins faciles, moins rapides (p. 558); de là la lenteur caractéristique de la contraction des muscles lisses. La striation est donc bien définitivement en rapport avec le mode de la contraction, mais non pas avec la contraction elle-même, selon la formule de Ranvier ci-dessus exposée (p. 559).

Fascicules par accolement direct des fibres-cellules.

Tissu conjonctif des muscles lisses (*Distribution de ces muscles*). — Les fibres musculaires lisses s'associent entre elles en se disposant parallèlement les unes aux autres, le plus souvent sans interposition d'éléments du tissu conjonctif, pour former des fascicules correspondant aux faisceaux secondaires des muscles striés. A cet effet, elles ne se placent pas bout à bout, ni en rangées transversales; elles se disposent obliquement, de manière que l'extrémité de l'une correspond au ventre de l'autre; elles sont donc en rangées obliques qui, lorsqu'elles entourent un canal (v. artères), deviennent spiroïdes. Leur union paraît être effectuée par un ciment intercellulaire que le nitrate d'argent colore en noir comme celui qui unit les cellules endothéliales; de plus, on a observé que souvent ce ciment est traversé par des prolongements du corps cellulaire, par de véritables *ponts intercellulaires* allant d'une cellule à sa voisine (disposition peut-être analogue à celle connue pour les cellules malpighiennes de l'épiderme, p. 236).

1. L. Ranvier, *Recherches microscopiques sur la contractilité des vaisseaux sanguins* (Compt. rend. Acad. des sciences, 16 janvier 1893).

Quand ces fibres-cellules forment une masse ou une couche plus ou moins épaisse, un certain nombre d'entre elles, soudées par le ciment intercellulaire, sont alors entourées de tissu conjonctif, et forment ainsi des fascicules qui, en se groupant eux-mêmes dans une enveloppe conjonctive commune, figurent des faisceaux plus volumineux. Dans la musculature de l'intestin, ce qu'on nomme parfois *fibres circulaires* de l'intestin, traduisant à l'œil nu une disposition circulaire, représente des *faisceaux secondaires* de ce genre, larges d'environ 300 μ. Le tissu conjonctif qui enveloppe ces fascicules et faisceaux est remarquable par la rareté des cellules adipeuses, et par l'abondance relative des fibres élastiques; souvent les éléments élastiques qui enveloppent un faisceau se condensent à son extrémité en un véritable petit *tendon élastique*. Cette disposition était à prévoir; puisque la fibrille de la fibre-cellule est tout entière de substance contractile, sans interposition de parties élastiques, puisqu'elle n'est qu'un disque épais très long, sans alternance avec des disques clairs, il faut que le muscle lisse trouve les sources de son élasticité dans un élément étranger, et il l'emprunte aux fibres élastiques du tissu conjonctif.

Faisceaux entourés de tissu conjonctif.

Abondance des fibres élastiques.

Ce n'est que dans quelques cas rares que les faisceaux de fibres lisses s'associent en grand nombre pour former une *partie musculaire massive;* tel est le cas de l'utérus des mammifères et du gésier des oiseaux. Le plus souvent les faisceaux ou fascicule, ne forment par leur association que des membranes; à cet effet, ils peuvent s'entre-croiser dans tous les sens, laissant entre eux des mailles; la membrane est alors mince, réticulée, incomplète; tel est le cas de la vessie de la grenouille. Ou bien les faisceaux se placent parallèlement côte à côte, formant une membrane continue, comme c'est le cas pour les tuniques ou plans musculaires du tube digestif (couche à fibres longitudinales, couche à fibres circulaires).

Ces masses et membranes musculaires, reconnaissables à l'œil nu, étaient celles que Bichat avait en vue en décrivant son système musculaire de la vie organique, système à propos duquel il n'énumère que la vessie, la matrice, le tube digestif et l'œsophage, en y joignant le cœur, qu'il croyait constitué

Distribution des muscles lisses

par le même tissu que les parois contractiles de l'intestin. Mais, grâce au microscope, et après que Kölliker eut fait connaître l'élément propre de ce tissu musculaire organique, on reconnut que sa distribution est singulièrement plus étendue que ne le pensait Bichat ; qu'il est répandu presque partout, et qu'on le trouve dans des organes où on n'aurait pas supposé sa présence à l'œil nu. A cet égard, on peut distinguer : les parties où il forme des couches continues, mais minces, microscopiques ; celles où il forme de petits faisceaux musculaires ; et enfin celles où il est épars à l'état de fibres-cellules clairsemées et plus ou moins isolées.

Couches continues microscopiques.

Comme couches continues microscopiques, nous citerons : la *musculosa mucosæ*, couche de fibres lisses qui double la muqueuse intestinale, et qui est bien distincte des tuniques musculaires proprement dites du tube digestif ; la couche musculaire de la paroi postérieure de la trachée ; celles des voies génitales mâles (canal déférent), des uretères, de l'urèthre, etc., et surtout la tunique musculaire ou tunique moyenne des *artères de petit calibre* (voir *artères*, 6e part., chap. XXXII).

Fascicules microscopiques.

Comme faisceaux musculaires plus ou moins isolés ou réunis en membranes, nous citerons : le dartos (tunique contractile des bourses, sous-jacente au scrotum) ; les muscles arrecteurs ou redresseurs des poils (*m*, fig. 133, p. 280) ; les faisceaux musculaires du mamelon ; les faisceaux musculaires des ligaments larges ; les fibres musculaires de l'iris, de la choroïde (muscle ciliaire), des aponévroses de l'orbite, etc., etc.

Fibres cellules éparses.

Enfin, comme fibres-cellules éparses, nous citerons celles qu'on trouve, mêlées à du tissu conjonctif et à des fibres élastiques, dans l'enveloppe et les trabécules de la rate, dans la tunique moyenne des *grosses artères* (voy. artères) ; celles qui sont disséminées dans le canal de Wharton (de la glande sous-maxillaire), dans le canal cholédoque, dans nombre de glandes et de canaux excréteurs, etc.

Quelque incomplète que soit cette énumération, elle suffit pour donner une idée de l'importance des fibres musculaires lisses dans l'organisme des animaux supérieurs. On sait, d'autre

part, que certains vertébrés (mollusques) n'ont guère d'autres éléments musculaires que les fibres lisses.

Vaisseaux des muscles lisses. — Il ne peut être ici question que des cas où les fibres musculaires sont associées en assez grand nombre pour former des faisceaux disposés eux-mêmes de manière à constituer des membranes ou des masses contractiles. Alors les vaisseaux sanguins, appartenant réellement à ces tissus musculaires, occupent le tissu conjonctif interposé aux faisceaux et, au niveau des fascicules, les capil-

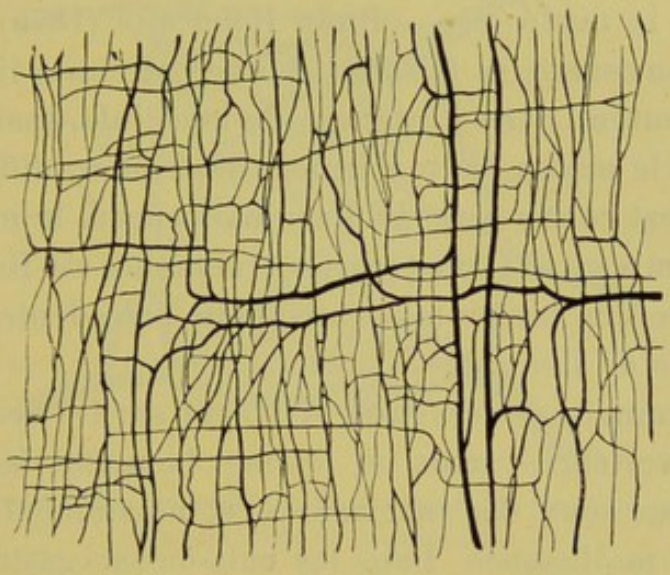


Fig. 267. — Réseau vasculaire des muscles lisses. Grossissement de 45 diamètres (Pouchet-Tourneux).

laires s'anastomosent en un réseau à mailles rectangulaires allongées dans le sens de la direction de ces fascicules (fig. 267). Ce réseau est, en tout cas, beaucoup moins riche que celui des muscles striés.

Réseaux capillaires à mailles rectangulaires.

Terminaisons nerveuses. — Les nerfs qui viennent commander la contraction d'une fibre musculaire lisse se terminent à sa surface d'une manière très simple, comme nous allons le voir.

Telles n'étaient pas cependant les conclusions formulées par les premiers auteurs qui ont étudié cette question. Trinchese (1867) pensait que la fibrille nerveuse nue (les nerfs des muscles lisses sont des fibres sympathiques, sans myéline, c'est-à-dire

Historique. Trinchese.

des *fibres de Remak*, voir chap. XXXVI), pénétrait dans la fibre-cellule au niveau de sa partie renflée, gagnait le noyau et se bifurquait à son niveau en deux ramuscules divergents qui parcouraient chacun l'axe de la moitié correspondante de la cellule ; cette observation avait été faite sur les mollusques, et sans doute, dit Ranvier, cet auteur a-t-il pris pour des terminaisons nerveuses l'axe protoplasmique que possèdent les cellules musculaires lisses de ces invertébrés (p. 591). — Frankenhaeuser. Frankenhaeuser crut voir la fibrille nerveuse pénétrer dans la fibre-cellule, puis dans son noyau et se terminer en se confondant avec le nucléole. — Hénocque. Enfin Hénocque (1870) a décrit la terminaison comme se faisant par une extrémité libre, renflée en petit bouton, dans l'intérieur de la cellule, mais sans rapports avec le noyau. Cette dernière description diffère très peu de ce qui est connu aujourd'hui ; mais encore le mode de terminaison mis en évidence par les recherches de Ranvier est-il plus simple que toutes les descriptions précédentes, y compris même celle de Hénocque[1]. — Ranvier.

Ces terminaisons nerveuses se voient sur les divers muscles lisses des vertébrés ; mais on les met bien plus facilement en évidence sur ceux des invertébrés, et notamment des hirudinés et des mollusques. Dans les culs-de-sac gastriques de la sangsue, les fibres lisses, très longues et distantes les unes des autres, montrent, après l'action du chlorure d'or, de fines fibrilles nerveuses non ramifiées venant se terminer à leur contact par un petit renflement, dit *tache motrice* ou *bouton terminal*, exactement appliqué à leur surface. — Tache motrice ou bouton terminal. Sur les muscles lisses de l'escargot, cette tache motrice est divisée en plusieurs courtes expansions digitiformes, c'est-à-dire prend l'aspect d'un petit bouquet terminal. Les recherches faites plus récemment par les méthodes dites au chromate d'argent (Golgi) et au bleu de méthylène (Ehrlich) ont confirmé ces résultats. Nous donnons, dans la fig. 268, le dessin de terminaisons nerveuses dans les fibres-cellules de la tunique moyenne d'une artériole ; mais il faut dire que ce dessin d'après Frey est un peu sché-

1. L. Ranvier, *Leçons sur les appareils nerveux terminaux des muscles de la vie organique*, 1880.

matique, en ce sens qu'il n'arrive jamais d'obtenir une préparation aussi riche en boutons terminaux.

On voit donc que les terminaisons motrices des muscles lisses sont identiques à celles des muscles striés, mais plus simples; la plaque motrice du muscle strié nous a montré une arborisation terminale avec, sur chaque branche, des séries de renflements (p. 573 et fig. 254); pour le muscle lisse, la ramification n'existe pas; il n'y a qu'une seule branche; et cette branche n'a qu'un renflement terminal, ou un petit bouquet

Homologies des *plaques motrices* et des boutons terminaux.

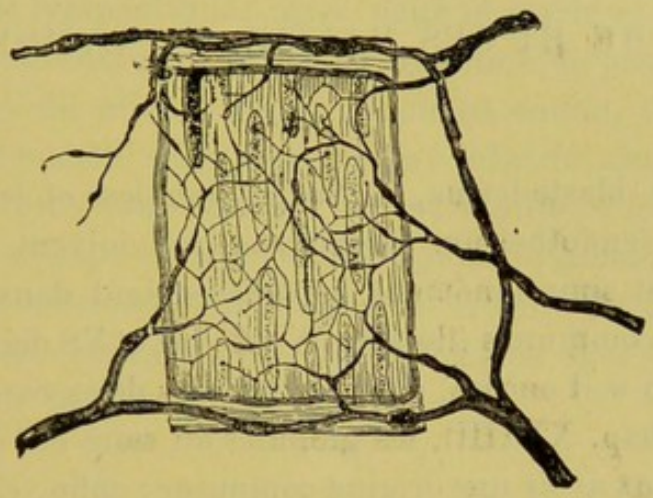


Fig. 268. — Terminaisons nerveuses dans la tunique musculaire (muscles lisses) d'une artériole de la grenouille.

de renflements agglomérés; cependant on pourrait croire au premier abord à une différence qui consisterait en ce que le buisson terminal est dans la fibre musculaire striée, tandis que la tache motrice ou bouton terminal est à la surface de la fibre lisse. Ce serait une erreur. Le buisson terminal est sous le myolemme, il n'est pas dans l'intérieur, dans la profondeur de la fibre; puisque cette fibre a une enveloppe, il a bien fallu que le nerf traverse celle-ci; mais ensuite il se ramifie dans une couche de protoplasma granuleux qui est à la surface de la masse contractile. La fibre-cellule n'ayant pas de membrane cellulaire, le nerf arrive directement sur l'écorce de fibrilles contractiles et se termine à sa surface par la tache motrice.

SIXIÈME PARTIE

LE SANG ET LES VAISSEAUX SANGUINS
LA LYMPHE ET LES VAISSEAUX LYMPHATIQUES

Dans le blastoderme, le sang (globules) et les parois des vaisseaux (endothélium vasculaire), qui doivent le contenir, apparaissent simultanément, se différencient dans des masses cellulaires communes (îlots de Wolff ; IW et VS, fig. 90, p. 212); plus tard on voit encore, dans les cellules dites *vaso-formatives* (ci-après, chap. XXXIII), les globules du sang et l'endothélium des vaisseaux avoir une origine commune ; enfin, chez l'adulte, dans les régions où on observe une hématopoièse active (moelle des os, tissu de la rate), les vaisseaux présentent des dispositions particulières en rapport avec le travail hématopoiétique. Il nous a donc paru impossible de séparer l'étude du sang de celle des vaisseaux sanguins. Le sang n'existe pas sans vaisseaux. Il en est de même de la lymphe, ou du moins l'étude de la composition et de la répartition de la lymphe est intimement liée à celle de l'origine et de la constitution des vaisseaux lymphatiques; c'est pourquoi nous avons voulu semblablement ne pas séparer l'étude de la lymphe de celle de ses vaisseaux.

Origines communes du sang et des vaisseaux. (*endothélium vasculaire*).

D'autre part, il nous semble que, au point de vue didactique, l'analyse du sang devrait précéder celle de la lymphe; on a l'habitude de considérer la circulation lymphatique comme un affluent de la circulation sanguine, la lymphe comme un liquide qui vient se mêler au sang et contribuer à sa formation. Cela est exact; mais il n'est pas moins vrai,

d'autre part, que la lymphe provient du sang, et quant à ses parties liquides exsudées des vaisseaux sanguins, et quant à ses cellules lymphatiques sorties de ces vaisseaux par diapédèse. Circulation du sang et de la lymphe, rapports des vaisseaux sanguins et lymphatiques forment donc un tout, dont il faut artificiellement interrompre la continuité pour commencer l'étude par un point donné pour revenir à ce point après avoir parcouru tout l'ensemble; peu importe donc, eu égard à la nature des choses, qu'on commence par l'appareil sanguin ou par l'appareil lymphatique; mais, pour la clarté et la simplicité de l'exposition, pour éviter les pétitions de principe, pour aller toujours du mieux connu au moins connu, il est préférable d'aborder cette série d'études par celle du sang.

Raisons pour les quelles nous étudions le *sang* avant la *lymphe*.

Nous suivrons donc dans cet exposé l'ordre et les divisions suivantes : *Le sang; les vaisseaux sanguins; l'hématopoièse; la lymphe; les vaisseaux lymphatiques;* à la suite de ces études, et comme ayant les rapports les plus intimes avec elles, nous ferons celle de la *rate*.

CHAPITRE XXIX

LE SANG : GLOBULES ROUGES

Caractères généraux du sang. — Tout le monde sait que le sang des vertèbres est un liquide rouge qui, au sortir des vaisseaux, se coagule. Il ne sera pas inutile d'examiner quelles définitions scientifiques ont été données du sang; nous acquerrons ainsi une première notion sur son importance dans l'organisme et sur ses rapports avec les autres parties.

Définitions. — Bordeu (1752) définissait le sang *une chair coulante*, voulant indiquer par là que le muscle puise dans le sang les éléments de sa constitution et de son activité, et frappé sans doute par l'analogie d'aspect, de couleur, entre la masse sanguine et un corps charnu de muscle rouge. Mais tous les éléments anatomiques, tous les organes puisent dans le

Chair coulante de Bordeu.

sang, les glandes comme les muscles, et à cet égard, comme le faisait remarquer Robin, on pourrait singulièrement étendre l'expression pittoresque de Bordeu en disant que le sang est de l'urine ou de la salive en circulation.

Milieu intérieur de Claude Bernard.

Claude Bernard faisait du sang le *milieu intérieur*, exprimant ainsi cette idée si juste et si fondamentale en physiologie générale, que, si les êtres monocellulaires vivent par des échanges avec le milieu ambiant, chez les êtres composés d'un nombre immense de cellules différenciées (colonies cellulaires, ci-dessus, p. 98), ces cellules ne peuvent plus puiser et excréter directement dans ce milieu extérieur, mais vivent dans le sang, milieu intérieur, intermédiaire obligé entre les éléments anatomiques et le milieu extérieur. Mais cette expression de *milieu intérieur*, excellente en physiologie, ne rentre qu'indirectement dans les ordres d'idées dont se préoccupe l'anatomie et particulièrement l'histologie.

Humeur constituante de Robin.

Aussi Robin, qui divisait l'histologie en deux parties, l'étude des tissus et l'étude des humeurs ou liquides de l'organisme, faisait-il du sang une *humeur constituante*, et il définissait les humeurs constituantes : « des liquides qui prennent part d'une manière directe à la constitution d'un certain nombre d'appareils et qui offrent comme caractère important d'être contenus dans des cavités ou dans des conduits qui ne sont jamais mis normalement en communication directe avec l'extérieur. » Il distinguait ainsi les humeurs constituantes d'avec les humeurs secrétées, excrétées, dites liquides produits.

Aujourd'hui nous n'admettons plus en histologie que des tissus : on fait l'étude microscopique des *liquides produits* à propos des tissus qui leur donnent naissance (le lait à propos de l'épithélium de la glande mammaire, l'urine à propos du rein), et quant aux *liquides constituants* caractérisés par la présence d'éléments anatomiques spéciaux et vivants, on les considère comme des tissus : ce sont des *tissus formés de cellules spéciales avec une substance intercellulaire liquide ;* tel est le cas pour le sang et pour la lymphe. Nous avons insisté précédemment (p. 88 et 92) sur cette classification des tissus. D'abord

Tissu à substance intercellulaire liquide.

considérée comme paradoxale, cette conception du sang regardé comme un tissu a été admise par tous les histologistes (Henle, Frey, Rouget, Ranvier) ; les médecins eux-mêmes l'ont adoptée. « Le sang, dit Hayem, est un tissu ayant une constitution anatomique ; c'est un tissu liquide. »

Masse du sang. — La masse totale du sang forme une proportion considérable de la masse totale de l'organisme. On trouvera, dans les traités de physiologie, les procédés que les physiologistes ont employés pour évaluer la *quantité de sang* que renferme un animal ; les plus ingénieux et les plus précis de ces procédés sont une application de la méthode générale dite des mélanges, dans laquelle, étant donné un liquide dont on ignore la quantité, mais dont on peut connaître la teneur en matière solides, dissoutes, on ajoute à ce liquide une quantité d'eau bien mesurée, et, d'après la dilution que le liquide éprouve par le fait de cette adjonction d'eau, on calcule quelle était la quantité primitive de ce liquide.

Appréciation par la méthode des mélanges.

Ainsi, Valentin, après avoir enlevé un peu de sang à un animal, injectait dans ses veines une quantité égale d'eau ; au bout de quelques instants, quand on pouvait supposer que cette eau était bien mêlée à toute la masse du sang, il faisait une nouvelle saignée, puis comparant la proportion de matières solides contenues dans les deux échantillons de sang (celui de la première et celui de la seconde saignée) il en déduisait, par un calcul simple, la masse totale du sang.

Procédé de Valentin.

Nous devions parler ici de ce procédé, parce qu'il a été aussi appliqué par les histologistes : au lieu de la teneur du sang en matières solides, ceux-ci ont pris, comme moyen d'appréciation, la richesse du sang en globules ; c'est ainsi qu'ont opéré Vierordt et Malassez. Ce dernier, après avoir apprécié la richesse globulaire du sang d'un animal (numération des globules, voir ci-après, chap. XXX), injectait dans les veines une quantité donnée de sérum ; il faisait ensuite une nouvelle numération des globules, et il calculait la masse totale du sang d'après la différence entre les résultats des deux numérations, c'est-à-dire, en définitive, d'après la dilution que le sang, au point de vue de sa richesse globulaire, avait subie

Procédé de Malassez.

de par l'injection d'une quantité donnée de sérum, c'est-à-dire de liquide dépourvu de globules.

Par ces diverses expériences ont est arrivé à conclure que, chez le chien, le sang représente environ 1/17e de la masse totale du corps, 1/18e chez le cheval, 1/24e chez le mouton, 1/31e chez le lapin ; d'après des expériences faites, par une méthode particulière, chez des suppliciés, Bischoff évalue la masse du sang à 1/13e ou 1/14e de la masse totale du corps chez l'homme ; l'homme contient donc en moyenne 5 litres de sang (plus exactement 4 litres 700). Mais il ne faut pas attacher une grande importance à ces évaluations ; en effet la masse du sang est très variable, chez un même animal, d'un instant à l'autre, selon qu'il est à jeun ou en digestion ; surtout après une abondante absorption de liquide ; dans ces conditions, d'après Claude Bernard, la masse du sang peut varier du simple au double.

Résultats : cinq litres pour un homme.

Réaction, couleur. — La réaction du sang est *alcaline*, et due au bicarbonate de soude et au phosphate tribasique de soude qu'il contient. — Sa *densité* est en moyenne de 1 055 et peut osciller de 1 030 à 1 075. — Sa *saveur* est légèrement salée. — Son *odeur*, très variable selon l'espèce et même le sexe, paraît due à des acides gras volatils, dont on amène le dégagement par l'addition d'un peu d'acide sulfurique ; l'odeur, très accentuée dans ce cas, est alors, pour chaque animal, analogue à celle de sa sueur.

Réaction alcaline.

Enfin on sait que sa *couleur* est d'un rouge rutilant ; mais ceci n'est vrai que pour le sang artériel ; le sang veineux est d'un rouge très foncé, presque noir. Nous verrons que ces différences sont dues à l'état d'oxydation ou de réduction de la matière colorante des globules. Enfin le sang, en couche un peu épaisse, n'est pas transparente, parce qu'il tient en suspension un très grand nombre d'éléments figurés, les globules du sang.

Analyse histologique du sang. — La manière la plus simple et en même temps la plus scientifique de se rendre compte de la composition histologique du sang consiste à examiner, sur un animal vivant, le *sang circulant* dans les petits vaisseaux d'une membrane transparente. Cette observation se fait sur la

Observation du sang en circulation.

membrane interdigitale, le poumon, ou sur le mésentère de la grenouille.

Observation de Malpighi.

C'est Malpighi (1661) qui le premier eut l'idée de faire cette observation, à l'aide du microscope, sur l'épiploon du hérisson et sur le poumon de la grenouille ; avec les instruments grossissants très imparfaits, dont il disposait, il vit le sang en mouvement dans les artères et les veines, mais n'observa pas directement la circulation dans les capillaires. Aujourd'hui cette

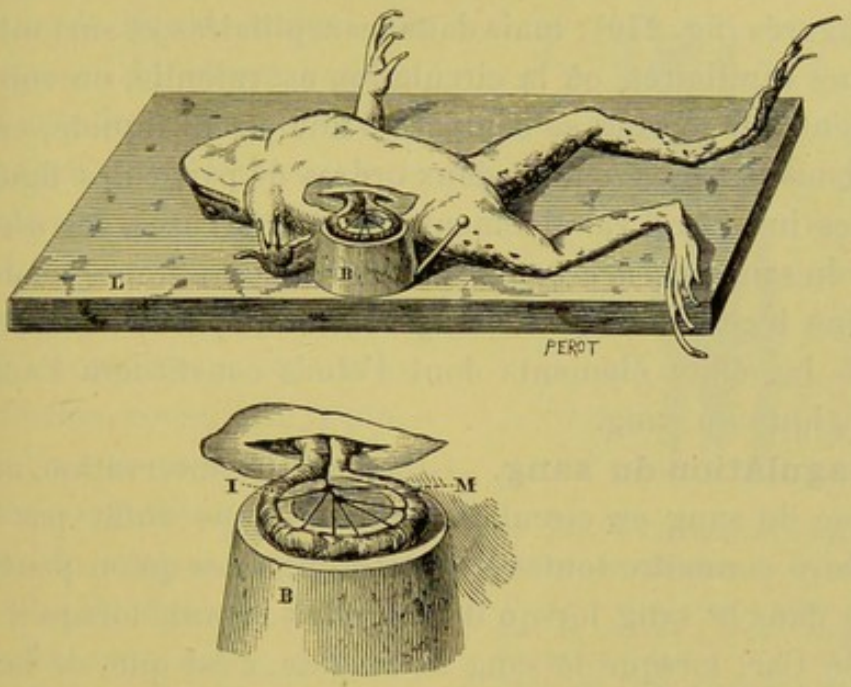


Fig. 269. — Dispositions pour observer la circulation dans le mésentère de la grenouille.

L. Lame de liège. — B. Disque de liège. — I. Intestin. M.— Mésentère (Ranvier).

observation est facile et constitue une démonstration élémentaire par laquelle les micrographes se plaisent à émerveiller les personnes même les plus étrangères aux sciences biologiques. Pour cette étude, on immobilise une grenouille par une injection de curare, puis on la place sur une lame de liège (L, fig. 269) percée d'un orifice circulaire, sur lequel on dispose soit une région de la membrane interdigitale d'une patte, soit mieux encore le mésentère d'une anse intestinale, attirée au dehors de l'abdomen par une ouverture faite à la paroi abdominale latérale. Pour que ce mésentère soit situé au niveau ou

Dispositions pour l'observation.

un peu au-dessus de la plaie et ne soit pas souillé et obscurci par le sang qui peut continuer à couler de celle-ci, il est bon de disposer un anneau ou disque de liège assez épais au niveau de l'ouverture pratiquée à la lame de liège ; c'est sur cet anneau (B, fig. 269), servant de support, qu'on épingle et fixe l'anse intestinale (M, I, fig. 269).

Dans ces conditions, la circulation est trop rapide dans les artérioles et les veinules pour qu'on puisse voir autre chose qu'un courant singulièrement violent entraînant des corpuscules figurés (fig. 270) ; mais dans les capillaires, et surtout dans quelques capillaires, où la circulation est ralentie, on voit parfaitement que le sang se compose d'une partie liquide, entraînant dans son mouvement deux ordres de particules figurées, les unes incolores, relativement peu nombreuses, les *globules blancs* du sang ou *leucocytes*, les autres très nombreuses, colorées en jaune légèrement rosé, les *globules rouges* ou *hématies*. Ce sont là les deux éléments dont l'étude constituera l'analyse histologique du sang.

Analyse histologique du sang.

Coagulation du sang. — Mais cette observation microscopique du sang en circulation (fig. 270) ne suffit pas pour nous faire connaître toutes les parties figurées qu'on peut rencontrer dans le sang lorsqu'il n'est plus vivant, lorsqu'il s'est *coagulé*. Car, lorsque le sang se coagule, c'est que, de la substance inter-cellulaire liquide, dans laquelle flottent les leucocytes et les hématies, s'est séparée une matière qui se présente à l'état solide, et qui, quoique homogène, est reconnaissable à l'examen microscopique par l'aspect strié, parfois par la disposition réticulée qu'on y observe : c'est la *fibrine*. Voyons donc dans quelles conditions et sous quelles formes diverses se produit la fibrine.

Coagulation de la *fibrine*.

Le sang se coagule presque aussitôt après avoir été extrait des vaisseaux. Mais en le recevant dans un vase maintenu à la température de 0 degré, on peut retarder cette coagulation et par suite en suivre et étudier la production ; alors on voit d'abord les globules du sang, qui sont plus lourds que la partie liquide, tomber au fond du vase et s'y déposer en une couche rouge. Cette expérience réussit surtout bien avec le

sang de cheval, dont la coagulation est naturellement lente et dont les globules sont relativement très lourds. On arrive donc ainsi à séparer les deux ordres de parties dont on a constaté l'existence au microscope : on a d'une part les *éléments figurés*, d'autre part le liquide, qu'on nomme *plasma* du sang. Mais bientôt, si la température du vase n'est pas maintenue à zéro, on voit ce plasma donner naissance à une masse solide, incolore, qui se rétracte, se condense et surnage : c'est la fibrine à l'état de *caillot incolore* ou de *couenne;* le liquide auquel elle surnage est dit *sérum du sang*. Ainsi dans le sang nous devons distinguer : les éléments anatomiques figurés (globubes rouges et blancs), la fibrine et le sérum ; l'ensemble de la fibrine et du sérum, avant séparation de la fibrine, constituait le plasma ; et nous ne saurions trop insister sur ce fait que ce terme *plasma* du sang se rapporte au sang vivant ; dans la partie liquide du sang mort, coagulé, il ne saurait plus être question de plasma, puisque celui-ci s'est dédoublé en fibrine et en sérum.

Distinction du *plasma*, du *sérum*, etc.

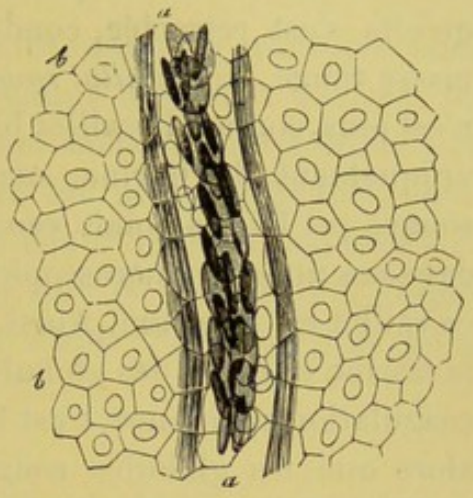


Fig. 270. — Circulation dans la membrane interdigitale de la grenouille.

a. Petit vaisseau, dans la partie axiale duquel on voit les globules rouges ayant leur grand diamètre dirigé longitudinalement, par l'effet du courant de la circulation. — *b*. Cellules épithéliales (épidermique) de la membrane interdigitale (Frey).

On peut, par d'autres conditions expérimentales, réaliser plus ou moins exactement cette séparation des éléments figurés, de la fibrine et du sérum. Ainsi que Ruysch l'a montré le premier, quand, au sortir du vaisseau, on bat le sang en le fouettant avec un paquet de verges, on hâte la coagulation de la fibrine au contact des brins de verge ; la fibrine s'y attache sous la forme de filaments blanchâtres : en poursuivant le *battage* on peut ainsi *défibriner* complètement le sang et réunir tous les brins de fibrine en une masse spongieuse. Le liquide qui reste est du sérum tenant en suspension les globules ; mais par le repos ceux-ci tombent au fond du vase ; on est donc

Effets du *battage* (séparation de la fibrine).

arrivé, par une voie différente de la précédente, à obtenir séparément les trois mêmes parties, savoir : les éléments figurés, la fibrine et le sérum.

Étude de la coagulation *spontanée*.

Dans la *coagulation spontanée* du sang, telle qu'elle se produit presque aussitôt au sortir du vaisseau, cette séparation ne se fait pas d'une manière complète. Si le sang n'est pas refroidi, les globules n'ont pas le temps de tomber au fond du vase avant que la coagulation de la fibrine commence. Celle-ci se concrète donc en emprisonnant les éléments figurés, et lorsqu'elle s'est rétractée, condensée et surnage, elle forme une masse rouge, dite *caillot rouge* ou tout simplement *caillot*, qui n'est plus, comme le caillot blanc précédemment indiqué, formé uniquement de fibrine, mais bien de fibrine et de globules rouges (et blancs, mais ceux-ci sont en quantité négligeable dans ces masses macroscopiques); le liquide dans lequel nage ce caillot est le sérum. Ainsi, tandis que par le battage on isole la fibrine et laisse des globules rouges mêlés au sérum, dans la coagulation spontanée, c'est le sérum qui est finalement séparé, alors que les globules rouges sont restés mêlés à la fibrine (*caillot*). Faisons cependant remarquer que ce dernier mélange est loin d'être homogène; les globules rouges, qui n'ont pu se déposer en une couche bien nette avant la coagulation, ont cependant commencé à gagner le fond du vase ; il en résulte que le contenu du vase renferme beaucoup de globules dans sa partie profonde et peu ou pas à sa surface ; quand ce contenu se coagule et que la fibrine se rétracte, la masse solide ainsi formée est donc très riche en globules rouges en ses couches profondes, plus ou moins dépourvue de ces globules dans ses couches supérieures : cette couche supérieure incolore est dite *couenne du caillot* (nous avons vu qu'on nomme *couenne* la fibrine incolore, sans globule).

Caillot rouge (fibrine et globules rouges).

Valeur des mots : *caillot, couenne, plasma*.

Ces explications permettront de comprendre la valeur exacte qu'il faut attribuer aux expressions de *caillot*, de *couenne*, de *plasma*, expressions dont nous aurons à nous servir à chaque instant dans la suite de ces études. On n'oubliera pas que le terme général de caillot désigne la fibrine avec les globules; que celui de plasma n'est pas à confondre avec celui de sérum,

puisque le sérum est le plasma dépouillé de la fibrine ; que par couenne, caillot couenneux, couenne fibrineuse, on entend la fibrine pure, sans globules rouges emprisonnés en elle. On notera enfin que, dans le sang vivant, en circulation (fig. 270), il n'y a que deux parties à distinguer : d'une part, les éléments figurés, les *cellules* du sang considéré comme un tissu (globules rouges et blancs) ; d'autre part, la substance intercellulaire de ce tissu, à savoir le plasma (qui par coagulation cadavérique se dédouble en fibrine et sérum).

Cette dernière considération nous indique l'ordre que nous devons suivre dans l'étude histologique du sang : d'abord, les *éléments cellulaires*, dans lesquels nous comprendrons non seulement les globules rouges et les globules blancs, mais encore les hématoblastes qui sont des globules rouges en voie de formation ; ensuite le *plasma*, sur la constitution duquel nous pourrons être concis, son étude relevant plus de la chimie que de l'histologie.

GLOBULES ROUGES DU SANG

C'est en 1658 et 1661 que Swammerdam, d'une part, et Malpighi de l'autre aperçurent pour la première fois, dans le sang, des corpuscules dont ils ne soupçonnèrent pas l'importance, puisque Malpighi les prit pour des globules de graisse. Mais bientôt, en 1673, Leeuwenhoek étudia avec soin ces corpuscules dans le sang de l'homme et de divers vertébrés, constata leurs formes variables selon les espèces animales, et établit qu'ils représentent un élément constant du sang. C'est lui qui leur donna le nom de *globules*, car il les croyait plus ou moins sphériques. On les a ultérieurement nommés *hématies* (αἷμα, sang), et parfois *corpuscules rouges du sang*. Au siècle dernier, les travaux de Senac (1749) et de l'Anglais Hewson (1770) aboutirent à des notions déjà très exactes sur les globules rouges, leurs formes, leur importance ; et cependant ces connaissances nouvelles ne furent pas acceptées par les physiologistes, toujours en méfiance contre les illusions d'optique des observations microscopiques. Richerand, en 1807, Magendie en 1817

Découverts par Leeuwenhoek (1673).

en étaient encore à dire que ces prétendus éléments ne sont que des bulles d'air entraînées par le torrent circulatoire. C'est pourquoi Prévost et Dumas, en 1820, entreprirent de nouvelles recherches sur les globules du sang, dont l'étude est devenue depuis l'un des plus importants et des plus intéressants chapitres de tous les traités de physiologie et d'histologie[1].

Nouvelles études de Prévost et Dumas (1820).

Les globules rouges diffèrent de forme, de dimension et de constitution selon les espèces animales. Nous en étudierons d'abord deux types, celui que présente l'homme, et celui de la grenouille; puis nous verrons comment ces deux formes principales sont réparties, avec quelques variations, dans la série des vertébrés. C'est que, en effet, les *globules rouges sont caractéristiques des vertébrés;* l'amphioxus seul, parmi ceux-ci, n'en possède pas. Déjà Aristote avait divisé le règne animal en animaux exsangues et animaux pourvus de sang; or les animaux exsangues sont ceux qui n'ont pas de sang rouge, les invertébrés, dont le liquide en circulation représente de la lymphe; nous verrons cependant qu'il y a certaines restrictions à faire à cet égard.

Éléments propres aux vertébrés.

Globules rouges de l'homme. — Pour examiner les globules du sang humain, en opérant sur soi-même, il suffit, après avoir comprimé de haut en bas, de sa racine vers son extrémité, un doigt de la main gauche, de manière à accumuler le sang au niveau de la pulpe de la troisième phalange, il suffit de faire sur cette pulpe une piqûre avec une aiguille bien propre (stérilisée par le flambage par exemple), tenue de la main droite. Une goutte de sang apparaît et est aussitôt reçue sur une lame porte-objet, qu'on applique sur la pulpe du doigt piqué; il faut se hâter de couvrir d'une lamelle, pour éviter la moindre évaporation. Le mieux encore sera de mêler une goutte de solution d'acide osmique au sang pour en fixer les globules, ce qui aura encore l'avantage de diluer le sang, et de rendre plus facile l'observation.

Mode de préparation extemporanée.

Forme. — On se trouve alors (fig. 271) en présence de *disques* qui, selon la position dans laquelle ils se présentent,

1. Pour les indications bibliographiques sur les globules rouges du sang, voir G. Variot, *Éléments figurés du sang.* Thèse d'agrégation, Paris, 1886.

offrent des aspects divers, des *formes* en apparence différentes. Vus à plat, par leur face, ils sont parfaitement discoïdes, à contour circulaire (*a*, fig. 271); ce disque a un aspect différent sur ses bords et dans son centre; en éloignant un peu l'objectif, le bord devient brillant et le centre obscur (*a*, fig. 272); en rapprochant un peu l'objectif, le bord devient obscur et le centre clair (*b*, fig. 272). Cela est dû à ce que le bord est renflé et le centre mince; en effet, ces disques sont en réalité des *lentilles biconcaves*. C'est ce qu'on reconnaît très bien sur ceux de ces éléments qui se présentent par le bord, par la tranche, qui sont vus en coupe optique (*b*, fig. 271); ils offrent alors la forme d'un biscuit, d'un bissac, et comme, par une légère compression, avec la pointe d'une aiguille, sur la lamelle, on peut déplacer les globules, les faire rouler et se retourner, on peut se convaincre que l'aspect discoïde, l'aspect en bissac, et les divers aspects intermédiaires (forme ovale, vue de trois quarts, *d*, fig. 271) appartiennent à un seul et même élément, à une lentille biconcave vue dans des positions différentes.

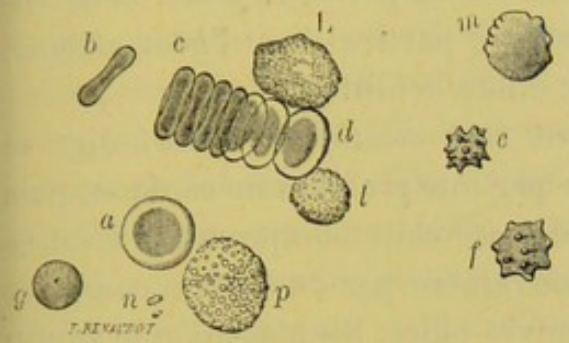


Fig. 271. — Globules rouges et blancs du sang de l'homme.

a. Globule rouge vu de face. — *b*. Vu de profil. — *c*. En pile. — *d*. Vu de trois quarts. — *e*, *f*. Épineux. — *g*. Sphérique. — — L. Grosse cellule lymphatique du sang. — *l*. Petite cellule lymphatique. — *p*. Cellule lymphatique granuleuse. — *n*. Granulations libres. — Grossissement de 1 000 diamètres (Ranvier).

Ces globules sont des disques biconcaves.

Fig. 272. — Un même globule rouge du sang de l'homme, vu en éloignant l'objectif (*a*), et en le rapprochant (*b*). — Grossis. de 1 000 diamètres (Ranvier).

Couleur. — Après la *forme* des globules, il faut noter leur *couleur*. Elle est jaune orangé, tirant même légèrement sur le vert. Cependant nous savons qu'ils donnent au sang sa couleur rouge. Mais il ne faut pas oublier que le sang étendu d'eau, très dilué, n'est plus parfaitement rouge, mais rouge orangé; or l'examen à un fort grossissement modifie la couleur comme le fait la dilution. La preuve en est que si, sous le microscope, les globules sont tas-

Couleur jaune orangé.

sés, superposés, se recouvrant les uns les autres, une couleur plus franchement rouge apparaît dans les points où ils se superposent ainsi. De même, sur un globule isolé, la coloration est-elle plus rouge sur le bord qui est plus épais, et apparaît plus rouge encore si l'élément est vu par la tranche. Cette coloration est due à une substance particulière, l'*hémoglobine*, dont nous aurons à faire une étude détaillée.

Grande élasticité.

Les globules rouges sont très *élastiques*, c'est-à-dire se laissent facilement déformer par une pression mécanique, puis reprennent leur forme quand cesse cette compression. C'est ce dont on peut facilement se convaincre par de légères compressions exercées sur la lame couvre-objet. En plaçant une goutte de sérum ou d'eau salée sur le bord de la lamelle, on détermine dans la préparation des courants qui déplacent et entraînent les globules avec violence, les déforment, les étirent, les courbent ; mais ces déformations disparaissent dès que le courant se ralentit. De même, dans l'examen de la circulation (mésentère de petit mammifère ou de grenouille), on constate que les globules se déforment quand le torrent circulatoire les fait se heurter contre l'éperon de bifurcation d'un petit vaisseau, ou bien quand ils passent par un tout petit capillaire ; puis ils reprennent leur forme primitive. Ils sont donc élastiques, aussi bien chez les batraciens que chez l'homme.

Diamètre de 7 μ, en moyenne.

Dimensions. — Leurs *dimensions* sont en moyenne de 7 μ en largeur (diamètre du disque) et de 2 μ en épaisseur. Ce sont là les dimensions du plus grand nombre (75 pour 100) ; mais à côté de cette dimension moyenne, on trouve normalement des variétés, que Hayem distingue en *petits globules*, larges de 6 μ environ, et *grands globules* larges de 8 et même de 8 μ,5. Ces deux variétés ne sont chacune que dans la proportion de 12 pour 100.

Disposition en piles.

Une disposition remarquable qu'ils présentent est leur tendance à *s'empiler*, à se mettre en contact par leurs faces de manière à figurer des colonnes semblables à des piles de monnaie (*c*, fig. 271). Dans une préparation où les globules étaient tout d'abord disposés sans ordre, même dans un petit vaisseau deux ou trois fois aussi large que les hématies (observations sur

le mésentère), on voit peu à peu ces éléments s'attirer, s'accoler par leurs faces, et former des piles, des rouleaux plus ou moins régulièrement cylindriques, ou obliques par imbrication et chevauchement des disques les uns sur les autres (*cd*, fig. 271). On a attribué ce phénomène à la production de la fibrine, mais il se manifeste également dans une goutte de sang préalablement défibriné, et d'autre part les éléments de ces piles ne sont pas définitivement collés les uns aux autres, comme ils le seraient s'ils étaient maintenus par de la fibrine solidifiée, car, par une légère compression, on peut disloquer ces piles, séparer les globules, puis les voir s'empiler de nouveau. C'est pourquoi aujourd'hui on attribue généralement cette disposition à une attraction physique que subissent tous les corps plats mobiles dans un liquide, lesquels tendent toujours à se mettre en rapport par leur plus grande surface (Welcker); cependant il faut aussi tenir compte d'un certain degré de *viscosité* de la substance des globules, car lorsque ceux-ci ont été traités par les réactifs fixateurs (solution osmique, par exemple), qui durcissent leur surface, cet empilement ne se produit plus; et, d'autre part, lorsque, par compression de la lamelle, on décompose ces piles, on voit les hématies, au moment de se séparer, se déformer, s'étirer par le fait que certains points de leur surface ont peine à se disjoindre et s'allongent en filaments, lesquels disparaissent quand la séparation est complète, nouvel exemple de l'élasticité remarquable des hématies.

Viscosité de leur surface.

Le *nombre* des hématies est extrêmement considérable. Nous aurons plus loin à insister sur leur numération. Disons seulement pour le moment qu'il y a environ cinq millions de globules rouges pour un millimètre cube de sang, ce qui permet, pour la quantité totale de 5 litres de sang que contient en moyenne le corps humain (p. 604), de porter le nombre des globules rouges au chiffre énorme de 25 trillions, à raison de 5 trillions par litre, de 5 billions par centimètre cube (le trillion vaut mille billions, et un billion ou milliard vaut mille millions).

Nombre extrêmement considérable.

Constitution. — L'aspect des hématies de l'homme est

entièrement homogène ; c'est-à-dire qu'on ne distingue pas de noyau ni de membrane d'enveloppe. Pour voir si en réalité leur constitution est aussi simple, il faut examiner l'action qu'exercent sur eux les divers réactifs.

Pas de noyau visible, avant ou après l'action des réactifs.

Les réactifs colorants, capables de mettre en évidence la chromatine nucléaire, ne révèlent pas la présence d'un noyau dans les hématies du sang humain.

Pas de véritable membrane cellulaire.

Par l'action de l'alcool étendu d'eau, les globules rouges prennent un aspect à double contour, et ils se gonflent ; si alors on ajoute de la glycérine, ils se rétractent, et leur surface se plisse comme s'il y existait une fine membrane. Cependant il est impossible d'isoler, de voir nettement une membrane d'enveloppe ; c'est pourquoi on admet généralement que les hématies de l'homme sont formées d'une substance qui est la même dans toute leur masse, mais qui est seulement un peu plus condensée dans la couche la plus périphérique. Nous allons voir que diverses observations confirment cette manière de voir, et nous permettent de définir la composition de cette substance en apparence homogène[1].

Aspect crénelé par déshydratation.

La moindre évaporation, la plus légère concentration du liquide dans lequels ils sont en suspension, modifie la forme et l'aspect des globules du sang ; ils se ratatinent, et, par rétraction inégale, se montrent hérissés de petites saillies sur leurs bords ; on dit alors qu'ils ont pris l'*aspect crénelé* (*m*, fig. 271) ou en roue d'engrenage ; cette rétraction, quand elle est portée très loin, les fait paraître épineux, comme un fruit de marron d'Inde (*e*, *f*, fig. 271). Cet effet est produit par l'adjonction de toute substance qui, concentrant le liquide, est capable d'enlever de l'eau aux globules, comme le sel marin, le sucre, la glycérine. Pour conserver les globules sans déformation, il faut les examiner dans un liquide qui présente exactement la même densité que le plasma du sang ; c'est ce qu'on nomme un sérum artificiel ; telle est la solution de sel marin à 7 (ou même 9) de sel pour 1 000 d'eau, dite solution physiologique. Si une légère dessiccation altère ainsi la forme des hématies,

1. Ranvier, *Recherches sur les éléments du sang* (Arch. de physiologie, 1875).

il faut cependant ajouter qu'une *dessiccation brusque* et énergique, par exemple en passant la préparation (non couverte d'une lamelle) à quelques reprises rapides sur la flamme d'une lampe à l'alcool, fixe les globules en les momifiant dans leur forme.

Sur les globules, préparés entre lame et lamelle, dans le plasma du sang ou dans un sérum artificiel, la chaleur a des effets singuliers (Schultze, Ranvier). En appliquant à la face inférieure de la préparation, pendant quelques secondes, un barreau d'étain chauffé jusque près de sa fusion, on voit les globules se gonfler, devenir sphériques, puis se fragmenter, et se réduire en petites boules réunies par des filaments; quelques-uns s'incurvent sur une face de manière à prendre la forme d'une calotte. Ces faits sont intéressants en ce sens qu'ils nous montrent que ces éléments sont formés d'une substance qui est la même dans toute leur étendue, substance malléable qui se fragmente comme une pâte, et n'est pas renfermée dans une enveloppe spéciale.

Expériences par le chauffage (preuve de l'absence d'enveloppe).

Enfin, l'*eau pure* exerce sur les hématies une action propre à nous éclairer sur leur constitution intime; elle les décolore. On voit bientôt d'une part que le liquide ambiant est devenu jaune rougeâtre, tandis que les globules eux-mêmes sont devenus incolores et apparaissent comme des taches blanches sur le fond coloré; puis les globules se gonflent et semblent disparaître; mais ils subsistent cependant, au moins en certain temps, car, par l'addition de glycérine, on les voit réapparaître sous la forme de petites masses rétractées, épineuses, irrégulièrement crénelées. L'eau n'avait fait que leur enlever leur matière colorante. Nous en concluons que les globules sont formés de deux substances : l'une qui est une matière colorante, l'*hémoglobine;* l'autre qui est comme une éponge imbibée de cette matière colorante, et qu'on nomme le *stroma* du globule.

Action décolorante de l'eau.

Stroma et *hémoglobine.*

Pour terminer cette revue des actions exercées sur les globules par divers agents, nous dirons encore un mot de l'*urine* et de la *bile*. — L'urine conserve assez bien les globules; c'est qu'elle a une densité très voisine de celle du plasma; Hayem rapporte avoir trouvé, dans l'urine diabétique, un des meilleurs

liquides pour diluer le sang et conserver les globules intacts; c'était une urine de diabétique azoturique, avec une densité de 1039. — Par contre, la bile agit très énergiquement sur les globules; elle les fait d'abord pâlir, puis les dissout très vite et complètement. Ce phénomène, qui paraît dû à l'action des sels biliaires, nous permet de comprendre l'anémie qui se produit par le fait de l'ictère; la bile, résorbée dans le sang, tend à y détruire les globules.

La bile dissout les globules.

De toutes ces actions, celle de l'eau est la plus importante au point de vue de l'étude de la composition du globule; elle nous y révèle l'existence d'un *stroma* (globuline) et d'une *matière colorante* (hémoglobine); c'est sur ces deux substances que doit maintenant porter notre attention; mais auparavant nous devons examiner les globules du sang de la grenouille, et voir, entre autres questions, si nous y retrouvons ces deux substances.

Globules rouges de la grenouille. — *Forme, aspect, noyau.* — Dans une goutte de sang de la grenouille, disposée entre lame et lamelle, comme il a été dit pour le sang humain, on voit des globules *elliptiques* (*a*, fig. 273), lorsqu'ils se présentent par le plat, *fusiformes* s'ils sont vus par la tranche (*b*, *c*, fig. 273); cette forme en fuseau, c'est-à-dire avec partie médiane plus épaisse, montre que ces éléments ne sont pas biconcaves, comme ceux de l'homme, mais biconvexes. Cette épaisseur de la partie centrale est due à la présence d'un *noyau*, lequel se montre nettement sur le globule vu à plat; en effet, le noyau n'étant pas coloré comme le reste du globule apparaît comme une large tache incolore (pâle; fig. 273).

Globules elliptiques.

Biconvexes.

Nous devons donc de suite insister sur ce noyau, dont la présence est l'une des principales différences entre les globules des batraciens (grenouille) et ceux des mammifères (homme). Il est ovalaire, incolore, d'aspect mûriforme; par l'action de l'alcool dilué, il devient homogène, et dans son intérieur on distingue un ou deux nucléoles. Le carmin, l'hématoxyline le teignent d'une manière caractéristique. Cependant on n'arrive pas à distinguer en lui un réseau ou un filament de chromatine; c'est un noyau pour ainsi dire momifié,

Présence d'un noyau.

qui n'est plus capable de présenter le processus de caryocinèse ; et en effet on ne voit pas, ou on ne voit que très rarement les globules rouges de la grenouille adulte se multiplier par division.

Ces globules elliptiques sont colorés comme les globules discoïdes (hémoglobine) ; mais, nous le répétons, leur partie centrale est claire, le noyau qui l'occupe étant incolore (non chargé d'hémoglobine).

Leur *élasticité* est également remarquable ; on la met en évidence par les procédés sus-indiqués (p. 612), et on l'observe particulièrement sur les globules circulant dans les capillaires du mésentère (p. 605). — Ils se disposent également en *piles*. — Leurs *dimensions* sont relativement considérables : l'ellipse mesure en moyenne 22 μ selon son grand diamètre, et 15 μ selon son petit diamètre. Leur nombre dans un millimètre cube est moins considérable que pour le sang de l'homme ; il est seulement de 400 000.

Dimension de 22 μ sur 15 μ.

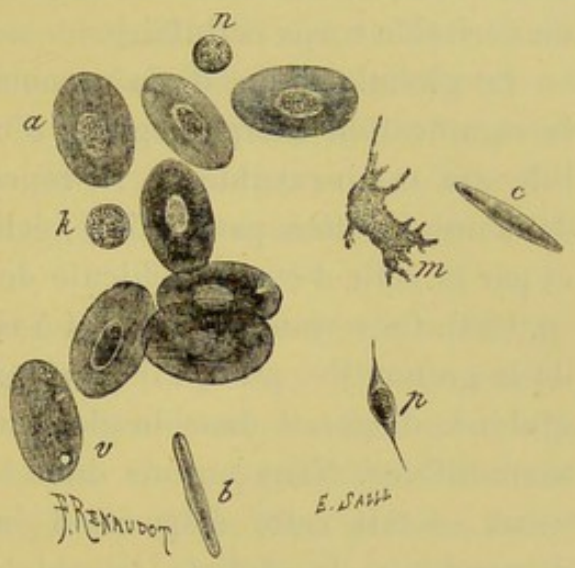


Fig. 273. — Globules du sang de la grenouille.

a. Globule rouge vu de face. — *b*. Vu de profil. — *c*. Vu de trois quarts. — *v*. Vacuole. — *n*. Cellule lymphatique au repos. — *m*. Cellule lymphatique présentant des prolongements amiboïdes. — *k*. Cellule lymphatique morte. — *p*. Cellule fusiforme incolore (hématoblaste ?) (Ranvier).

Constitution. — Leur aspect n'est pas si homogène que celui des globules discoïdes. Souvent, avant l'action de tout réactif, ils présentent un double contour que l'action de l'alcool dilué exagère, ou fait apparaître sur ceux qui ne le présentaient pas antérieurement ; si alors on colore par le sulfate de rosaniline, ce double contour, vivement teinté en rouge, se présente comme une membrane d'enveloppe. Cependant cette membrane n'est pas isolable, et paraît n'être qu'une couche périphérique de l'élément, couche condensée et plus solide, formant une zone limite à la substance du globule.

Apparence de membrane périphérique.

Action de l'évaporation, de l'eau, de la bile, etc.; comme sur les globules de l'homme.

Ces globules sont modifiés de même que les globules discoïdes par l'évaporation ou la concentration du liquide ambiant (forme crénelée), et par la bile ; l'action de cette dernière présente ce fait remarquable qu'elle dissout presque instantanément tout le globule, mais respecte le noyau, qui flotte alors libre dans le liquide. L'eau décolore semblablement ces globules, en dissolvant leur hémoglobine, et respectant leur stroma, au milieu duquel le noyau, gonflé, apparaît avec des bords très nets. Ce stroma est alors finement granuleux, et même réticulé, et on reconnaît en lui une substance protoplasmique, un véritable corps cellulaire.

Le globule rouge de la grenouille a donc bien évidemment la signification morphologique d'une cellule, mais d'une cellule qui est incapable de se reproduire, qui s'est spécialisée dans une fonction particulière, celle de contenir l'hémoglobine et par là celle d'être le véhicule de l'oxygène dans l'organisme (p. 628). Ce noyau, qui ne sert à rien dans le globule elliptique de la grenouille, puisqu'il n'est pas lui-même chargé d'hémoglobine, disparaît dans le globule discoïde de l'homme et des mammifères. Nous aurons donc à rechercher plus tard comment se fait cette disparition du noyau, c'est-à-dire à nous demander si le globule discoïde aurait, à un moment donné de son évolution, également la valeur morphologique d'une cellule, s'il posséderait au début un noyau, qui disparaîtrait par un processus quelconque. C'est une question que nous ne pourrons aborder que tout à la fin de l'étude du sang et des vaisseaux, en examinant les processus d'hématopoièse, dont la plupart sont liés à la formation même des vaisseaux. Nous nous contenterons pour le moment de dire que telle n'est pas réellement la signification du globule discoïde ; il n'est pas une cellule, mais un fragment d'une cellule, une parcelle détachée du protoplasma d'une cellule qui conserve intégralement son noyau, sans en donner aucune partie aux bourgeons qu'elle produit (voir chap. XXXIII).

Différences entre ceux de l'homme et ceux des batraciens.

Avec le globule discoïde de l'homme, et le globule elliptique nucléé de la grenouille, nous venons de connaître les deux types principaux de globules sanguins ; voyons donc comment

ces deux types sont distribués dans la série des vertébrés, et quelles variétés ils peuvent présenter.

Globules rouges des divers vertébrés. — *Mammifères.* — Tous les mammifères, à l'exception de la famille des Caméliens, ont des globules discoïdes, biconcaves et sans noyau (1, fig. 274). Il n'y a donc, d'un mammifère à l'autre, que des différences de dimensions entre les globules sanguins. La dimension de 7 μ chez l'homme (exactement 7 μ, 5) se retrouve chez les singes, le lapin (7 μ), le cobaye (7 à 8), la marmotte (7,4). Des dimensions un peu plus considérables sont rares et n'ont été signalées que chez l'éléphant (9 μ, 4), et le lion (7,9). Les autres mammifères ont des globules dont le diamètre est inférieur à 7 μ, tels le chien (6 μ, 7), le cheval (6,5), le mouton (5,5), le bœuf (5 à 6 μ), le chat (5 μ), la chèvre (4 μ, 5); enfin le chevrotin de Java est signalé comme présentant les globules les plus petits (2 μ).

Mammifères (globules discoïdes, biconcaves, sans noyaux).

Mandl, en 1838, a le premier constaté que le chameau présente, parmi les mammifères, une forme exceptionnelle de globules rouges; ces globules n'ont pas de noyau, ils sont aplatis et légèrement biconcaves; mais, chose particulière, ils sont elliptiques et non discoïdes (2, fig. 274); leur grand axe est de 8 μ, leur petit axe est de 4 μ; chez le Lama, l'Alpaca, et dans toute la petite famille des Caméliens, on retrouve cette forme. C'est, nous le répétons, la seule exception, car les Marsupiaux et même les Monotrémes ont des globules discoïdes.

Excepté chez les *Caméliens* (elliptiques, biconcaves, sans noyau).

A part la forme, on voit donc que les globules de tous les *vivipares* (mammifères) sont caractérisés par l'absence de noyau. Il n'en sera pas de même chez les vertébrés qu'il nous reste à passer en revue, lesquels sont *ovipares* et ont des globules nucléés.

Oiseaux. — Tous les oiseaux sans exception ont des globules elliptiques, dont le petit diamètre égale en général la moitié du grand (3, fig. 274); ils sont biconvexes, et possèdent un noyau; mais ce noyau n'est pas bien visible sur le globule vivant, intact; il apparaît nettement par l'effet des réactifs colorants, ou même simplement sur l'élément fixé par dessiccation brusque (p. 615).

Oiseaux (elliptiques, biconvexes, avec noyau).

Ces globules sont plus volumineux que ceux des mammifères; en moyenne leur longueur est de 15 μ et leur largeur de 7 à 8 μ; les plus gros paraissent être ceux du casoar (17 μ de long, sur 9 de large), les plus petits ceux du colibri (9 sur 6).

Poissons et batraciens (elliptiques, biconvexes, avec noyau).

Poissons et amphibiens. — Les poissons ont des globules elliptiques nucléés (7, fig. 274), comme ceux de la grenouille; mais on trouve ici une exception, les cyclostomes (lamproie), dont les globules sont discoïdes (8, fig. 274), et nucléés.

Les amphibiens ont tous des globules elliptiques, configurés

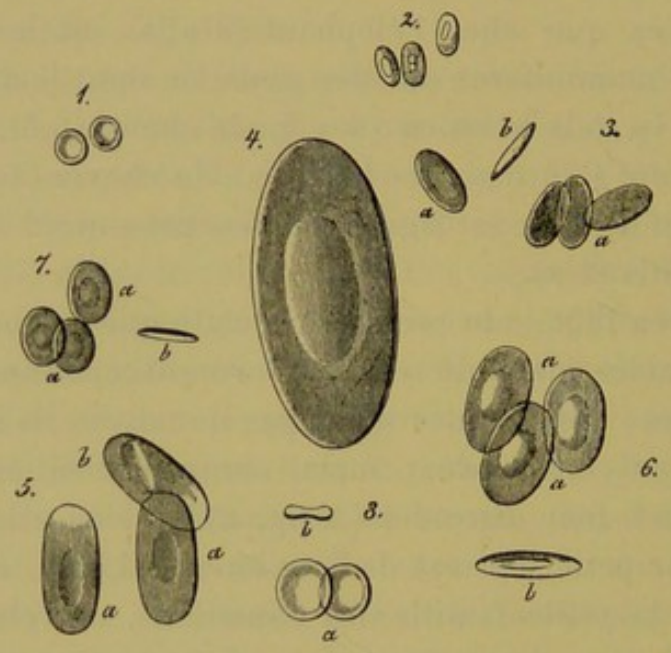


Fig. 274. — Divers types de globules rouges du sang.

1. De l'homme. — 2. Du chameau. — 3. Du pigeon. — 4. Du protée. — 5. Du triton. — 6. De la grenouille. — 7. Du cobitis. — 8. De l'ammocète ou de la lamproie. — En *a*. Ces globules sont vus de face, en *b* de profil.

et constitués comme ceux de la grenouille ci-dessus décrits comme types. Les différences, d'une espèce à l'autre, ne portent donc que sur les dimensions, mais ces différences peuvent aller très loin. Nous avons vu que les globules de la grenouille (6, fig. 274) ont une longueur de 22 μ (grand axe de l'ellipse); cette longueur est de 30 à 40 μ chez le triton (5, fig. 274), de 80 μ chez le protée (4, fig. 274) et enfin de 90 μ et plus chez l'amphiuma.

Dimensions et nombre en sens inverse.

Il va presque sans dire que plus les globules du sang ont des dimensions considérables et moins ils sont nombreux

dans un volume donné; nous savons que, pour 1 millimètre cube, ce nombre est de 5000000 chez l'homme et de 400000 chez la grenouille; il est en moyenne de 2000000 chez les oiseaux, de 700000 à 200000 chez les poissons, de 80000 chez le triton, et descend à 35000 chez le protée.

Signification générale de ces différences de forme et de volume. — On peut se demander si ces différences de forme et de constitution (présence ou absence de noyau) d'une part, de volume d'autre part, ont une signification générale, en rapport soit avec le degré plus ou moins élevé qu'occupe un animal dans l'échelle des vertébrés, soit avec l'activité de ses fonctions et notamment de ses fonctions respiratoires.

Forme. — Pour ce qui est de la forme et surtout de la constitution (présence d'un noyau), l'étude du sang de l'embryon nous révèle un fait très significatif. Chez *tous les embryons*, aussi bien ceux des ovipares que ceux des vivipares, les globules du sang sont d'abord *sphériques et nucléés*; leur noyau est alors capable de division, et on sait depuis Remak (p. 53 et fig. 14) que les globules du sang de l'embryon se multiplient en se divisant. Puis, à un certain moment du développement, ces globules sphériques nucléés sont remplacés par des globules elliptiques biconvexes et nucléés chez les ovipares, par des globules discoïdes, biconcaves et non nucléés chez les vivipares (chap. XXXIII).

Globules des embryons (toujours *nucléés*).

Nous voyons donc que, en suivant la série du développement ontogénique, aussi bien que celle du développement phylogénique, les degrés successifs de perfectionnement des globules du sang sont représentés par des cellules sphériques à noyau, puis par des cellules biconvexes à noyau et enfin par des éléments plats ou biconcaves sans noyau. La perte du noyau doit nous apparaître en effet comme un perfectionnement, comme une adaptation plus complète du globule sanguin à sa fonction spéciale d'élément vecteur de l'oxygène, puisque c'est par l'hémoglobine qu'il accomplit cette fonction et que le noyau, qui ne se charge pas d'hémoglobine, devient ainsi une partie inutile, occupant sans profit une place considérable dans l'élément; c'est pourquoi les globules non nucléés, c'est-à-dire

La perte du noyau est un perfectionnement fonctionnel.

dont toute la masse est chargée d'hémoglobine, sont plus parfaits au point de vue de la fonction que ceux qui sont encore chargés d'un noyau.

La forme plus parfaite est celle qui donne la plus grande surface.

Quant à la *forme*, il faut, pour en apprécier la signification, partir de cette considération que le globule, chargé d'hémoglobine, doit tantôt prendre de l'oxygène au milieu extérieur (oxyhémoglobine), tantôt céder cet oxygène aux tissus divers (réduction de l'hémoglobiue, ci-après, p. 630); il sera donc d'autant plus parfait que sa forme se prêtera mieux à ces échanges, c'est-à-dire que, pour une masse donnée, il présentera la surface la plus grande, puisque l'activité des échanges doit être, toutes choses égales d'ailleurs, en raison de l'étendue de la surface. Or, il est bien évident qu'à cet égard des éléments sphériques sont inférieurs à des éléments aplatis, lenticulaires ou elliptiques; et ceux-ci, s'ils sont biconvexes, sont inférieurs à ceux qui seront complètement plats et surtout biconcaves; la forme biconcave qui amincit le centre de la masse du disque en augmentant sa surface, est donc la plus parfaite au point de vue de la fonction. Comme cette forme est incompatible avec la présence d'un noyau, on voit que le perfectionnement de l'hématie devait aboutir au globule biconcave non nucléé.

Pourquoi les dimensions et le nombre des globules sont en raisons inverses.

Dimensions. — Reste la question des *dimensions*. Nous avons vu que les dimensions des globules et leur nombre dans l'unité de volume de sang sont choses très différentes et en raison inverse l'une de l'autre. Si, en partant de ces données, on se demande quelle est, chez les divers vertébrés, la masse totale de la matière globulaire ou de l'hémoglobine, seule partie essentielle, dans l'unité de volume de sang, en supposant les globules agglomérés et fusionnés en une seule masse, on trouve qu'elle est à peu près la même chez tous ou varie bien moins qu'on n'aurait été tenté de le supposer tout d'abord. En prenant pour unité la richesse en hémoglobine d'un millimètre cube de sang chez l'homme, on trouve, pour l'homme 1,0, pour le pigeon 1,1, pour les reptiles 0,8, pour la grenouille 0,7, pour le triton 0,4, pour le protée 0,9, alors que, comme volume, le globule sanguin, comparé à celui de l'homme pris pour unité, est représenté par 1,7 chez le pigeon, par 9,2 chez les reptiles et la gre-

nouille, par 17,7 chez le triton, par 127,7 chez le protée. Cela revient à dire que tous les vertébrés possèdent, dans l'unité de volume de sang, une masse relativement peu différente de substance globulaire, d'hémoglobine, puisque cette masse ne varie guère que du simple, chez ceux qui en ont le moins (0,4 chez le triton), au double, chez ceux qui en ont le plus (1,0 pour l'homme et 1,1 pour l'oiseau), mais que cette masse est répartie dans des éléments dont le volume est extrêmement différent, puisqu'il est chez les uns 17 fois (triton) et même 127 fois plus considérable que chez les autres (mammifères et oiseaux).

Or, une même masse, répartie dans de très nombreux éléments très petits, présente des surfaces d'échange bien plus étendues que si elle est répartie dans des éléments peu nombreux et très gros. Donc les globules sont d'autant plus parfaits qu'ils sont plus petits, toujours eu égard à leur fonction d'échanges comme véhicules de l'oxygène. C'est pourquoi nous voyons que les dimensions des globules du sang ne sont nullement en rapport avec la taille des animaux, mais bien avec l'activité de la respiration; ils sont plus gros chez les animaux à sang froid, plus petits chez les animaux à sang chaud.

La réduction du volume est un perfectionnement fonctionnel.

Les rapports que nous venons d'indiquer doivent se concevoir d'une manière générale, en comparant les mammifères et les oiseaux d'une part, aux reptiles, batraciens et poissons d'autre part; les différences qu'on observe dans une même classe, par exemple entre divers mammifères, différences du reste peu considérables (p. 619), doivent tenir à des conditions spéciales qui nous échappent jusqu'à présent; ainsi nous ne saurions dire pourquoi le chevrotin de Java possède les plus petits globules connus; pourquoi ceux de l'éléphant et du lion ont des dimensions légèrement plus grandes que ceux de l'homme. Et encore parfois ces différences rentrent-elles dans l'ordre de faits qui relèvent de l'activité de la respiration chez les divers membres d'une famille animale; ainsi, de tous les rongeurs, le porc-épic et la marmotte sont ceux qui ont les plus gros globules; or, ce sont des rongeurs qui s'engourdissent en hiver et passent ainsi une grande partie de leur vie dans un sommeil où les échanges respiratoires sont très peu actifs; de

Exemple des animaux hibernants.

même, de tous les insectivores, le hérisson, qui est soumis au sommeil hibernal, est celui qui a les globules les plus volumineux.

Importance de l'hémoglobine.

Dans ces considérations sur la constitution, la forme, les dimensions comparées des globules rouges, nous avons dû faire à chaque instant allusion à l'hémoglobine des globules et à son rôle comme véhicule de l'oxygène ; nous sommes donc ainsi amenés à étudier la constitution chimique du globule, ou tout au moins à passer en revue les notions que nous donne le microscope sur les deux substances qui le composent, à savoir la *globuline* et l'*hémoglobine*.

CHAPITRE XXX

GLOBULES ROUGES (SUITE). — HÉMOGLOBINE

Nous avons vu (p. 615) que l'eau pure, agissant sur le globule sanguin, dissolvait et entraînait la matière colorante qu'il renferme (hémoglobine), et réduisait la masse du globule à une substance transparente qui disparaît bientôt ; mais cependant cette masse n'est pas détruite, car en faisant agir une matière colorante des substances albuminoïdes (iode, fuchsine), on voit réapparaître la figure du globule ; celui-ci était donc devenu seulement invisible parce que sa substance a à peu près la même réfringence que le liquide ambiant (*globules invisibles* de Norris, *achromacytes* de Hayem). Cette partie, ce squelette du globule a reçu des histologistes le nom de *stroma* (Rollet) ; les chimistes lui donnent le nom de *globuline* (Denis).

Notion du *stroma* ou *globuline*.

Faible intérêt histologique du stroma.

Stroma ou globuline. — Le stroma ne présente pas de dispositions structurales bien nettes ; il a parfois un aspect finement réticulé, surtout chez les batraciens (p. 618) ; mais en général il doit être considéré comme du protoplasma à peine semé de quelques fines granulations, c'est-à-dire devenu homogène ; sa couche périphérique, plus dense, produit la membrane mal délimitée, la zone limite dont nous avons parlé pré-

cédemment (p. 614 et 617). L'étude de ce stroma est donc essentiellement du ressort de la chimie (globuline).

On peut obtenir une certaine quantité de globuline en défibrinant du sang de poulet, y ajoutant un volume égal d'une solution de sel marin au 10e, et agitant jusqu'à ce que les globules se soient agglutinés en une masse semblable à de l'empois. On lave alors ce magma visqueux à l'eau pure jusqu'à ce que celle-ci ne se colore plus, et la matière blanche, translucide, qui reste, est la globuline. Nous dirons seulement que cette globuline est une matière albuminoïde insoluble dans l'eau ; l'alcool, l'ébullition la coagulent.

Matière colorante ou hémoglobine. — Cette matière colorante n'est pas seulement du ressort de la chimie ; les cristaux qu'elle forme par elle-même ou par ses dérivés sont du plus haut intérêt pour l'examen microscopique ; ses caractères spectroscopiques peuvent être étudiés dans les tissus vivants avec le micro-spectroscope ; enfin la connaissance de ses propriétés chimiques est la base de la physiologie générale du sang.

L'hémoglobine doit être étudiée en histologie.

L'*hémoglobine* est une substance albuminoïde spécialement remarquable en ce qu'elle renferme du fer, et en ce que, lorsqu'elle est combinée à l'oxygène (oxyhémoglobine), elle cristallise ; aussi lui avait-on donné le nom d'*hématocristalline*. Nous avons vu que l'eau l'enlève aux globules et la dissout ; on pourrait sans doute en obtenir des cristaux en faisant concentrer cette solution ; mais il est plus simple et plus rapide de rompre son union avec le stroma du globule, de façon à la faire dissoudre dans le sérum ou dans le plasma sanguin lui-même non étendu d'eau. Il suffit à cet effet de refroidir le sang jusqu'à congélation, puis de le réchauffer assez brusquement ; ou bien d'agiter avec de l'éther du sang défibriné. Dans ces conditions, le sang, qui était opaque lorsqu'il contenait des globules intacts, devient transparent comme un sirop lorsque l'hémoglobine a quitté les globules pour se dissoudre dans le sérum. On dit alors qu'on a *laqué le sang*. Abandonnée à elle-même pendant quelques heures, cette laque de sang se prend en masse ; l'hémoglobine s'est cristallisée. La production de ces cristaux ne réussit pas

Synonymie.

Préparation (sang laqué).

aussi facilement avec tous les sangs; elle est facile avec le sang de cobaye, de rat, de chien, d'écureuil; elle est difficile avec le sang d'homme et de bœuf[1].

Les cristaux.

Ces cristaux sont parfois assez volumineux pour être visibles à l'œil nu; ils ont été découverts par Reichert, en 1849, puis étudiés avec soin par Funke, en 1861; à l'aide du microscope, avec un faible grossissement, on constate qu'ils diffèrent selon l'espèce animale; chez le cobaye, ce sont des trièdres (1, fig. 275); chez le chien et le chat, de longues aiguilles ou prismes à quatre faces (2, fig. 275); chez le cheval de petits

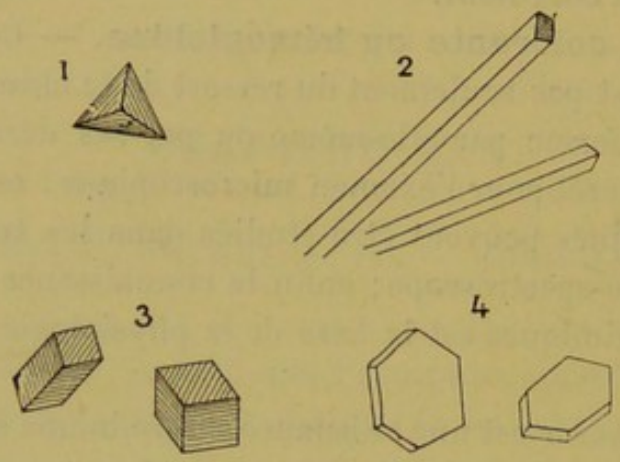


Fig. 275. — Cristaux d'hémoglobine.
1. Du cobaye. — 2. Du chat. — 3. Du cheval. — 4. De l'écureuil (Arthus, *Chimie physiologique*).

cubes ou prismes courts (3, fig. 275); chez l'écureuil des plaquettes hexagonales (4, fig. 275), etc. En les desséchant et les déshydratant par l'alcool absolu, on peut en faire des préparations permanentes montées dans le baume du Canada.

Ces cristaux ont la composition des matières albuminoïdes, c'est-à-dire renferment du carbone, de l'hydrogène, de l'azote, de l'oxygène, du soufre, de l'acide phosphorique; mais ils renferment de plus du fer (0,43 à 0,45 pour 100). Cette proportion de fer variant d'un animal à l'autre, il est probable que toutes les hémoglobines ne sont pas identiques, et qu'il y en a au moins autant que de formes cristallines différentes; c'est ce qui explique que ces cristaux soient plus ou moins facilement

Présence du fer.

1. Maurice Arthus, *Éléments de chimie physiologique*, 1895.

obtenus, selon l'espèce animale ; mais toutes les hémoglobines ont ce caractère commun qu'elles peuvent se dédoubler en une substance albuminoïde pure, la *globine*, et une substance ferrugineuse, l'*hématine* (voir plus loin), et que cette hématine est toujours la même, c'est-à-dire que, s'il y a plusieurs espèces d'hémoglobines, il n'y a qu'une seule hématine.

Dérivés de l'hémoglobine. — L'hémoglobine donne lieu à plusieurs dérivés: la méthémoglobine, l'hématine et l'hématoïdine ; nous ne parlerons que de ces deux derniers, qui présentent à notre point de vue un véritable intérêt.

Hémine au chlorhydrate d'hématine.

L'*hématine* est produite par l'action prolongée de l'alcool sur l'oxyhémoglobine, par l'action de divers acides, du suc gastrique, etc. L'hémoglobine se dédouble alors en une substance albuminoïde dite *globine*, et en *hématine*, qui se présente sous la forme d'une poudre brun rouge, qui ne cristallise pas, mais qui forme, avec divers acides, des sels cristallisables. C'est précisément à propos d'un de ses sels, le *chlorhydrate d'hématine*, que nous avons dû parler de l'hématine qui, par elle-même, est sans intérêt à notre point de vue. Il n'en est pas de même, du chlorhydrate d'hématine, connu aussi sous le nom d'*hémine*, lequel peut être facilement produit sur la plaque porte-objet avec une quantité minime de sang, et permet ainsi de reconnaître la véritable nature de vieilles taches de sang. Il suffit à cet effet d'écraser la poussière de ce sang desséché avec quelques fragments de chlorure de sodium, d'humecter avec de l'acide acétique, et de chauffer légèrement sur la flamme d'une lampe à alcool. En examinant au microscope après refroidissement, on constate la présence de cristaux rhomboïdaux très bruns ou même noirs, dits cristaux de Teichmann (fig. 276), et qui ne sont autre chose que du chlorhydrate d'hématine. On conçoit combien une semblable réaction, facile avec la moindre parcelle de sang, peut être utile en médecine légale.

Fig. 276. — Hémine au chlorhydrate d'hématine (cristaux de Teichmann).

Hématoïdine.

L'*hématoïdine* est un dérivé de l'hémoglobine lentement

formé dans les vieux foyers hémorragiques, dans l'intimité des tissus ; elle se rencontre à l'état de cristaux microscopiques, d'une belle couleur rouge, sous forme de prismes obliques à base rhomboïdale. Ils ont été observés pour la première fois par Virchow (1847) qui leur a donné le nom d'hématoïdine. Ils seraient formés d'hématine ayant perdu en partie son fer.

Fonction respiratoire de l'hémoglobine. — Parler des fonctions de l'hémoglobine, c'est parler des fonctions des globules du sang ; en effet, nous allons examiner une série de propriétés qui sont les mêmes, soit qu'il s'agisse du sang (c'est-à-dire des globules rouges intacts et en suspension dans le plasma ou le sérum), soit qu'il s'agisse d'une solution chimiquement pure d'hémoglobine (hémoglobine cristallisée puis dissoute).

Fonctions du globule.

Affinité pour l'oxygène.

L'hémoglobine a la propriété de se combiner avec l'oxygène (*oxyhémoglobine*) ; 1 gramme d'hémoglobine, en solution dans l'eau, peut prendre environ $1^{cc},58$ d'oxygène, à la température de zéro, et à la pression de 760. Cette combinaison n'est pas très énergique, très stable, car elle est détruite par le vide ; l'oxyhémoglobine est alors dissociée, l'oxygène se dégage, et il reste de l'hémoglobine réduite. Or, le sang a de même la propriété de prendre l'oxygène, et de même par l'action du vide on produit le dégagement de l'oxygène du sang. Et il se trouve que la quantité d'oxygène qu'on peut ainsi extraire du sang artériel est sensiblement la même que celle qu'on fait dégager d'une solution contenant une proportion correspondante d'hémoglobine pure oxygénée. De là cette conclusion : la propriété qu'a le sang de passer de l'état veineux à l'état artériel, de se charger d'oxygène, il la doit à l'hémoglobine de ses globules rouges ; dans le sang veineux, cette hémoglobine est réduite ; elle passe à l'état d'oxyhémoglobine dans le sang artériel.

Pour comprendre la portée de ces faits il faut que nous rappelions en quelques mots ce que c'est que la respiration.

Oxygène et combustions respiratoires.

C'est à Lavoisier (1743-1794) que nous devons la première notion précise sur ce sujet, à savoir que la respiration est une combustion, c'est-à-dire que, en passant par le poumon, l'air perd de l'oxygène et gagne de l'acide carbonique, absolument comme l'air qui passe par un foyer en combustion et l'ali-

mente. Mais la question était de savoir où se passe exactement cette *combustion lente et obscure*, comme l'appelait Lavoisier par opposition à la combustion brillante du charbon. On pensa d'abord qu'elle avait lieu dans le poumon même.

Combustions qui se produisent dans tous les tissus.

Or il n'en est rien ; il a été démontré par un grand nombre de travaux (voir les *Traités de physiologie*) que les combustions respiratoires se font dans la profondeur de l'organisme, dans l'intimité des tissus ; Cl. Bernard notamment s'est attaché à montrer que le sang qui arrive au poumon est plus chaud que celui qui en revient, que par conséquent le sang se refroidit au niveau de la surface pulmonaire, au lieu de s'y réchauffer comme cela devrait être si le poumon était le siège des combustions qui emploient l'oxygène de l'air inspiré et rendent de l'acide carbonique dans l'air expiré. Le poumon est seulement un lieu d'échange, où le sang veineux dégage de l'acide carbonique et se transforme en sang artériel en se chargeant d'oxygène ; ce sang artériel porte alors l'oxygène dans les tissus, où, au niveau des capillaires sanguins, ont lieu les combustions.

Le sang artériel apporte l'oxygène aux tissus.

Quand fut bien démontré ce rôle de vecteur de l'oxygène qu'accomplit le sang artériel, on se demanda à quel état y était l'oxygène. Il pouvait être dissous dans le plasma ; mais on constata que le sang, dépouillé de ses globules, ne dissout que très peu d'oxygène ; il en absorbe au contraire beaucoup quand il est complet (plasma et globules) ; 100 centimètres cubes de sérum (plasma moins la fibrine qui ne joue évidemment aucun rôle et dont la présence entraverait l'expérience) contiennent à peine un centimètre cube d'oxygène, tandis que 100 centimètres cubes de sang laissent dégager de 12 à 20 centimètres cubes d'oxygène. Ce sont donc, dans le sang artériel, les globules mêmes, par leur hémoglobine, qui sont les vecteurs de l'oxygène ; l'oxygène du sang artériel est combiné avec l'hémoglobine, il est à l'état d'*oxyhémoglobine*.

Oxyhémoglobine.

Spectroscopie du sang et de l'hémoglobine. — Les notions précédentes sont confirmées dans leurs détails par l'*étude spectroscopique* du sang et de l'hémoglobine, étude que nous devons rapidement esquisser ici, puisque nous verrons que le spectroscope peut être appliqué à l'étude microscopique

des éléments du sang, et que, avec le micro-spectroscope on peut examiner le spectre d'un globule rouge.

Spectre et spectroscope.

On sait que la lumière blanche, traversant un prisme, se décompose en ses couleurs composantes (rouge, orangé, jaune, vert, bleu, indigo, violet) et que l'image ainsi obtenue porte le nom de *spectre*. On nomme *spectroscope* tout appareil qui permet d'interposer, sur le trajet de la lumière, avant son arrivée sur le prisme, des corps transparents divers, notamment des solutions colorées, afin d'examiner les modifications que ces substances produisent dans le spectre. On peut donc examiner au spectroscope soit du sang, soit une solution d'hémoglobine.

Spectres du sang. — Lorsqu'on observe au spectroscope une solution d'hémoglobine saturée d'oxygène (oxyhémoglobine,

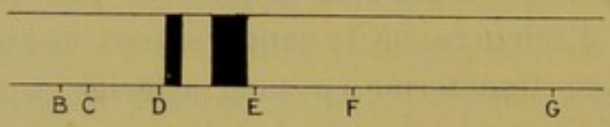


Fig. 277. — Spectre d'absorption de l'oxyhémoglobine.
B, C, D, etc., représentent la position des raies du spectre solaire.

nous renvoyons aux traités de chimie biologique pour les détails d'installation de l'expérience, titre de la solution, épaisseur de la couche placée sur le trajet des rayons lumineux), on constate la présence, dans le spectre, de deux bandes noires, dites *bandes d'absorption* (absorption, disparition de la lumière à leur niveau), qui sont dans la région jaune vert du spectre, entre les raies D et E de Fraunhofer (voir les traités de physique). Tel est le *spectre de l'hémoglobine oxygénée*. Si, dans cette solution d'oxyhémoglobine, on ajoute une substance avide d'oxygène, un agent réducteur (sulfate de protoxyde de fer, sulfhydrate d'ammoniaque, etc.) capable de dépouiller l'oxyhémoglobine de son oxygène, on voit aussitôt le spectre se modifier (fig. 278). Les deux bandes d'absorption ci-dessus indiquées (fig. 277) se rapprochent, se fusionnent, se condensent en une bande unique, large, comme le montre la figure 278; c'est la *bande de réduction de Stokes*, du nom de celui qui a le premier constaté ce phénomène (1864); c'est le *spectre de l'hémoglobine réduite*.

Spectre de l'oxyhémoglobine.

Spectre de l'hémoglobine réduite.

Or, le sang présente des spectres identiques. Le sang oxy-

géné, artériel, examiné au spectroscope, sous une mince couche, donne un spectre identique à celui de l'hémoglobine oxygénée (*spectre artériel*, fig. 277); le sang veineux ou artificiellement désoxygéné donne un spectre identique à celui de l'hémoglobine réduite (*spectre veineux*, fig. 278). C'est donc bien à l'hémoglobine de ses globules rouges que le sang doit la pro-

Spectres du sang artériel et du sang veineux.

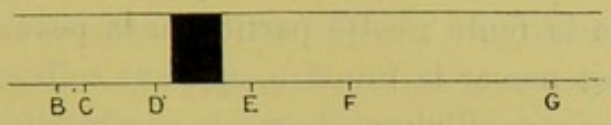


Fig. 278. — Spectre d'absorption de l'hémoglobine réduite (bande de réduction de Stokes).

priété de pouvoir fixer l'oxygène; c'est bien par l'oxydation ou la réduction de cette hémoglobine que le sang se présente soit à l'état artériel, soit à l'état veineux, et que dans un cas il est rouge, noir dans l'autre.

Quant à la manière dont il passe de l'état artériel à l'état veineux, il est facile de montrer que c'est parce que les éléments anatomiques, les tissus vivants réduisent son hémoglobine, car, pour passer du spectre artériel au spectre veineux, il suffit de placer dans le sang un petit morceau de muscle encore vivant, ou un peu de levure de bière; les éléments anatomiques ainsi mis en contact avec les globules, et respirant en enlevant l'oxygène à ceux-ci, font que peu à peu le spectre à deux bandes noires (fig. 277) est remplacé par la bande de réduction de Stokes (fig. 278).

Enfin il n'est pas douteux que la matière colorante des globules est en eux à l'état d'hémoglobine proprement dite, et

C'est bien l'hémoglobine qui donne ces propriétés au sang.

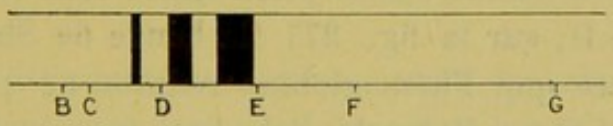


Fig. 279. — Spectre d'absorption des solutions alcalines de méthémoglobine.

non sous la forme de l'un quelconque des dérivés de l'hémoglobine ci-dessus énumérés, puisque le sang normal donne uniquement le spectre de l'hémoglobine et non les spectres bien différents de la méthémoglobine (fig. 279) ou de l'héma-

tine (fig. 280; remarquer que si la bande d'absorption est ici unique, elle est à cheval sur la raie D, et diffère ainsi de la bande de Stokes, fig. 278).

Spectroscopie sur le vivant. — Au lieu d'examiner le sang extrait de l'animal, on peut (expériences de Vierordt) placer devant la fente du spectroscope deux doigts de la main rapprochés l'un de l'autre de manière que leur ligne de contact corresponde à la fente : cette partie, où la peau, riche en capillaires, laisse passer la lumière, agit sur celle-ci par le sang contenu dans ces capillaires, et on a le spectre du sang artériel,

Observations sur les doigts de la main.

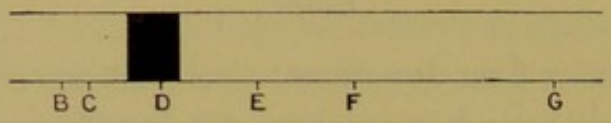


Fig. 280. — Spectre d'absorption des solutions alcalines d'hématine.

de l'hémoglobine oxygénée; mais si alors on entoure les deux doigts, à leur base, avec une bande de caoutchouc, de manière à y arrêter momentanément la circulation, on voit, en même temps que les doigts deviennent bleus (accumulation de sang veineux), le spectre de l'hémoglobine oxygénée disparaître et faire place à celui de l'hémoglobine réduite (raie de Stokes).

Spectroscope à vision directe.

Hénocque, en faisant usage d'un *spectroscope à vision directe*, dit *hématoscope*, a montré qu'on pouvait observer le spectre du sang en examinant la surface de l'ongle du pouce (riche réseau vasculaire sous-jacent à l'ongle), et que, en appliquant autour de la première phalange du pouce une forte ligature de caoutchouc, on voit disparaître ce spectre, d'abord par effacement de la bande d'absorption située dans le jaune, c'est-à-dire contre D, sur la fig. 277 (la bande de Stokes n'apparaît pas, parce que l'hémoglobine réduite ne présente pas, dans ces conditions, la bande d'absorption assez intense pour être perçue à travers l'ongle). Hénocque appelle *durée de la réduction* le temps qui s'écoule depuis l'application de la ligature jusqu'à la disparition de la bande située dans le jaune, et, comme ce temps correspond à celui employé par les tissus du doigt à désoxygéner le sang, c'est-à-dire mesure l'acti-

vité respiratoire de ces tissus, il a constaté que ce temps, qui est en moyenne de 55 à 65 secondes, varie selon les sujets et varie surtout sous l'influence de divers états pathologiques. Ce sont là des études du plus haut intérêt, au point de vue de la physiologie générale des tissus; nous ne pouvons malheureusement y insister ici, et nous avons hâte d'arriver à une question vraiment histologique, celle de la micro-spectroscopie[1].

Oculaire micro-spectroscopique.

Micro-spectroscopie. — On appelle micro-spectroscope un oculaire particulier, muni de prismes, et qui, substitué dans le microscope à l'oculaire ordinaire, donne une image du spectre, en décomposant la lumière transmise par l'objectif.

Si donc, sur la platine d'un microscope muni de son oculaire spectroscopique, on place une préparation fraîche de sang de grenouille par exemple, on aperçoit le spectre de l'hémoglobine oxygénée, c'est-à-dire du sang artériel (fig. 277); mais si la lamelle a été lutée sur les bords (avec une bordure de paraffine fondue), de façon à empêcher l'accès de l'air, on constate, au bout d'un certain nombre d'heures, que ce spectre est remplacé par celui de l'hémoglobine réduite (fig. 278). C'est que les globules rouges, éléments vivants, consomment pour leur propre compte une partie de l'oxygène qu'ils contiennent, consommation assez restreinte, car il faut de 24 à 48 heures pour que, dans l'expérience en question, apparaisse la bande de Stokes. Les globules rouges de la grenouille (animal à sang froid) restent donc longtemps vivants dans une préparation. Quand, dans ces conditions, est apparue la bande de réduction, il suffit d'enlever la bordure de la lamelle, de soulever celle-ci et de permettre le contact de l'air avec la préparation pour faire aussitôt réapparaître le spectre de l'hémoglobine oxygénée.

Spectroscopie du sang en circulation.

Au lieu d'examiner au micro-spectroscope une préparation de sang, on peut faire porter l'observation sur le mésentère de la grenouille, disposé comme pour l'étude de la circulation sur le vivant (p. 605). Cette observation est alors singulièrement

1. Hénocque, *Étude spectroscopique du sang à la surface sous-unguéale du pouce* (Soc. de biologie, 1884). — *L'hématoscopie, méthode nouvelle d'analyse du sang basée sur l'emploi du spectroscope* (Compt. rend. Acad. des sciences, 1886).

instructive. En effet, on peut d'abord, avec un oculaire ordinaire, disposer les choses de manière à n'avoir dans le champ du microscope qu'une petite artériole (courant sanguin centrifuge); substituant alors l'oculaire spectroscopique, on voit le spectre de l'hémoglobine oxygénée, du sang artériel. Ensuite, opérant de façon à n'avoir dans le champ qu'une veinule, on obtient le spectre du sang veineux, de l'hémoglobine réduite. Enfin si l'on regarde un réseau capillaire, on a un spectre mixte, où la bande de Stokes se substitue ou mieux se mêle, par intermittences parfois, et d'une manière variable, selon la rapidité de la circulation, aux deux bandes de l'hémoglobine oxygénée; on assiste donc ainsi, au niveau des capillaires, au travail de réduction, à l'acte intime de respiration des tissus ambiants dans le sang des capillaires.

On peut aussi, avec un seul globule rouge de la grenouille dans le champ du microscope, obtenir assez nettement le spectre de ce globule.

Démonstration du rôle des globules rouges.

Toutes ces expériences microscopiques montrent donc que le rôle de vecteur de l'oxygène assigné aux globules rouges par les physiologistes, à l'aide d'expériences faites sur le sang en masse, que ce rôle, disons-nous, peut être contrôlé par l'observation directe de l'élément anatomique lui-même, ainsi qu'il est du ressort de l'histologie de le faire.

Diverses affinités de l'hémoglobine et des globules rouges. — Si brièvement que nous devions le faire, nous ne saurions nous dispenser de dire ici quelques mots de l'affinité que possède l'hémoglobine et par suite le globule rouge pour d'autres gaz que l'oxygène.

Affinité pour l'oxyde de carbone.

L'hémoglobine, comme l'a découvert Claude Bernard en 1855, se combine avec l'*oxyde de carbone;* son affinité pour ce gaz est même plus grande que son affinité pour l'oxygène. Cent grammes d'hémoglobine fixent de 159 à 175 cc. d'oxyde de carbone. L'*hémoglobine oxycarbonée*, ainsi produite, est plus stable que l'oxyhémoglobine, c'est-à-dire se laisse moins facilement dissocier. Ce que nous venons de dire de l'hémoglobine en solution s'applique exactement de même aux globules rouges, dans le sang en circulation. Il en résulte que si le milieu

ambiant contient de l'oxyde de carbone, ce gaz, arrivant au contact du sang dans le poumon, prendra la place de l'oxygène dans les globules du sang. Le sang artériel sera alors rouge, mais d'un rouge groseille particulier, et il conservera cette couleur en traversant les capillaires, car les éléments des tissus n'ont que faire de l'oxyde de carbone de ce sang, et du reste, cet oxyde de carbone est trop énergiquement fixé sur les globules pour que rien puisse l'en chasser; le sang est donc alors dans les veines semblable à ce qu'il était dans les artères.

Spectroscopie du sang oxycarboné.

L'examen spectroscopique confirme ces faits et permet de caractériser nettement le sang oxycarboné. Son spectre est presque identique à celui de l'hémoglobine oxygénée; mais ce qui est caractéristique, c'est que ce spectre n'est modifié en rien par l'addition d'un agent réducteur; on ne peut faire apparaître la raie de réduction de Stokes.

Mécanisme de la mort par l'oxyde de carbone.

On conçoit donc par quel mécanisme la respiration d'oxyde de carbone produit la mort. Ce gaz prenant la place de l'oxygène, celui-ci ne peut plus arriver aux tissus, et la mort arrive par manque d'oxygène. Dans les rouages multiples de la vie de l'organisme, rouages dont chacun est représenté par un élément anatomique particulier, un seul, celui représenté par les hématies, est supprimé alors comme fonctionnement, et il s'ensuit l'arrêt de tout le mécanisme de la vie.

Les poisons et les éléments anatomiques.

L'étude de la mort par l'oxyde de carbone est donc un des exemples les plus frappants de cette grande loi formulée par Cl. Bernard, à savoir que les poisons n'agissent pas directement sur l'ensemble de l'organisme, mais que tel poison porte son action sur tel élément anatomique, tel autre sur un autre élément, et que c'est la mort de cet élément qui amène consécutivement celle de l'ensemble. Le globule du sang chargé d'oxyde de carbone peut être considéré comme mort, puisqu'il ne fonctionne plus. Le remède le plus rationnel de cet empoisonnement est la transfusion du sang, c'est-à-dire, après saignée pour enlever les globules devenus inutiles, l'injection dans les vaisseaux d'un sang normal, de globules normaux empruntés à un organisme semblable. On dit d'ordinaire que l'oxyde de carbone est un *poison du sang;* ce n'est pas assez

préciser; c'est *poison du globule rouge* qu'il faut dire. On voit donc bien que, à propos de la physiologie de l'hématie, nous ne pouvions négliger de parler de l'affinité de l'hémoglobine pour l'oxyde de carbone.

Autres affinités de l'hémoglobine.

Nous serons bref au sujet de son affinité pour le *bioxyde d'azote* et pour l'*acide cyanhydrique*. L'hémoglobine se combine fortement, plus fortement encore qu'avec l'oxyde de carbone, avec ces deux gaz. L'hémoglobine oxyazotique et l'hémoglobine cyanhydrique est très stable; toutes deux donnent un spectre très analogue à celui de l'oxyhémoglobine, et ici encore, ce qui est caractéristique, c'est que les agents réducteurs ne font pas apparaître la large raie unique de Stokes.

Hémoglobine des muscles; hémocyanine, etc. — Connaissant les fonctions de l'hémoglobine, nous pouvons maintenant mieux comprendre le rôle qu'elle joue dans les muscles, car nous avons vu (p. 561) que les fibres musculaires striées sont colorées par de l'hémoglobine qui leur appartient en propre, indépendamment de celle qui circule avec le sang dans leurs capillaires. Cette hémoglobine constitue, pour l'élément musculaire, un réceptacle où s'emmagasine une provision d'oxygène, utilisé au moment même de la contraction, et la présence de cet oxygène dans l'intérieur même de la fibre striée est une nouvelle condition favorable à la production de la contraction brusque et rapide qui caractérise ce muscle (p. 558 et 562). Quand on examine au micro-spectroscope un fragment de muscle tout frais et coloré en rouge, on constate le spectre de l'hémoglobine oxygénée; puis, si la préparation est conservée, et qu'on l'examine au spectroscope lorsque le tissu musculaire est devenu verdâtre, comme il a été dit précédemment (p. 562), alors c'est le spectre de l'hémoglobine réduite, la raie de Stokes qu'on constate.

L'hémoglobine musculaire emmagasine l'oxygène.

Le stroma des globules rouges n'est donc pas seul à être imprégné d'hémoglobine, puisque la substance des fibres musculaires striées en contient aussi. Mais ce n'est pas tout. Il est un grand nombre d'invertébrés dont le sang, qui ne possède pas de globules rouges (p. 610), est cependant teinté en rouge par de l'hémoglobine dissoute; tels divers insectes (le ver de vase,

chironomus), des crustacés, et de très nombreux annélides.

L'hémoglobine est, chez ces animaux, à l'état diffus dans la lymphe, qui alors mérite bien le nom d'*hémolymphe*.

Hémoglobine diffuse (*Hémolymphe*).

Mais l'étude de cette hémolymphe, chez les mollusques céphalopodes, nous réservait la connaissance d'un fait plus singulier encore, et d'une haute signification en physiologie générale. L'hémoglobine est avide d'oxygène, et on admet généralement que cette affinité est due à la présence du fer dans sa composition (p. 266). On pouvait donc se demander, *a priori*, si, parmi les organismes si variés du règne animal, il n'en serait pas qui posséderaient une substance analogue à l'hémoglobine, remplissant les mêmes fonctions, mais dans laquelle le fer serait remplacé par un autre métal. C'est ce qui a été démontré pour le poulpe et pour quelques autres céphalopodes. L'hémolymphe de ce mollusque contient, à l'état dissous, une substance qui bleuit à l'air; cette substance, dite *hémocyanine*, se présente à deux états, celui d'oxyhémocyanine et celui d'hémocyanine réduite; toutes ses propriétés, tous ses caractères (spectre de l'hémocyanine oxygénée et de l'hémocyanine réduite) sont calqués pour ainsi dire sur ceux de l'hémoglobine, et les recherches de Fredericq (de Gand) ont montré qu'elle est le véhicule de l'oxygène, comme l'hémoglobine des vertébrés. Or, cette hémocyanine ne renferme pas de fer, mais du cuivre.

Hémocyanine ou hémoglobine à base de cuivre.

Valeur quantitative et qualitative des globules rouges. — Nous venons de voir que les globules rouges sont les éléments anatomiques vecteurs de l'oxygène; plus un animal sera riche en globules, plus il aura une respiration active; on a donc pensé à évaluer cette richesse, c'est-à-dire à faire la *numération* des hématies; mais connaître leur nombre ne suffit pas, puisque ces globules peuvent ne pas avoir, d'un sujet à l'autre, la même *valeur*, ne pas être également riches en hémoglobine; il a donc fallu apprécier leur teneur en hémoglobine. Nous avons ainsi à déterminer, d'une part, la richesse d'un sang en globules (*numération des globules*) et la richesse des globules en hémoglobine (*colorimétrie du sang*).

L'activité de la respiration (de la vie) est en raison du *nombre* et de la *valeur* des globules.

Numération des globules. — C'est Vierordt qui, en 1852, eut l'idée d'apprécier la richesse d'un sang en comptant ses

Tentative primitive de Vierordt.

globules; à cet effet, il aspirait dans un tube capillaire une petite quantité de sang, dont il appréciait le volume en mesurant au microscope la hauteur et le diamètre de la colonne sanguine dans le tube capillaire; il diluait cette petite masse dans une quantité donnée de sérum pur, étendait le tout sur une lame porte-objet en lignes étroites et régulières, en effectuait une rapide dessiccation (qui fixe les globules), et enfin comptait patiemment, au microscope, les globules présents dans chaque ligne. Ce procédé, extrêmement long et laborieux, n'avait rien de pratique, et ne reçut pas d'utiles applications. Diverses autres tentatives n'eurent pas plus de succès. En 1855, Cramer imagina de compter les globules non plus par surfaces, mais par volumes, dans de petits espaces microscopiques dont les dimensions pourraient être très facilement déterminées. C'est en partant de cette méthode que Potain et Malassez (1872), puis Hayem et Nachet (1875), nous ont donné les procédés qui sont aujourd'hui employés[1]. Ces procédés reposent tous sur les mêmes principes : diluer le sang dans un liquide qui n'altère pas les globules, et déterminer exactement le titre de cette dilution; avoir un espace d'un calibre

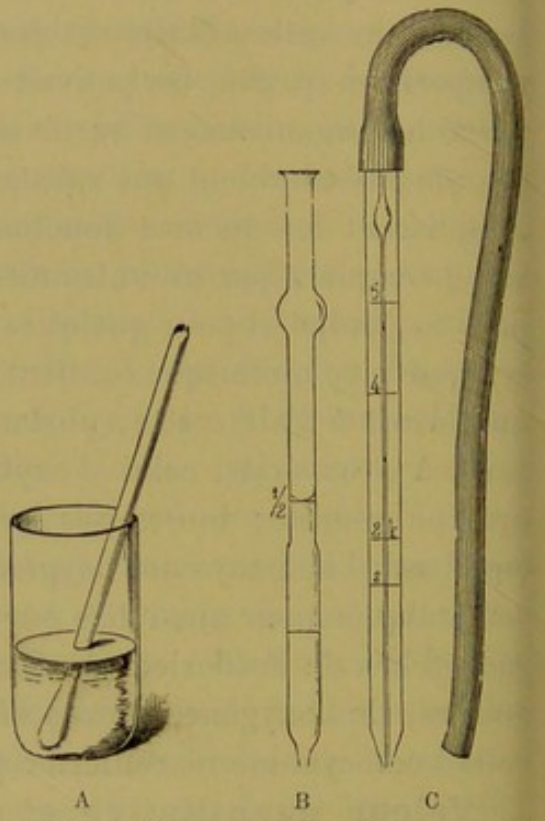


Fig. 281. — Éprouvette (A), pipette pour le sérum (B), et pipette pour le sang (C) (Hayem, *Du sang*).

Procédés actuels.

Principes du procédé.

1. Malassez, *Sur la numération des globules rouges du sang.* Thèse de doctorat, Paris, 1873. — *Nouvelle méthode de numération des globules rouges et des globules blancs du sang* (Arch. de physiol., 1874). — Hayem, *Sur un nouveau procédé pour compter les globules du sang* (Compt. rend. Acad. des Sciences, avril 1875). — *Du sang et de ses altérations anatomiques*, Paris, 1889.

régulier et connu, qu'on remplit de ce sang dilué, et compter les globules sur une étendue bien déterminée de cet espace ; on obtient ainsi la quantité de globules dans l'unité de volume de la dilution; puis, en multipliant par le titre de la dilution, on a la quantité de globules dans l'unité de volume du sang. Comme application particulière de cette méthode générale, nous décrirons ici le *procédé de Hayem*.

Opérations préparatoires : *dilution du sang*.

La première opération, *dilution du sang*, se fait en employant comme liquide additionnel soit de l'eau salée additionnée de sulfate de soude (1 gramme de chlorure de sodium et 5 grammes de sulfate de soude pour 200 d'eau), soit mieux encore le liquide amniotique du mouton (on le recueille dans les abat-

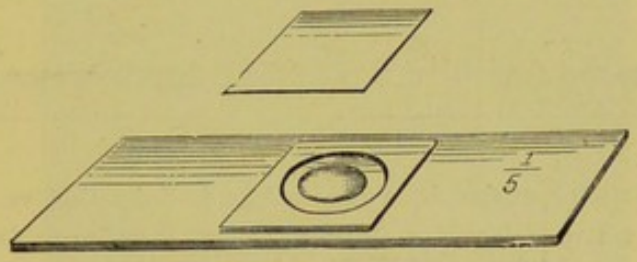


Fig. 282. — Cellule de l'hématimètre de Hayem.

toirs et le conserve par addition de 6 p. 100 d'eau oxygénée). Le sang est recueilli avec la pipette C (fig. 281), grâce à la graduation de laquelle on peut recueillir exactement 2 millimètres cubes; d'autre part, on a d'avance, avec la pipette B (fig. 281), déposé 500 millimètres cubes de sérum ou liquide diluant dans une éprouvette (A fig. 281). Il suffit de souffler dans le tube en caoutchouc de la pipette C pour faire tomber le sang dans l'éprouvette, dans le sérum, et, en aspirant deux ou trois fois de suite un peu de ce sérum, qu'on repousse aussitôt, on vide exactement la pipette de tout le sang qu'elle a contenu. On introduit alors dans la petite éprouvette, un agitateur en palette (fig. 281), qu'on agite pour avoir un mélange exact. D'après les chiffres sus-indiqués, le titre de ce mélange est 1/250, c'est-à-dire que, quand on aura déterminé le nombre de globules que renferme l'unité de volume de ce mélange, il faudra multiplier ce nombre par 250 pour avoir celui des globules dans l'unité de volume de sang.

Numération.

Pour la seconde opération, c'est-à-dire la *numération* proprement dite, on place une goutte de ce mélange dans une *cellule de verre* très exactement calibrée, c'est-à-dire dans un petit appareil formé par une lamelle de verre mince, perforée en son centre d'un orifice circulaire (peu importe son diamètre exact), et collée sur une lame porte-objet parfaitement plane (fig. 282 et 283); l'essentiel est que cette lamelle de verre perforée (B, fig. 283) a exactement un cinquième de millimètre d'épaisseur, de sorte que, la goutte de sang étant déposée dans cette cupule, puis recouverte d'une lamelle très plane, on obtient ainsi une lame de liquide à surfaces bien parallèles et ayant une épaisseur d'un cinquième de millimètre (*a*, fig. 283).

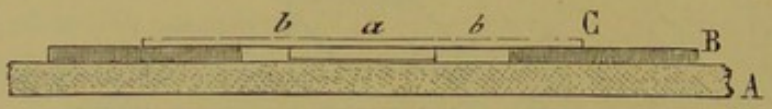


Fig. 283. — Coupe schématique de la cellule de l'hématimètre de Hayem.

B. Lame perforée à surface dépolie. — C. Lamelle plane. — *a*. Couche de sang dilué. — *b*. Anneau d'air autour du mélange sanguin.

On examine cette préparation avec un microscope dans l'oculaire duquel est une glace (micromètre oculaire) sur laquelle est gravé un carré, et on dispose le tube rentrant du microscope, en l'enfonçant plus ou moins, de façon que le côté de ce carré ait, avec l'objectif employé, une valeur de un cinquième de millimètre, c'est-à-dire coïncide, par projection sur la préparation, à une longueur exactement d'un cinquième de millimètre (le dispositif ayant été réalisé, on marque une fois pour toutes, par un trait sur le tube, le niveau qui donne cette valeur). On a donc ainsi, dans le champ du microscope, dans la cellule pleine de sang dilué, un cube d'un cinquième de millimètre de côté. Au bout de quelques minutes, tous les globules étant tombés par leur propre poids au fond de la cellule, il est facile de compter ceux qui se voient dans l'étendue du carré (celui-ci est même subdivisé en carrés plus petits pour faciliter la numération, fig. 284), c'est-à-dire en définitive ceux qui sont dans un cube d'un cinquième de millimètre de côté. Ce nombre obtenu, il suffit de le multiplier par 125 pour obtenir ce que

Opérations arithmétiques.

renferme, en globules, 1 millimètre cube du mélange, puis de multiplier par le titre du mélange (par 250, ci-dessus) pour connaître le nombre des globules dans un millimètre cube du sang sur lequel on a opéré.

Résultats de ces numérations chez les mammifères.

Nous avons déjà donné (p. 613 et 617) quelques résultats de ces numérations relativement au sang de divers vertébrés. Nous les compléterons ici par quelques indications relatives aux mammifères, d'après les tableaux donnés par Hayem. Le nombre des hématies est chez les singes de 4 à 6 millions

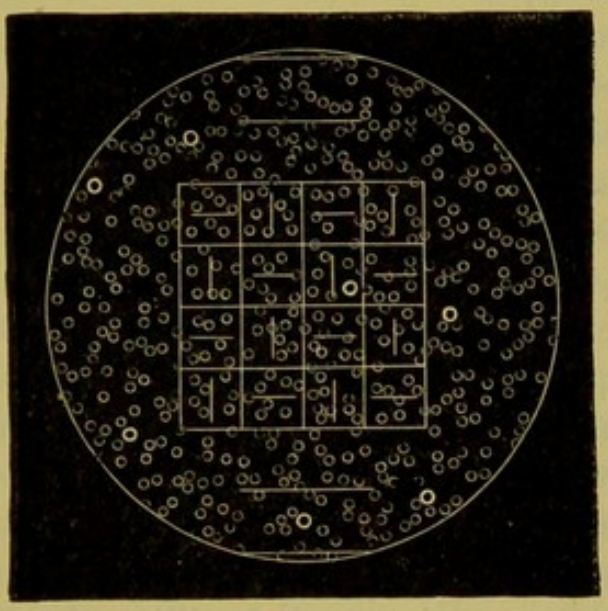


Fig. 284. — Examen du contenu de la cellule de l'hématimètre (fig, 283) : petits carrés dans lesquels on fait la numération des globules (Hayem).

par millimètre cube, de 6650000 chez le chien, de 9900000 chez le chat, de 5859000 chez le cochon d'Inde, de 7403000 chez le cheval, de 8 712 000 chez le bœuf; mais nous arrivons à des nombres très considérables avec la chèvre (19000000) et avec les caméliens (chameau, 10930000; lama, 13186000). Pour ce qui est de l'homme, le plus intéressant est de rechercher les variations de ce nombre selon diverses conditions physiologiques.

Causes d'erreurs : état de concentration du sang

Mais auparavant il faut signaler les nombreuses causes d'erreur qui peuvent entacher les recherches de ce genre. La numération des globules dans un millimètre cube de sang peut donner des résultats différents chez un même sujet, à un même

moment, selon le vaisseau dans lequel est pris le sang; c'est qu'en effet ce résultat dépend de l'état de concentration du sang. Supposons que le sang, en traversant un organe, perde beaucoup d'eau ; il sera plus concentré à sa sortie de cet organe qu'à son entrée; le plus grand nombre de globules qu'on trouvera alors dans l'unité de volume du sang qui vient de traverser l'organe, comparativement au sang pris avant son arrivée dans l'organe, cette augmentation, disons-nous, ne signifiera pas que le sang se soit enrichi en globules, mais seulement qu'il s'est appauvri en eau, qu'il s'est concentré.

Sang veineux et sang artériel.

C'est pourquoi on trouve, en général, plus de globules dans le sang veineux que dans le sang artériel; la différence est surtout sensible pour les veines superficielles, celles qui ramènent le sang de la peau où l'exhalation cutanée concentre le sang; elle sera en sens inverse dans le sang qui revient d'un organe où de l'eau a été absorbée, par exemple, dans le sang de la veine porte, après ingestion de boissons. Pour le cas du sang qui revient d'une surface cutanée, on peut expérimentalement amener une forte augmentation du nombre des globules en réalisant les conditions qui augmentent l'exhalation par la peau; telle est l'expérience de Malassez, montrant que si l'on rase une oreille à un lapin, le sang qui revient de cette oreille peut contenir près de 6 millions de globules (exactement 5700000) par millimètre cube, alors que le sang veineux de l'autre oreille, non rasée, n'en contient que 5300000. Or, si l'on place l'oreille rasée dans l'eau, au bout d'un quart d'heure les proportions deviennent inverses ; le sang venant de l'oreille normale continue à donner le nombre de 5300000, alors que celui de l'oreille rasée et baignée donne seulement 5000000; c'est que, dans cette seconde phase de l'expérience, la dilution du sang a remplacé sa concentration.

Influence de l'état des nerfs vaso-moteurs.

L'état de vaso-constriction ou de vaso-dilatation d'une partie, selon le mode d'activité de ses vaso-moteurs, produira également dans le nombre des globules des différences qu'on explique, comme l'a montré Tarchanoff, par les conditions qui amènent une plus ou moins grande condensation du sang. Quand on coupe, selon l'expérience de Cl. Bernard, le sympa-

thique cervical à un lapin, on constate une diminution du nombre des globules dans le sang qui revient de l'oreille correspondante. C'est que dans cette oreille les vaisseaux sont dilatés (vaso-dilatation paralytique); le sang y coule donc bien plus rapide et plus abondant sans qu'il s'en évapore davantage, puisque la surface d'évaporation n'a pas changé; ce sang veineux est donc moins concentré par évaporation que celui de l'oreille saine, et, par suite, les globules y sont moins nombreux que dans le sang veineux de celle-ci; il y a diminution relative des globules. Ces faits suffisent pour montrer quelle réserve il faut apporter dans l'interprétation des résultats fournis par la numération, et quels soins il faut avoir pour faire ces numérations dans des *conditions identiques*, en empruntant toujours le sang dans la même région (pulpe du doigt par exemple), si on veut avoir des résultats comparatifs.

Résultats chez l'homme.

En opérant dans ces conditions de précision, on a pu constater quelques différences relatives au sexe, à l'âge, à la race; les globules sont moins nombreux chez la femme (4 900 000) que chez l'homme (5 200 000); chez le jeune enfant, le nourrisson, la moyenne est de 4 000 000 (mais il y a beaucoup d'hématoblastes, voir ci-après); chez le vieillard on a trouvé la moyenne de 4 200 000; la race jaune (4 300 000) serait moins riche que les races noire et blanche. Mais ce sont surtout les divers états pathologiques qui donnent des chiffres significatifs: dans l'anémie ce chiffre peut tomber à 600 000, à 500 000, et on cite même un cas de 143 000; il s'agit d'affections caractérisées par la destruction et la non-reproduction des globules. Par contre, dans la période algide du choléra, on a vu ce chiffre monter à 6 et même 7 millions; ici évidemment il ne s'agit pas d'une rapide production de globules, d'un enrichissement réel du sang en hématies, mais seulement d'une concentration du sang par perte d'eau, et on sait en effet que le sang du cholérique devient très épais par suite des abondantes évacuations aqueuses de l'intestin.

Valeur variable des globules.

Colorimétrie des globules. — Pour apprécier la valeur du sang, il ne suffit pas de faire la numération des globules, de déterminer leur *valeur numérique;* il faut encore apprécier

leur *qualité*, leur *valeur hémoglobique*. En effet, selon une heureuse expression de Malassez, on peut dire que les globules du sang sont la *monnaie respiratoire;* or, si la richesse dépend du nombre de pièces de monnaie, elle dépend aussi de la valeur de ces pièces; et, pour le globule sanguin, la valeur est en raison de sa teneur en hémoglobine. Malassez a rapporté le cas de deux sujets présentant les mêmes symptômes de l'anémie; tous deux avaient un sang pâle; chez l'un, le sang était même plus pâle, et cependant la numération montrait chez lui un nombre plus considérable de globules que chez l'autre. Évidemment c'est que ces globules, plus nombreux, étaient d'une valeur colorante moindre. Il faut donc apprécier la teneur des globules en hémoglobine.

Cette valeur s'apprécie par colorimétrie (*Hématochromométrie*).

A cet égard, l'analyse chimique, le dosage direct de l'hémoglobine dans une quantité donnée de sang, serait le procédé le plus sûr, le plus scientifique. Il peut être appliqué sur les sujets sains, mais il demande l'extraction d'une quantité notable de sang; il n'est pas réalisable sur les malades déjà trop appauvris en substance sanguine. On a donc mis en usage des procédés permettant d'opérer avec une seule petite goutte de sang, comme pour la numération, et à la rigueur avec la même goutte de sang qui sert à la numération. Les procédés de Malassez et de Hayem sont aujourd'hui classiques; nous donnerons ici quelques rapides indications sur le procédé d'*hématochromométrie* de Hayem.

Procédé de Hayem : établissement d'une échelle de graduations.

Pour exécuter ce dosage Hayem se sert d'un petit appareil chromométrique qui consiste en une *double cellule de verre* (fig. 285) et en une *échelle de teintes colorées*.

La double cellule est formée par deux anneaux de verre de même diamètre, collés côte à côte sur une lame porte-objet, et formant ainsi deux petits réservoirs ayant chacun une capacité de 500 centimètres cubes (fig. 285).

Pour obtenir une échelle de teintes colorées, on prend comme étalon un sang humain parfaitement normal, et contenant 5 millions d'hématies par millimètre cube. Supposons (nous choisissons des exemples très simplifiés, ayant pour but de donner seulement une idée de la méthode) que de ce sang

normal on prenne 4 millimètres cubes et qu'on les mélange à 500 centimètres cubes d'eau distillée dans l'une des cellules de verre de l'appareil fig. 285; on obtiendra une teinte que, avec des couleurs à l'aquarelle,on imitera sur une rondelle de papier; cette rondelle, dite teinte n° 1, sera conservée comme étalon colorimétrique d'un sang riche de 5 millions d'hématies par millimètre cube. On fera alors la même opération non plus avec 4 millimètres cubes, mais avec seulement 2 millimètres cubes du sang normal, ce qui donnera le même résultat que si on avait employé un sang moitié moins riche en globules; la teinte obtenue sera imitée sur une rondelle de papier, qui,sous le titre teinte n° 2, sera conservée comme étalon colorimétrique d'un sang riche de 2500000 hématies par millimètre

Fig. 285. — Appareil chromométrique (double cellule de verre) pour le dosage de l'hémoglobine, ou *colorimétrie* du sang (Hayem).

cube. En faisant une troisième fois ces opérations avec seulement un millimètre cube du sang normal, on aura une nouvelle rondelle ou teinte n° 3, étalon d'un sang ne renfermant que 1250000 hématies par millimètre cube.

Applications et emploi de l'échelle de teintes.

Soit maintenant un sang dont il faut évaluer la valeur hémoglobique. On en prend 4 millimètres cubes qu'on mélange à 500 centimètres cubes d'eau distillée dans l'une des cellules de verre de l'appareil; sous l'autre cellule de verre, pleine d'eau distillée pure, sans aucune addition, on place l'une des teintes de l'échelle, et on cherche si elle est semblable à celle de la préparation de sang qui occupe la cellule voisine; si on ne trouve pas de concordance entre les deux teintes (celle de la préparation de sang et celle de l'échelle) on fait l'épreuve avec une autre teinte de l'échelle. Dans l'appareil de Hayem ces teintes sont nombreuses; mais pour simplifier nous n'en avons ci-dessus indiqué que trois, qui sont entre elles dans des rapports choisis également très simples. Supposons donc que, dans ces essais des teintes de l'échelle, on trouve que c'est la teinte

n° 2 qui concorde avec le sang examiné ; nous en conclurons que ce sang a une valeur hémoglobique moitié moindre que celle du sang normal, puisqu'il en faut 4 millimètres cubes pour produire une teinte semblable à celle qui est produite par 2 millimètres cubes de l'autre.

Évaluation de la valeur d'*un globule.*

Maintenant faisons la numération des globules dans ce sang dont nous venons d'évaluer la valeur hémoglobique. Supposons que nous trouvions en lui 5 millions d'hématies par millimètre cube. Voilà donc un sang qui a le nombre normal d'hématies, et qui cependant, comme valeur hémoglobique, correspond non au sang normal typique, mais à un sang qui n'aurait que 2500 000 globules par millimètre cube (teinte n° 2, ci-dessus) ; il est donc évident que chacun de ses globules vaut moitié moins qu'un globule normal. Nous avons ici schématisé cet exemple, en prenant des chiffres simples ; mais il suffira pour donner une idée de ce qu'est l'hématochromométrie, et pour faire voir qu'il ne suffit pas de compter les globules, mais qu'il faut encore rechercher leur valeur hémoglobique en déterminant le pouvoir colorant du sang.

Nous résumerons cette étude du globule rouge en faisant remarquer que, en rapprochant les faits exposés tout au début (quantité de sang dans l'organisme) de ceux que nous venons de voir successivement (nombre et valeur des globules), il est facile de concevoir que la pauvreté d'un organisme en substance sanguine peut tenir à des causes bien différentes : un sujet qui vient de subir une forte hémorragie a été ainsi privé d'une grande quantité de sang ; c'est à cet état qu'on pourrait réserver le nom d'*anhémie ;* mais un sujet pourra posséder en ses vaisseaux la quantité normale de sang, mais d'un sang pauvre en globules ; son état serait alors caractérisé par le terme d'*anhématie ;* enfin il pourrait avoir la quantité normale de sang, et d'un sang ayant la richesse normale en globules, mais en globules d'une valeur hémoglobique inférieur à la normale ; on dirait alors qu'il y a *anhématochromie.*

Valeur des termes : *anhémie, anhématie, anhématochromie.*

CHAPITRE XXXI

GLOBULES BLANCS ET HÉMATOBLASTES. — PLASMA ET SÉRUM DU SANG

1° GLOBULES BLANCS (LEUCOCYTES)

Observation des leucocytes dans le sang en circulation.

Dans une préparation de sang de mammifère on trouve, semées au milieu des hématies, des cellules globuleuses, incolores, à reflet grisâtre ou argentin ; ce sont les *globules blancs* ou *leucocytes ;* ils sont beaucoup moins nombreux que les globules rouges (voir ci-après : *numération des globules blancs*). En examinant, comme il a été dit précédemment (p. 605), la circulation dans les petits vaisseaux du mésentère de la grenouille, on y distingue également les globules blancs mêlés aux hématies. Ces globules, lorsqu'ils sont dans les parties centrales du vaisseau, en plein courant, sont sphériques ; mais s'ils se trouvent portés au contact de la paroi vasculaire, il est fréquent de les voir s'arrêter, c'est-à-dire, puisqu'ils sont amiboïdes (p. 35), se fixer contre cette paroi par un prolongement pseudopodique. Ainsi attachés, ils résistent plus ou moins au courant sanguin, qui les étire, les déforme, et finalement les détache, si la circulation est très active ; si la circulation se ralentit, les globules blancs s'accumulent en abondance contre la paroi du vaisseau.

Types multiples des leucocytes chez un même animal.

Nous étudierons les globules blancs du sang de la grenouille, puis ceux du sang humain. Mais nous devons dire tout d'abord que ces leucocytes, dans l'un comme dans l'autre sang, présentent des types très divers : on en distingue plusieurs variétés ; cependant il est une variété qui est de beaucoup la plus nombreuse, la plus caractéristique (*leucocytes polynucléaires*) ; c'est elle que nous prendrons uniquement comme type dans ces premières descriptions ; ultérieurement nous passerons en revue les autres formes.

Les globules blancs n'existent pas seulement dans le sang,

Identité des leucocytes dans le sang et dans la lymphe.

mais encore dans la lymphe, dont ils sont les seuls éléments anatomiques; c'est pourquoi on les a aussi nommés *globules lymphatiques*. Tout ce que nous dirons ici des globules blancs du sang s'applique également aux globules blancs de la lymphe. Ils ont été étudiés pour la première fois par l'anatomiste anglais Hewson (1770), puis par Muller (1834), et par Donné (1844).

Globules blancs du sang de la grenouille. — Dans une goutte de sang examinée aussitôt après son extraction, ils se présentent (*n*, fig. 273) sous la forme de sphères d'un diamètre de 14 μ; ils sont donc moins volumineux, chez le batracien, que les hématies, lesquelles mesurent 22 μ (p. 617); leur aspect est légèrement granuleux, leur contour peu régulier. Quand on fait la préparation en chambre humide, de manière à pouvoir les observer vivants un certain temps, on les voit bientôt présenter des déformations, des prolongements (*m*, fig. 273) et

Amiboïsme.

enfin des mouvements amiboïdes; nous avons déjà décrit ces phénomènes, ainsi que la manière dont ces éléments englobent les particules (grains de carmin, débris cellulaires ou quelconques) placés dans leur voisinage (*phagocytose*, p. 42). Nous avons vu également qu'ils se dirigent de préférence sur les bords de la préparation, c'est-à-dire dans les régions où ils peuvent trouver de l'oxygène, après avoir épuisé celui des régions centrales (p. 36). En chauffant légèrement la préparation, on active ces mouvements, mais vers 40 degrés on les

Mort du leucocyte, et apparition de son *noyau*.

arrête, les pseudopodes se rétractent, le leucocyte redevient sphérique, et on reconnaît qu'il est mort, car des gouttes ou exsudations sarcodiques ne tardent pas à paraître à sa surface (p. 40). Dès ce moment, le protoplasma du globule blanc devient plus transparent et laisse voir le noyau situé dans son intérieur (*k*, fig. 273); ce noyau peut être aussi vu sur le leucocyte vivant quand celui-ci, dans ses mouvements amiboïdes, s'aplatit, s'étale en couche large et très mince de protoplasma. Ce noyau est irrégulier, bosselé, lobulé, parfois divisé en portions en apparence plus ou moins distinctes; nous reviendrons sur ses dispositions dans l'étude d'ensemble de la constitution des leucocytes (fig. 286; et *n*, *k*, fig. 273, p. 617).

Dans le sang en circulation (observation du mésentère), les leucocytes ne présentent pas d'amiboïsme, à moins que, comme il a été dit plus haut (p. 647), ils ne se trouvent amenés au contact de la paroi vasculaire, et que la circulation se ralentisse; ils émettent alors des pseudopodes, et c'est par ceux-ci qu'ils parviennent à s'insinuer à travers les éléments de la paroi du vaisseau, à perforer celle-ci, et à sortir par *diapédèse* (ci-après, chapitre XXXII).

Globules blancs du sang des mammifères. — Les globules blancs du sang de l'homme sont des sphères ayant en moyenne 9 μ de diamètre (fig. 271, en *L*, *l* et *p*); ils sont donc plus grands que les globules rouges, et il en est ainsi chez tous les mammifères, à l'inverse de ce que nous avons vu chez les batraciens. Pour les observer à l'état vivant, il faut que la préparation réalise à la fois les dispositifs dits chambre humide et chambre chaude (p. 35), car ces éléments n'entrent en amiboïsme qu'à une température voisine de celle de l'animal à sang chaud; c'est vers 36 degrés que ces mouvements sont le plus actifs; à 40 degrés, le leucocyte redevient sphérique, meurt, et son noyau, peu visible auparavant, apparaît avec netteté. Chez les animaux, cette étude peut se faire soit sur une goutte de sang, soit sur une goutte de lymphe extraite, par vivisection, du canal thoracique; chez l'homme, elle ne peut être faite que sur une goutte de sang, puisqu'il n'y a pas de vaisseaux lymphatiques accessibles; mais le sang des malades leucémiques est très favorable à cet égard, vu le grand nombre de leucocytes qu'il renferme. Dans ces conditions, l'observation peut se prolonger pendant deux ou trois heures; en général au bout de ce temps, les leucocytes deviennent immobiles et meurent. Du reste, les phénomènes qu'on constate dans ce laps de temps, sont identiques à ceux qu'on observe sur les leucocytes des batraciens (besoin d'oxygène, phagocytose, etc.).

Observation en chambre chaude.

Les globules blancs sont, comme les globules rouges, plus lourds que le plasma du sang; ils tombent donc avec ceux-ci et se déposent, si la coagulation est retardée; mais comme ils sont cependant un peu moins lourds que les globules rouges,

Dans le caillot sanguin ils se superposent aux globules rouges.

ils s'accumulent dans la couche supérieure du dépôt. Dans un caillot (globules englobés par la fibrine rétractée, voir p. 608), on peut donc trouver une certaine stratification régulière : il peut y avoir une première couche de fibrine sans globules (couenne), puis une mince couche de globules blancs; puis une couche où sont des globules blancs et rouges; puis enfin une dernière couche, la plus considérable, où ne sont que des globules rouges.

Les matières colorantes ne pénètrent dans la substance du leucocyte que quand celui-ci est mort; ainsi le carmin légèrement ammoniacal, ajouté à une préparation, ne colore que quelques globules blancs, ceux qui sont sphériques, morts, et dans lesquels le noyau est déjà visible; les autres continuent à vivre quelque temps, cette solution alcaline très faible ne les tuant pas immédiatement; mais au bout de peu de temps ils meurent et leurs noyaux se colorent à leur tour. — L'eau pure, ajoutée en certaine abondance, les fait périr plus ou moins vite, — L'iode les colore en brun acajou, réaction caractéristique de la présence de matière glycogène.

Constitution des globules blancs. — Des réactions sus-indiquées, nous pouvons conclure que les leucocytes sont des cellules formées par un corps protoplasmique sans enveloppe, contenant des granulations, des substances diverses (glycogène), et un noyau à aspect particulier.

Absence de toute membrane cellulaire.

La non-existence d'une membrane périphérique est démontrée par la constatation des mouvements amiboïdes. Quant à la nature des granulations incluses dans le protoplasma, elle est très différente selon les variétés de globules blancs (voir ci-après); nous en tenant pour le moment à la variété la plus typique (leucocytes dits polynucléaires), nous dirons que ces granulations sont tantôt très fines, de nature albumineuse, et qu'alors le leucocyte a un aspect presque hyalin, que tantôt elles sont plus réfringentes, plus brillantes, de nature graisseuse, ainsi que le démontre l'action de l'acide osmique qui les teint en noir. La substance glycogène n'y est pas sous la forme de granulation, mais à l'état diffus; elle n'est rendue visible que par la coloration que produit l'iode.

Le *noyau* du leucocyte est de toutes ses parties la plus spéciale, celle dont l'interprétation a pu prêter à de nombreuses controverses. Comme ce noyau n'est pas visible sur l'élément vivant (*m* et *n*, fig. 273 et fig. 271) mais qu'il est très apparent sur les globules du pus, qui ne sont autre chose que des leucocytes morts, on avait cru tout d'abord que le globule lymphatique et le globule du pus seraient choses différentes. D'autre part, on avait douté de l'existence de ce noyau sur l'élément vivant, pensant que son apparition, phénomène cadavérique, était due à une désorganisation du globule ou à l'action des réactifs; mais il se trouve que lorsque le leucocyte est très hyalin, comme par exemple les grands leucocytes de l'axolotl (Ranvier), on peut parfaitement constater le noyau sur le vivant, c'est-à-dire se convaincre qu'il préexiste à tout phénomène cadavérique, à toute action des réactifs. Même sur la grenouille, les leucocytes, qui ne laissent pas voir leur noyau dans les conditions ordinaires, le montrent nettement lorsque, dans leur amiboïsme, ils s'aplatissent et s'étalent en s'amincissant.

Noyau tout particulier.

Rarement visible sur l'élément vivant.

L'eau, qui gonfle le protoplasma, l'acide acétique, qui le rend plus transparent, font toujours apparaître ce noyau; l'aspect qu'il présente alors a été également la source d'interprétations diverses; on a cru à la présence de plusieurs masses nucléaires placées côte à côte, indépendantes, et la dénomination de *leucocytes polynucléaires*, qui exprime cette idée, répond bien aux apparences, mais non à la réalité.

Réactifs qui le mettent en évidence.

Comme l'a montré Ranvier (1875), ce noyau a la forme d'un boudin plus ou moins long, plus ou moins replié sur lui-même, et présentant des parties dilatées et des parties rétrécies (*c*, fig. 286); parfois même les parties dilatées forment de véritables bourgeons; comme exagération de cette dernière disposition, le noyau peut être constitué de nombreux bourgeons fixés sur un centre commun. C'est dans ce dernier cas que l'aspect polynucléaire est frappant; mais il existe aussi avec le noyau en boudin replié sur lui-même, dont les replis n'étant pas tous mis en même temps au point de l'objectif, produisent l'illusion d'optique de masses distinctes. Ces détails du noyau deviennent plus faciles à interpréter après qu'il a été

Forme en boudin irrégulier et replié.

coloré. Enfin si les leucocytes des animaux à sang chaud ne possèdent en général qu'un noyau, il n'est cependant pas rare d'en trouver deux dans les leucocytes des animaux à sang froid, et notamment chez le triton.

Nous savons (p. 56) que les leucocytes se reproduisent par division directe de ce noyau, selon les observations de Ranvier.

Division acinétique.

Il semble même que la division directe (acinétique, amitosique) est le seul mode de multiplication des leucocytes typiques, polynucléaires, que nous étudions en ce moment; les très nombreux cas de division caryocinétique, observés par divers auteurs, se rapporteraient seulement aux diverses variétés que nous passerons plus loin en revue, et notamment à la variété dite *gros leucocytes mononucléaires*. Dans le sang même des mammifères, on a constaté la caryocinèse de ces leucocytes (Spronck), caryocinèse qui, chez le lapin, serait très active.

Bien moins nombreux que les rouges.

Numération des globules blancs. — Les globules blancs sont de beaucoup moins nombreux dans le sang que les globules rouges. On peut s'en convaincre au premier coup d'œil, avant toute numération précise; en effet, avec un fort grossissement, tandis que le champ du microscope nous présente une foule serrée de globules rouges, il faut chercher avec attention pour apercevoir les globules blancs, et c'est tout au plus 3 à 6 qu'on peut en trouver dans tout le champ.

Précautions pour les compter avec précision.

Pour les compter avec précision, on procède comme pour la numération des globules rouges, seulement on ne se contente pas de les dénombrer dans un seul champ d'un cinquième de millimètre de côté (p. 640); en déplaçant la préparation, on recommence cette opération dans plusieurs régions, afin d'avoir une moyenne. D'autre part, pour bien distinguer les leucocytes on a recours au petit artifice suivant : comme ces leucocytes, tombés avec les globules rouges sur le fond de la cellule (p. 640), sont plus volumineux que ces globules rouges, on relève très légèrement l'objectif de sorte qu'il arrive un moment où les leucocytes sont encore visibles, alors que les hématies ne le sont plus, puisque les premiers éléments dépassent en hauteur les seconds (procédé de Grancher); alors on voit, sur un fond

rougeâtre formé par la masse des globules rouges indistincts, des points blancs (incolores), dont chacun correspond à un leucocyte.

Résultats : données anciennes;

Les premières recherches sur la numération des globules blancs dans le sang avaient fait admettre que ces éléments étaient dans le rapport de 1 pour 300 globules rouges, proportion qui est restée longtemps classique. Les recherches plus précises, faites par la méthode plus exacte dont nous venons d'indiquer le principe, ont montré que les globules blancs sont bien moins nombreux dans le sang, à l'état normal. En général on ne trouve que 1 globule blanc pour 625 globules rouges. Hayem donne comme nombres normaux, chez l'homme, 5 000 000 d'hématies et 6 000 de leucocytes, ce qui fait 1 globule blanc pour 833 globules rouges. Dans des numérations très soignées, Wilbouchewitch a trouvé, chez une série de personnes en parfaite santé, par millimètre cube de sang, 6 950 à 8 550 globules blancs, et dans le premier cas leur proportion aux rouges était de 1 pour 603, dans le second de 1 pour 650; il a trouvé parfois la proportion de 1 pour 674; divers auteurs signalent même la proportion de 1 pour 1 200.

Données nouvelles.

Variations numériques physiologiques.

Ces variations, dans les conditions normales, paraissent dépendre essentiellement de l'individu, de sa constitution, et semblent peu modifiées par exemple par le repas, la température, le repos, l'activité. Cependant le jeûne prolongé paraît diminuer le nombre des leucocytes dans le sang; ce nombre serait aussi moins grand chez le vieillard que chez l'adulte; par contre, il serait plus grand chez l'enfant, chez la femme grosse. Dans les états pathologiques désignés sous le nom de leucémie, les leucocytes deviennent dans le sang très nombreux par rapport aux hématies, puisqu'on trouve les proportions de 1 à 5, ou à 3, ou même, dans les cas extrêmes, de 1 à 2.

Dans la série animale, des numérations nombreuses et précises ont été faites; en voici quelques résultats, d'après les recherches de Hayem : dans un millimètre cube de sang on trouve en moyenne de 6 000 à 8 000 leucocytes chez l'homme, 10 000 chez le chien, 7 000 chez le chat, 5 000 chez le cochon d'Inde, 9 000 chez le cheval, 26 000 chez la poule, 10 000 chez

le lézard, 6 000 chez la grenouille, 8 000 chez le triton. L'amphioxus n'a que des globules blancs; son sang est de la lymphe pure.

Variétés de globules blancs. — Les discordances, qu'on trouvait autrefois dans la description donnée des globules blancs par les divers auteurs, tenaient à ce qu'on n'avait pas bien précisé les diverses variétés constantes, mais en proportions variables, de globules lymphatiques. Ces différents types ont été soigneusement étudiés aujourd'hui, et on peut en admettre quatre principaux, en faisant tout d'abord remarquer que toutes les *formes de transition* se rencontrent dans le sang, comme dans la lymphe, et qu'on pourrait, mais sans profit, augmenter le nombre de ces types en décrivant des éléments à caractères mixtes et intermédiaires. Ces quatre espèces sont les suivantes (sang de l'homme et des mammifères) :

Quatre variétés principales.

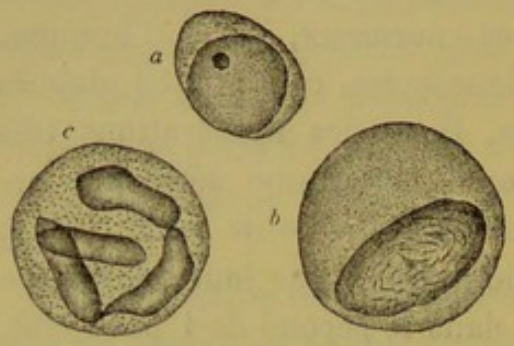


Fig. 286. — Trois variétés de leucocytes.

a. Lymphocytes. — *b*. Leucocytes mononucléaires. — *c*. Leucocytes dits polynucléaires (Metchnikoff, *Pathologie comparée de l'inflammation*).

1° Les *lymphocytes* (leucocytes de la première variété de Hayem; — petits leucocytes mononucléaires) (*a*, fig. 286). Ils correspondent à ce qu'on nommait autrefois les *globulins*. On les nomme actuellement *lymphocytes* parce qu'ils sont particulièrement abondants dans les ganglions lymphatiques; mais on les trouve aussi dans le sang, où ils représentent au maximum 23 p. 100 environ de la masse totale des divers leucocytes. Ils sont caractérisés par leur petit volume, et par la dimension relativement énorme de leur noyau (Robin les décrivait comme des noyaux libres). Ce sont de petites sphères finement granuleuses, ayant un diamètre en moyenne de 6 μ; ils sont donc plus petits que les globules rouges. Le noyau, sphérique, remplit presque tout l'élément, c'est-à-dire que le corps cellulaire n'est représenté que par une mince couche de protoplasma entourant ce noyau (*a*, fig. 286; *l*, fig. 271).

Corps cellulaire petit; noyau énorme sphérique.

Ces lymphocytes ne paraissent doués que de mouvements amiboïdes assez restreints; en tout cas, ils ne présentent pas le phénomène de la phagocytose (Metchnikoff). — On trouve toutes les formes de passage de ces lymphocytes aux types suivants. Pas amiboïdes.

2° Les *leucocytes mononucléaires* (gros leucocytes mononucléaires; — petite forme de la deuxième variété de Hayem). Ce sont des cellules sphériques (*b*, fig. 286), à protoplasma finement granuleux; leur diamètre est de 7 μ à 7,5. Leur noyau est rond ou ovale, mais parfois aussi en forme de rein ou de fève, ce qui est une transition vers la forme en boudin de la variété suivante. Ce noyau se divise par caryocinèse. Ces leucocytes sont doués de mouvements amiboïdes actifs, et sont très phagocytes. Ils sont abondants dans le sang et dans la lymphe; dans le sang, ils représentent environ 25 p. 100 de la masse totale des divers leucocytes. Noyau ovale; corps cellulaire grand.

3° Les *leucocytes polynucléaires* (grande forme de la deuxième variété de Hayem). Ce sont ceux que nous avons décrits comme leucocytes types (*c*, fig. 286); c'est en effet la forme la plus nombreuse; dans le sang ils représentent au moins 45 p. 100 et souvent la moitié ou même les trois quarts de la masse totale des divers globules blancs. Nous les avons précédemment décrits (p. 651 et fig. 271); nous rappellerons seulement que leur diamètre est de 9 μ à 9 μ,5; que leur protoplasma est finement granuleux, parfois avec granulations graisseuses, que leur noyau leur a fait donner, par son aspect, le nom de polynucléaires; que ce noyau est configuré en boudin irrégulier (p. 651), qu'il se divise par division directe et non par caryocinèse (p. 652). Ils sont très amiboïdes et très phagocytes (p. 649). Les granulations qu'ils renferment, à part celles qui sont de nature graisseuse, ne se colorent que par un mélange de couleurs acides et de couleurs basiques d'aniline, d'où le nom de *leucocytes neutrophiles* qui leur a été aussi donné. C'est le type classique, à noyau en boudin.

4° Les *leucocytes éosinophiles* (leucocytes de la troisième variété de Hayem). Ils sont analogues aux précédents, ayant comme eux un noyau lobé en boudin, à aspect polynucléaire,

des dimensions variant de 9 μ à 9,5, etc., mais ils se distinguent au premier coup d'œil par leur aspect très fortement granuleux; ils renferment en effet des amas de *grosses granulations* qui les remplissent plus ou moins complètement (*p*, fig. 271); ces granulations réfringentes ont ce caractère particulier qu'elles ne se colorent que par les couleurs d'aniline acides, et qu'elles sont teintées d'une manière particulièrement intense par l'éosine, d'où le nom de leucocytes *éosinophiles*. Ces leucocytes sont faiblement amiboïdes et pas du tout phagocytes, d'après Metchnikoff, ce qui permet de conclure que les granulations spéciales qu'ils renferment n'ont pas été englobées, mais bien élaborées dans l'intérieur même du protoplasma. Cette variété est la moins abondante dans le sang où elle ne représente guère que 7 p. 100 de la masse totale des leucocytes.

Semblables aux polynucléés, mais chargés de granulations spéciales.

Cette variété est aussi connue sous le nom de *leucocytes de Semmer*, parce que cet auteur est le premier qui l'ait soigneusement décrite, d'après ses études sur le sang de l'âne et du cheval, animaux chez lesquels les grains éosinophiles atteignent des dimensions tout à fait extraordinaires. Comme la propriété de se colorer par l'éosine est caractéristique de l'hémoglobine du globule rouge, Semmer a émis l'hypothèse que les granulations de ces leucocytes seraient en effet de l'hémoglobine, et que par suite ces éléments auraient un rôle important dans la rénovation du sang. Mais tandis que l'hémoglobine des globules rouges est dissoute par l'eau, les granulations éosinophiles en question résistent à l'action de l'eau, qui leur fait seulement perdre leur forme régulière et les agglomère en amas informes; ces granulations se rapprocheraient peut-être plutôt des substances grasses.

C'est la forme décrite par Semmer.

En somme, ce qu'il y a de plus frappant dans la constitution des leucocytes des trois dernières variétés, c'est-à-dire des leucocytes de fort volume, c'est la forme de leur noyau configuré en court boudin (leucocytes mononucléaires) ou en long boudin irrégulier (leucocytes typiques et leucocytes éosinophiles). Cherchant à interpréter cette disposition, et faisant surtout allusion aux leucocytes typiques polynucléaires (les éosinophiles sont relativement rares), Metchnikoff remarque que ce

Le noyau est la partie la plus typique. — Raisons de sa manière d'être (diapédèse).

sont les cellules les plus actives de l'organisme, celles qui, par diapédèse, sortent des vaisseaux et parcourent les tissus (cellules migratrices, p. 41 et 343) et que la forme de leur noyau pourrait bien être une adaptation spéciale à ces passages à travers des interstices étroits. Notamment quand on observe la diapédèse, on est frappé par la difficulté que présente le passage du noyau; une fois que celui-ci se trouve en dehors du vaisseau, le reste du protoplasma traverse la paroi presque d'un seul coup. Il est évident qu'un noyau fragmenté en plusieurs lobes doit traverser la paroi beaucoup plus facilement qu'un grand noyau entier. Voilà, dit Metchnikoff, pourquoi les leucocytes polynucléaires se trouvent dans le pus en plus grande quantité que les mononucléaires, puisque la diapédèse est la principale source des éléments du pus.

2° LES HÉMATOBLASTES

Dans le sang de tous les vertébrés on trouve, à côté des globules rouges et des globules blancs, d'autres éléments, de petits corps, isolés ou disposés par groupes, et qui ressemblent à de petits globules rouges très pâles. Max Schultze les a signalés en 1865 en parlant de *petits amas de corpuscules incolores;* retrouvés depuis par divers auteurs, ils ont été particulièrement étudiés par Hayem, qui leur a donné le nom d'*hématoblastes*, car il les considère comme des éléments destinés à se transformer en hématies; ce sont de jeunes globules rouges. Ils ont été également observés par Bizzozero, qui les appelle *plaquettes sanguines*, mais sans admettre aucune filiation entre eux et les hématies[1].

Hématoblastes étudiés spécialement par Hayem et Bizzozero.

Ces hématoblastes sont d'une étude difficile parce qu'ils s'altèrent et se détruisent presque aussitôt que le sang est extrait du vaisseau; pour les conserver, il faut, ou bien les observer à la température de 0 degré, ou bien les fixer par l'acide osmique, ou bien encore dessécher très rapidement la prépara-

Éléments très altérables.

1. HAYEM, *Sur l'évolution des globules rouges dans le sang des vertébrés ovipares* (Compt. rend. Acac. des Sciences, 12 nov. 1877). — *Des hématoblastes et de la coagulation du sang* (Revue internat. des Sciences, Paris, 1878).

tion (fig. 287), cette dessiccation brusque ayant pour effet de fixer d'une manière assez fidèle les divers éléments figurés du sang (p. 615).

De même que les globules rouges ou hématies ont une morphologie différente chez les mammifères (hématies non nucléées) et chez les vertébrés ovipares (hématies nucléées), de même il faut distinguer les hématoblastes des vivipares et ceux des ovipares. Nous prendrons l'homme pour exemple des premiers, la grenouille pour les seconds.

Hématoblastes du sang de l'homme et des vivipares en général. — Ce sont des éléments de forme très variable,

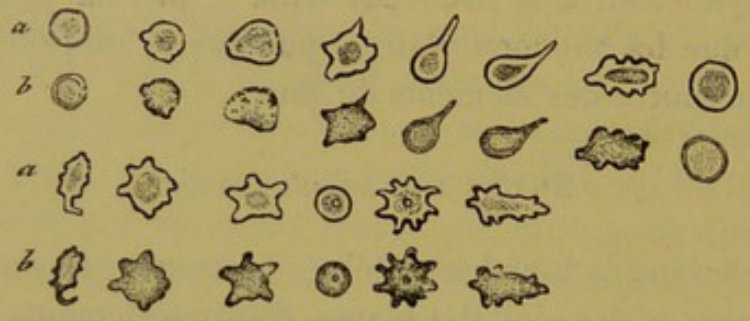


Fig. 287. — Hématoblastes de mammifères préparés par la dessiccation rapide.

a et *a'*. Vus au moment où on rapproche l'objectif. — *b*, *b'*. Vus au moment où on éloigne l'objectif (Hayem).

sans doute par le fait de leur extrême altérabilité. Leur forme normale paraît être celle de disques ou lentilles biconvexes; mais le plus souvent on les voit étirés et pointus, en poire, en grain de riz, plus ou moins anguleux ou même plissés (fig. 287); quand ils se trouvent dans le voisinage l'un de l'autre, ils s'attirent, s'accolent, et se présentent par suite en groupes dont les éléments sont plus ou moins distincts. Ils ont en moyenne 3 μ de diamètre ; mais il en est qui n'ont que 2 μ, et d'autres qui atteignent et dépassent légèrement 5 μ.

Disques de faibles dimensions.

Ils sont colorés en jaune verdâtre ; mais cette teinte, bien accentuée pour les plus gros, est si faible pour les plus petits, que ceux-ci paraissent au premier abord incolores. L'examen le plus minutieux et l'étude au moyen des réactifs colorants prouvent *qu'ils ne contiennent pas de noyau* (fig. 287).

Sans noyau.

On les retrouve, avec les mêmes caractères et notamment

une grande altérabilité, chez tous les mammifères; le sang du cheval, qui se coagule très lentement (p. 607), se prête particulièrement à leur étude, d'après Hayem.

En plus grand nombre que les leucocytes.

Chez l'homme la numération donne de 250000 à 300000 hématoblastes par millimètre cube de sang; on voit donc qu'ils sont vingt fois moins nombreux que les globules rouges (p. 643), et environ quarante fois plus nombreux que les globules blancs (p. 653).

Toutes les formes de passage entre eux et les hématies.

Le fait essentiel c'est qu'on trouve toutes les formes de transition entre les hématoblastes et les hématies. Ainsi on trouve des globules rouges dits *globules nains*, qui d'ordinaire restent isolés dans la préparation, ne prennent pas part à la formation des piles (p. 612), et qui sont remarquables par leur altérabilité; biconcaves à l'état normal, ces globules nains se déforment rapidement et deviennent biconvexes ou globuleux. Or, Hayem a signalé tous les aspects intermédiaires d'une part entre les hématoblastes et les globules nains, et d'autre part entre les globules nains et les globules rouges bien caractérisés.

Lorsqu'on fait subir à un chien une forte saignée, et qu'on examine chaque jour son sang, pour se rendre compte de la manière dont se réparera la perte qu'il a subie en globules rouges, on constate que, dans les huit premiers jours, la proportion des hématoblastes augmente d'une manière remarquable, puis qu'elle revient à la normale, en même temps que le nombre des globules rouges remonte à son chiffre normal; Hayem donne le nom de *crise hématoblastique* à la première partie de ce phénomène, c'est-à-dire à cette abondance d'hématoblastes bientôt suivie d'une augmentation du nombre des hématies; alors la proportion des globules nains augmente, les nouveaux globules rouges formés étant tout d'abord plus petits. — De nombreuses observations semblables ont pu être faites sur le sang humain, même dans des conditions parfaitement physiologiques. Aussi, chez la femme, l'hémorragie menstruelle est une perte lente et progressive qui se répare au fur et à mesure; et cependant elle permet de reconnaître dans le sang les agents de cette réparation, c'est-à-dire de constater une surabondance d'hématoblastes, puis la transformation de ces éléments en hématies d'abord petites, puis adultes.

Crises hématoblastiques.

Hématoblastes des ovipares.

Hématoblastes de la grenouille. — Chez la grenouille, on peut observer les hématoblastes aussi bien dans le sang en circulation (petits vaisseaux du mésentère) que dans une préparation de sang extrait des vaisseaux.

Dans le sang en circulation, si celle-ci est très ralentie, on distingue des éléments plus allongés que les hématies, de forme ovoïde, souvent pointus à un bout, ou en forme de massue fortement étirée à une extrémité (*p*, fig. 273).

Sur une préparation, on les reconnaît comme des disques allongés parfois d'une manière démesurée, très altérables, pres-

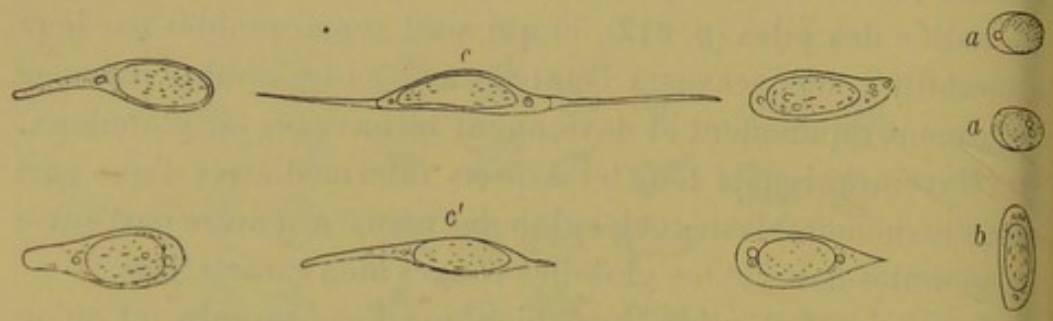


Fig. 288. — Hématoblastes de la grenouille préparés dans le sérum iodé.
a, *a*, *b*. Formes les moins altérées. — *c*, *c'*. Éléments devenus très pointus après un certain séjour dans le réactif (Hayem).

que incolores ou teintés en jaune clair (fig. 288). Les plus petits mesurent 8 μ dans un sens et 6 dans l'autre ; les plus gros atteignent 18 μ ; le plus grand nombre a 12 μ de long sur 8 de large.

Ils sont nucléés.

Ils sont tous munis d'un noyau relativement volumineux, granuleux, arrondi ou ovoïde (fig. 288). Lorsqu'ils se rencontrent, ils adhèrent entre eux, et ainsi se produisent des amas dont le volume dépend de l'épaisseur de la couche de sang en préparation. — Leur nombre est d'environ 6494 par millimètre cube de sang, c'est-à-dire à peu près le même que pour les globules blancs (p. 654).

Ici encore on trouve toutes les formes de passage entre les hématoblastes et les hématies, et notamment chez la grenouille à laquelle on fait subir une forte perte de sang. Vulpian avait déjà constaté dans ce cas l'apparition d'hématies incomplètement formées, peu riches en hémoglobine, éléments dans lesquels Hayem a reconnu des hématoblastes.

Signification des hématoblastes. — Tout ce qui précède indique que les hématoblastes sont des éléments en voie d'évolution pour devenir des hématies; aux hématies non nucléées des vivipares correspondent des hématoblastes non nucléés; aux hématies nucléées des ovipares, des hématoblastes nucléés. Mais quelle est l'origine de ces hématoblastes? C'est une question que nous ne pourrons aborder qu'après avoir fait l'étude des vaisseaux sanguins, et nous compléterons alors l'histoire de l'évolution des hématoblastes (chap. XXXIII). Jeunes hématies.

3° PLASMA ET SÉRUM DU SANG

Quoique le *plasma du sang* (voir sa définition et sa composition, p. 607) ne contienne pas d'éléments figurés, nous devons cependant faire ici son étude ou au moins celle de la *fibrine* à laquelle il donne naissance, d'abord parce que celle-ci présente des caractères microscopiques importants, ensuite parce que les éléments figurés du sang jouent un rôle dans la production de la fibrine.

Fibrine, caillot. — La fibrine peut se présenter à l'état à peu près pur, si elle s'est formée, c'est-à-dire si le sang s'est coagulé après séparation des globules (p. 606), ou quand on examine la partie toute supérieure, incolore (couenneuse, p. 608), d'un caillot rouge dans ses parties inférieures. Dans ces cas, la fibrine apparaît au microscope sous la forme d'une masse finement striée; elle est en effet formée d'un lacis de fines *fibrilles* anastomosées et entremêlées; ces fibrilles sont amorphes, hyalines, transparentes, de formes et de dimensions peu régulières. Quand la fibrine a emprisonné des globules sanguins, rouges et blancs, ceux-ci se trouvent mêlés à ces fibrilles, sans ordre ni dispositions fixes. On peut, par l'eau, dissoudre les globules rouges, sans attaquer la fibrine, qui cependant se laisse alors décomposer en fines lames irrégulières, anastomosées. En faisant durcir un caillot dans l'alcool, il devient facile d'y pratiquer des coupes minces, qui montrent nettement le réticulum fibrineux. Aspect strié, fibrillaire au microscope.

L'acide acétique sert à caractériser la fibrine sous le micro-

Caractérisée par l'action de l'acide acétique.

scope ; il la gonfle, la rend homogène et enfin la dissout complètement. On peut ainsi distinguer la fibrine d'avec le mucus, lequel ne se dissout pas, mais se concrète au contraire par l'action de l'acide acétique (p. 355).

Le sang, dont la coagulation est en général si rapide, lors-

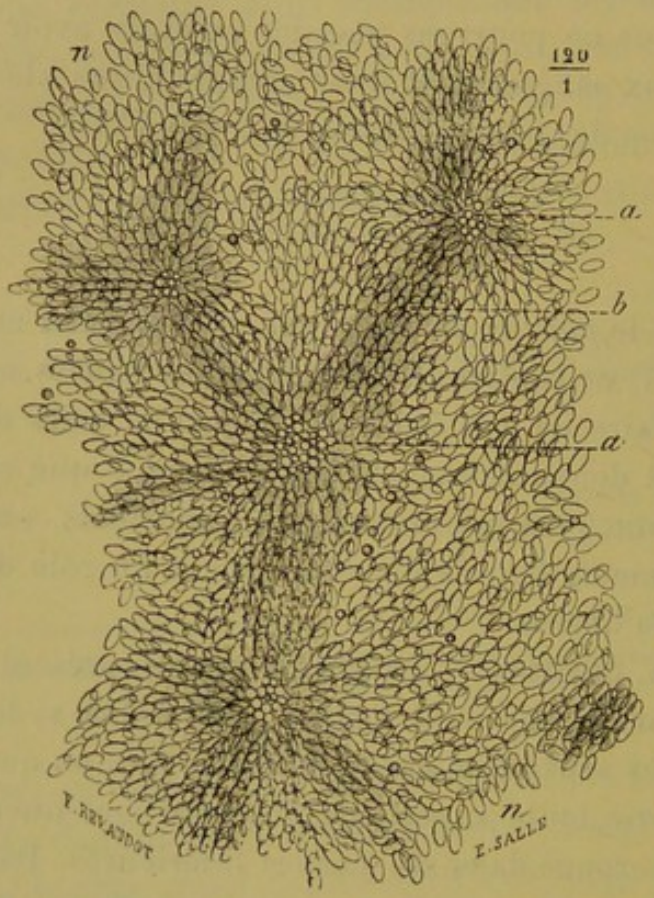


Fig. 289. — Sang de la grenouille conservé dans une préparation depuis vingt-quatre heures (coagulé entre lame et lamelle).

a a. Rosaces centrales. — *b*. Rayons. — *n*. Globules rouges isolés. — Grossissement de 100 diamètres (Ranvier).

qu'il est extrait des vaisseaux, ne se coagule que d'une manière extrêmement lente, après la mort, lorsqu'il demeure dans les vaisseaux ; d'après Brucke, ce serait le contact avec l'endothélium vasculaire qui retarderait ou même empêcherait la coagulation. Ainsi chez le cheval, dont le sang extravasé se coagule si lentement, en interceptant entre deux ligatures un long segment de la veine jugulaire, on peut isoler ce segment, le suspendre par un fil, et le conserver extrêmement longtemps sans que la coagulation se produise. Sur le cadavre humain, la coa-

Dispositions des caillots formés dans les vaisseaux.

gulation se produit, mais lentement, de sorte que les globules rouges se déposent et que les caillots du cœur ou des veines (les artères, revenues sur elles-mêmes par élasticité, se sont vidées de sang) présentent une couche superficielle incolore et une couche profonde colorée en rouge noir. L'examen de ces caillots peut donc avoir de l'importance en médecine légale, pour déterminer dans quelle situation (verticale ou horizontale) a été laissé un cadavre après la mort.

Étude microscopique de la coagulation. — On peut suivre, sous le microscope, la production du réticulum fibrineux. Sur une goutte de sang de la grenouille, placée entre lame et lamelle et mise à l'abri de l'évaporation, Ranvier a observé que, au bout de quinze heures environ, les globules se disposent en rosaces d'où partent des rayons qui se continuent d'une rosace à l'autre (fig. 289). Des aspects semblables se produisent avec le sang humain.

Disposition des hématies en rosaces.

Or, lorsque, sur une préparation qui présente cet aspect, on arrose la couche de sang coagulé avec de l'eau distillée, et qu'on la lave de manière à enlever toutes les hématies, on reconnaît que les dispositions sus-indiquées étaient produites par un arrangement particulier des filaments de fibrine. En effet, en colorant alors la fibrine par l'iode ou le sulfate de rosaniline, on voit se dessiner (fig. 290) des granulations anguleuses, de chacune desquelles partent en divergeant des fibrilles très minces qui rayonnent, se divisent et se réunissent en formant un réseau délicat.

Réticule fibrineux irradiant.

Les granulations anguleuses, points nodaux ou centres d'irradiation du réseau (*a*, fig. 290), ont été considérées par Ranvier comme formées de la même substance que les fibrilles elles-mêmes (*b*, fig. 290), c'est-à-dire de fibrine; ce sont, dit Ranvier, de petites masses de fibrine qui jouent le rôle de centres de coagulation, de la même manière qu'un cristal de sulfate de soude, plongé dans une dissolution du même sel, est le point de départ de la cristallisation. Cependant on a signalé ce fait que ces points nodaux ne se colorent pas exactement comme les filaments du réticulum qui en part, et que souvent ils paraissent formés d'éléments anatomiques agglomérés, ou tout

Points nodaux de ces figures radiées.

au moins d'un rudiment de corps protoplasmique. Les uns y ont vu des globules blancs, les autres des hématoblastes ; cette dernière interprétation, due à Hayem, paraît la plus vraisemblable, comme nous allons le voir en cherchant à pénétrer plus intimement dans l'analyse de la coagulation de la fibrine.

Anciennes théories.

Mécanisme de la coagulation de la fibrine. — Inépuisable est la liste des théories qu'on a formulées pour expliquer la coagulation du sang. Pour en donner quelques exemples qui peuvent être réfutés en peu de mots, nous dirons qu'on a invoqué successivement : le *refroidissement* du sang extrait de l'organisme, explication inadmissible, puisque, en maintenant ce sang à la température du corps on hâte sa coagulation au lieu de l'empêcher, et que le meilleur moyen de la retarder est de refroidir le sang à 0 degré (p. 606) ; le *repos*, la cessation de la circulation : or le battage, c'est-à-dire l'agitation du sang est le procédé le plus pratique pour accélérer la formation de la fibrine et l'extraire (p. 607) ; le *contact de l'air :* or le sang se coagule dans le vide barométrique, etc.

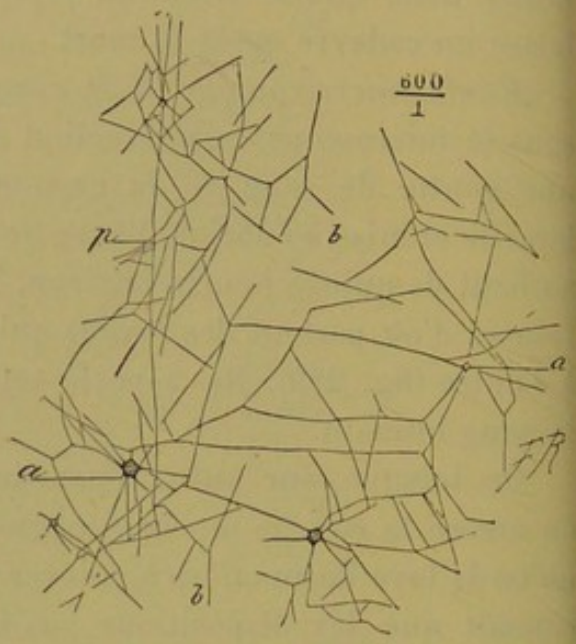


Fig. 290. — Réticulum fibrineux d'une préparation du sang de l'homme, dessiné après coloration avec le sulfate de rosaniline.

a. Granulation formant le centre d'un système du réticulum. — *b*. Fibre du réticulum — *p*, Fin réseau. — Grossissement de 600 diamètres (Ranvier).

Données chimiques.

Le rappel des diverses théories chimiques nous entraînerait trop loin. Nous donnerons seulement les résultats que l'analyse chimique semble avoir actuellement établis d'une manière incontestable. On trouve dans le plasma diverses albumines, les unes, albumines proprement dites, solubles dans l'eau distillée ; les autres, dites globulines, insolubles dans l'eau distillée ; or, il est une globuline, la *substance fibrinogène*, coa-

gulable à 56 degrés, qui existe dans le plasma avant la coagulation, et qui ne s'y retrouve plus après coagulation; elle est alors remplacée par la fibrine et par une nouvelle globuline coagulable à 64 degrés. On admet donc que la coagulation consiste essentiellement en un dédoublement de cette globuline dite fibrinogène. Mais sous quelle influence se produit ce dédoublement? Il n'est pas spontané, car on trouve du fibrinogène dans divers liquides, par exemple celui de l'hydrocèle, qui ne se coagulent pas, à moins qu'on les additionne de sang; le sang contient donc un agent capable de provoquer ce dédoublement.

Substance fibrinogène.

On admet que cet agent est un *ferment soluble,* précipitable par l'alcool comme tous les ferments solubles; et en effet quand on traite du sang par l'alcool, qu'on recueille et dessèche le précipité, celui-ci, redissous dans une petite quantité d'eau, donne un liquide capable de faire coaguler par exemple le liquide de l'hydrocèle. On donne à ce ferment soluble le nom de *fibrinferment*, et on admet aujourd'hui que le fibrinferment agit comme une diastase. Mais les ferments solubles sont élaborés par le protoplasma de certaines cellules. Il est donc à présumer que le fibrinferment est semblablement produit dans certains des éléments figurés du sang, qu'il est retenu en eux, et ne devient libre, c'est-à-dire ne peut provoquer le dédoublement du fibrinogène, la coagulation, que quand cet élément s'altère, meurt et le laisse échapper. Reste donc à chercher s'il est contenu dans les globules rouges, les globules blancs ou les hématoblastes. On voit que nous ne pouvions nous dispenser de donner ces quelques indications sur la chimie de la coagulation, puisque, comme dernier terme de cette série de notions, nous aboutissons à l'intervention d'un des éléments figurés du sang.

Fibrinferment.

Le fibrinferment ne devient libre que par la mort des éléments du sang.

L'expérience suivante, dont nous empruntons l'exposé à Arthus[1], avait amené à penser que le fibrinferment serait produit dans les globules blancs et retenu en eux. Quand on suspend verticalement une veine jugulaire de cheval préparée comme il a été dit précédemment (p. 662), les globules rouges

1. Maurice Arthus, *Éléments de chimie physiologique.* Paris, 1895.

se déposent à sa partie inférieure, les globules blancs forment une couche distincte au-dessus des globules rouges (voir p. 649) et enfin toute la partie supérieure du segment veineux est occupée par du plasma pur. On peut alors, par des ligatures, séparer la zone supérieure ou de plasma, la zone moyenne ou de globules blancs, et la zone inférieure ou de globules rouges. Or, ni le contenu de la supérieure, ni celui de l'inférieure ne jouit de la propriété de provoquer la coagulation d'un liquide contenant du fibrinogène et non spontanément coagulable, tel que le liquide de l'hydrocèle; donc ni les globules rouges, ni le plasma, ne contiennent le ferment en question; mais le contenu de la zone moyenne (globules blancs) se montre extrêmement actif pour provoquer la coagulation du liquide de l'hydrocèle; on en avait donc conclu que c'est dans les globules blancs que réside le fibrinferment.

Ce fibrinferment ne vient pas des globules rouges,

Cette conclusion est légitime, avec une légère modification. Il ne faut pas oublier que, avec les globules blancs, se trouvent les hématoblastes. Il faudrait donc conclure que le fibrinferment est, soit dans les globules blancs, soit dans les hématoblastes. Or tout, dans l'étude de la coagulation, et notamment dans son étude microscopique, vient confirmer cette idée, depuis longtemps soutenue par Hayem, que les hématoblastes sont les agents de la coagulation.

Il vient soit des leucocytes, soit des hématoblastes.

En effet, dans les préparations microscopiques de réseaux fibrineux de coagulation, les points nodaux ci-dessus décrits (p. 663 et fig. 290) sont constitués par des hématoblastes plus ou moins profondément altérés, et c'est de ces amas, véritables *carrefours hématoblastiques* (*a*, fig. 289 et 290), que partent les filaments de fibrine. La coagulation se fait donc en partant des hématoblastes altérés et elle commence avec leur altération. C'est pourquoi la coagulabilité du sang, la rapidité de sa coagulation, varie en raison directe de la vulnérabilité des hématoblastes. Le chien et le lapin, dont le sang se coagule très rapidement, ont des hématoblastes tellement vulnérables qu'il est très difficile d'en obtenir de bonnes préparations par voie sèche; chez l'homme, le sang est moins coagulable, et les hématoblastes sont déjà plus faciles à préparer; mais c'est chez le

Son origine hématoblastique prouvée par diverses expériences.

cheval, dont le sang se coagule si lentement, que les hématoblastes offrent relativement le plus de résistance.

D'autre part, toutes les conditions qui favorisent la conservation des hématoblastes retardent la coagulation du sang; tel l'abaissement de la température à 0 degré; telle la conservation du sang dans un vaisseau, comme dans l'expérience de la veine jugulaire du cheval (p. 662). Or, Hayem a constaté que, dans cette expérience, les hématoblastes sont surtout accumulés dans le petit disque blanc qui surmonte l'amas inférieur de globules rouges, et que dans ce disque blanc on les trouve bien conservés, mais cependant dans une sorte d'état d'altération imminente, car ils se modifient dès qu'on les extrait du vaisseau. — Enfin lorsque, après hémorragie par blessure d'un vaisseau, l'écoulement s'arrête par formation d'un bouchon de fibrine sur la plaie vasculaire, on constate que ce sont tout d'abord des hématoblastes qui se sont arrêtés sur le point lésé et y ont servi de noyau à la formation fibrineuse.

Observations de Hayem.

Les recherches de Bizzozero confirment pleinement ces conclusions. Cet auteur a décrit dans le sang des éléments qui ne sont autre chose que les hématoblastes de Hayem et auxquels il donne le nom de *plaquettes sanguines*. Il ne reconnaît pas à ces plaquettes le rôle d'éléments destinés à devenir des globules rouges, mais il leur attribue en tout cas une importance considérable dans la coagulation; il cite un grand nombre d'expériences montrant que la fibrine se précipite là où les plaquettes sont réunies dans le sang extrait du vaisseau; que l'on empêche ou retarde la coagulation en retardant ou empêchant la dégénérescence des plaquettes, etc.

Plaquettes sanguines de Bizzozero.

Sérum du sang. — Ce qui reste, après le départ des globules et de la fibrine, est le *sérum* du sang; son étude est tout entière du ressort de la chimie. Nous rappellerons donc seulement qu'il est alcalin, qu'il se compose d'environ 90 p. 100 d'eau, et renferme : des matières albuminoïdes diverses, dont la principale est la *sérine* ou *sérum albumine*, bien connue par sa propriété de coaguler vers 75 degrés; quelques traces de substances grasses (0,2 p. 100); de la cholestérine, du glycose, de l'urée et des matières azotées cristallisables (acide urique,

Le sérum est alcalin.

acide hippurique, créatine). — Un de ses éléments les plus importants est représenté par ses sels minéraux, notamment par le carbonate et le phosphate de soude. — Enfin, puisque nous avons vu que l'oxygène est, dans le sang artériel, combiné avec l'hémoglobine des globules rouges, ajoutons que l'acide carbonique est, dans le sang veineux, en partie à l'état de simple dissolution dans le sérum, en partie à l'état de combinaisons dissociables c'est-à-dire à l'état de bicarbonates alcalins.

C'est dans le sérum qu'est l'acide carbonique.

CHAPITRE XXXII

LES VAISSEAUX SANGUINS

En anatomie descriptive comme en physiologie, on étudie l'appareil de la circulation du sang en commençant par le cœur; viennent ensuite les artères, les capillaires et enfin les veines. En histologie, nous ne saurions suivre le même ordre; il nous faut aller du simple au composé. Or, non seulement les *capillaires* sont les vaisseaux sanguins les plus simples, mais encore ils représentent la partie essentielle, constante de tout vaisseau, l'*endothélium vasculaire*. Bien plus, l'embryologie nous montre que tout vaisseau commence par avoir la simple constitution d'un capillaire, puis acquiert secondairement les tuniques qui, disposées en dehors de l'endothélium, feront de ce vaisseau soit une artère, soit une veine, soit le cœur lui-même. Nous adopterons donc l'ordre suivant : capillaires, artères, veines, cœur.

Importance des *capillaires* en histologie.

1° LES VAISSEAUX CAPILLAIRES

Lorsque Harvey (1628) découvrit la circulation du sang, c'est-à-dire démontra que, contrairement aux idées de Galien, le sang marche dans les veines de la périphérie vers le centre, il établit que le sang doit passer des terminaisons des artères dans les origines des veines; mais de cette circulation capillaire, il ne put donner que des démonstrations par le rai-

Harvey n'a pas vu les capillaires.

sonnement et non par l'observation directe, car il ne constata pas *de visu* le passage du sang dans de petits vaisseaux interposés aux artères et aux veines. — C'est Malpighi qui, en 1661, fit cette constatation au microscope, sur le poumon de la grenouille, où, après avoir reconnu, sur l'animal vivant, la marche du sang dans les artères et les veines, il trouva, sur le poumon desséché, un réseau de canaux très fins, pleins de sang, entre les terminaisons des artères et les origines des veines. Bientôt lui-même, puis Leeuwenhoek (1669) observèrent, sur le mésentère de l'animal vivant, le mouvement du sang dans les capillaires; enfin les injections pénétrantes, réussies par Swammerdam et par Ruysch (1700), ne laissèrent plus aucun doute sur l'*existence* des capillaires.

Malpighi et Leeuwenhoek constatent l'existence des capillaires.

Mais restait la question de la *nature* de ces capillaires. Ne s'agissait-il que de simples lacunes, de trajets interstitiels creusés dans les tissus, ou de véritables tubes clos, ayant une paroi propre? La plupart des auteurs penchaient pour de simples lacunes sans parois. Cependant Bichat parlait vaguement de la *structure des capillaires*, la supposait même très complexe, ou tout au moins différente selon les organes, car, disait-il, c'est la diversité de structure des capillaires, suivant les organes où ils se trouvent, qui influe essentiellement sur la différence que présentent les propriétés vitales, la sensibilité, la contractilité dans chaque système, etc. Mais c'est seulement en 1836 que Tréviranus, isolant les capillaires de la substance cérébrale (procédé étudié ci-après), mit hors de doute leur indépendance, et Schwann confirma aussitôt l'existence d'une paroi propre.

Question de *lacunes* ou de *canaux structurés*.

Les capillaires sont en effet des tubes fins, de 7 à 10 μ de diamètre, et leurs parois sont formées de cellules soudées.

Structure des capillaires. — Quand on arrache un petit vaisseau pénétrant de la pie-mère dans la substance grise de l'écorce cérébrale, surtout si celle-ci a préalablement macéré dans une solution très diluée d'acide chromique ou dans l'alcool au tiers, on obtient un pinceau de ramifications vasculaires, dont les plus fines, celles qui sont à l'extrémité du pinceau, sont des capillaires faciles à étudier sous le microscope;

Préparation très simple.

cette observation peut aussi se faire sur le mésentère, où les capillaires sont dans une membrane mince et transparente.

Dans ces conditions, les capillaires sanguins (*c s*, fig. 291; et fig. 295) se montrent à l'examen microscopique, comme des tubes limités par une mince paroi amorphe, transparente, pré-

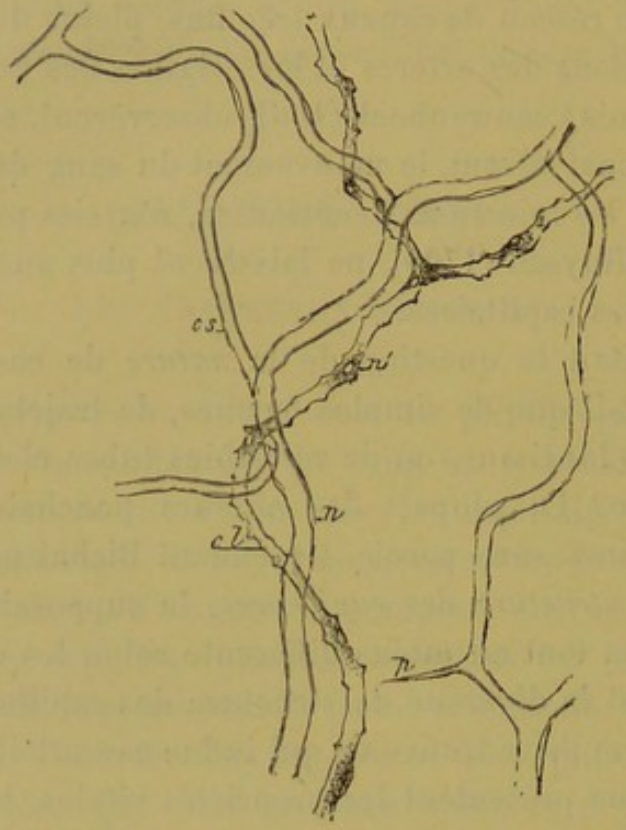


Fig. 291. — Capillaires sanguins et lymphatiques de l'expansion membraneuse de la queue d'un têtard vivant (les globules du sang n'ont pas été représentés dans les vaisseaux).

cl. Capillaire lymphatique. — *cs*. Capillaire sanguin. — *n*. Noyaux des capillaires sanguins. *n'*. Noyaux des lymphatiques. — *p*. Pointe d'accroissement des capillaires (Ranvier).

Apparence de paroi amorphe avec noyaux.

sentant de place en place des noyaux ovalaires (*n*, fig. 291). — Avec la théorie cellulaire de Schwann, on fut aussitôt amené à penser que le capillaire résulterait de la fusion bout à bout de cellules, de telle sorte que la cavité des cellules deviendrait la lumière du petit vaisseau, et la membrane cellulaire sa paroi; cette interprétation correspondait à ce qu'on voit en effet pour les vaisseaux des végétaux, et les premières recherches faites sur le développement des capillaires parurent confirmer cette manière de voir; on pensa donc que la cavité du petit vaisseau

est l'homologue d'une cavité de cellule, que c'est une cavité intra-cellulaire. — Il n'en est rien cependant, ainsi que l'ont démontré les imprégnations au nitrate d'argent, réactif si spécial pour révéler les lignes limites des cellules minces, endothéliales (p. 220).

Paroi endothéliale. — En effet, en 1865, Hoyer, puis Eberth ayant examiné des pièces dont les capillaires avaient subi l'action du nitrate d'argent, soit par injection, soit par immersion, retrouvèrent sur ces vaisseaux les mêmes dessins (fig. 292 à 294) que ceux qui révèlent l'existence d'une couche endothéliale à la surface interne des artères et des veines (fig. 303, 306)[1].

En réalité cette paroi est une couche de cellules.

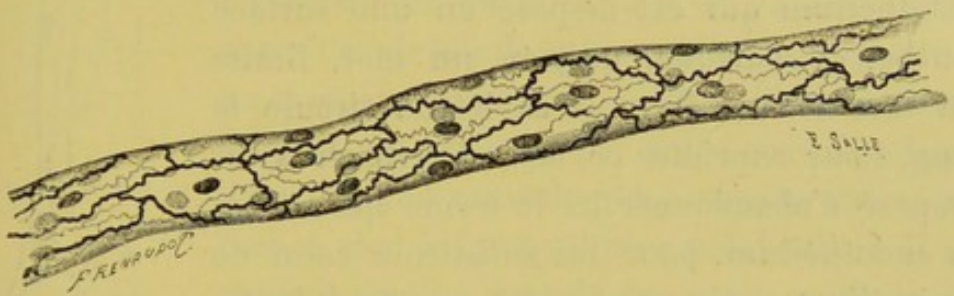


Fig. 292. — Vaisseau capillaire du mésentère de la grenouille, imprégné d'argent par injection (dessin des contours des cellules) et coloré au picrocarminate (coloration des noyaux des cellules endothéliales). — Grossissement de 330 diamètres (Ranvier).

Aujourd'hui la technique de ce mode de préparation est très précise ; il faut employer une solution faible de nitrate (1 p. 800 ou 1000 d'eau distillée), l'injecter dans les vaisseaux, puis laver aussitôt par une injection d'eau distillée. Alferow a montré qu'en employant le lactate d'argent, au lieu du nitrate, on obtient des préparations particulièrement pures, c'est-à-dire où les lignes de jonction des cellules, le ciment des éléments endothéliaux (p. 220) est seul dessiné en noir, sans aucune espèce de précipité noir sur d'autres parties.

Dans ces conditions, on constate que le capillaire est formé de cellules plates, très minces, qui sont soudées par leurs bords pour circonscrire la lumière du petit vaisseau (fig. 292) ; ces

1. Hoyer. *Beitrag zur Histologie bindegewiber Gebilde.* (Arch. f. Anat. u. Physiol., 1865.) — Eberth. *Ueber den feineren Bau der Blutcapillaren bei den Wirbelthieren.* (Centralblatt, 1865.)

cellules sont recourbées comme des tuiles faîtières, et, selon le diamètre du capillaire, il en faut trois ou quatre, en rangée transversale, pour, sur un point donné, faire le tour de cette lumière; il peut arriver, pour un capillaire très fin, que, sur certains points, une seule cellule suffise à cet effet, c'est-à-dire que, se recourbant en cercle complet, elle vienne se souder à elle-même par deux de ses bords. En tout cas, rien ne répond à l'idée de cellules placées bout à bout et formant un tube creux par la résorption des cloisons transversales de séparation; tout montre qu'on est en présence d'un endothélium qui est disposé en une surface courbe, cylindrique, qui, en un mot, limite par une de ses faces la cavité où circule le sang. Pour exprimer ce fait, Auerbach avait proposé d'abandonner ici le terme épithélium ou endothélium, pour lui substituer celui de *périthélium;* mais ce mot n'a pas été adopté, d'autant qu'il a été aussi employé par Eberth dans un autre sens (voir ci-après, p. 673).

Cellules endothéliales.

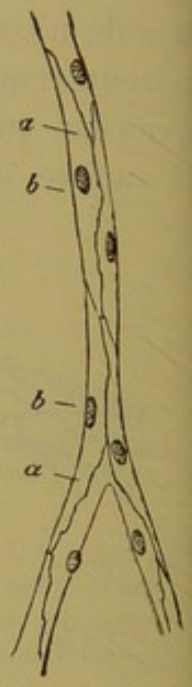


Fig. 293. — Vaisseaux capillaires du mésentère du cochon d'Inde traités par le nitrate d'argent.

a. Cellules endothéliales. — *b*. Leurs noyaux (Frey).

Ces cellules sont allongées; leur grand axe est parallèle à l'axe du capillaire, et elles sont d'autant plus allongées que celui-ci est plus étroit (comparer les fig. 292 et 293). Chacune possède un noyau ovalaire, allongé dans le sens de l'axe du vaisseau. Sur les coupes transversales du capillaire, ce noyau fait saillie dans la lumière du capillaire, et la cellule ne se dessine que par un double contour, élargi au niveau du noyau qu'elle renferme. Parfois, dans les capillaires revenus sur eux-mêmes, le corps cellulaire est un peu gonflé (a gagné en épaisseur ce qu'il a perdu en largeur) et fait une saillie lui-même dans le vaisseau vide, de sorte que la limite de la cavité vasculaire est dessinée par une série de festons dont chacun correspond à une cellule endothéliale (voir, sur la fig. 302, cette disposition pour l'endothélium d'une artériole).

Aspects divers de ces cellules endothéliales selon diverses conditions.

Sur les capillaires imprégnés au nitrate d'argent, on observe

la présence de taches noires soit sur les cellules même, soit au niveau de leurs lignes d'union; beaucoup de ces taches ne sont que des dépôts d'argent réduits par des petites masses albumineuses; ce sont des impuretés, des défauts de la préparation; et en effet, par la méthode d'Alferow (ci-dessus), qui donne des dessins d'argentation extrêmement purs, ces taches sont rares; mais on en trouve cependant encore, et une étude attentive montre que ce sont de petites perforations qui traversent soit les cellules, soit les lignes de ciment (*stomates* et *stigmates* d'Arnold, fig. 294 et 296). Or, quand on imprègne les vaisseaux du mésentère de la grenouille, après l'avoir mis dans les conditions (exposition au contact de l'air) qui en produisent l'inflammation, et amènent par suite une abondante diapédèse, on constate que ces perforations, ces taches sont infiniment plus nombreuses. Il est évident que ce sont là les petits orifices par lesquels sont sortis les globules blancs (ci-après, p. 677), que ces orifices ont été produits au moment même de ce passage et par ce passage (fig. 296), qu'ils ne préexistent pas à ce passage et peuvent se fermer après lui, par le simple fait de l'élasticité (contractilité ?) des cellules qui comble la perte de substance.

Question des *stomates* ou stigmates.

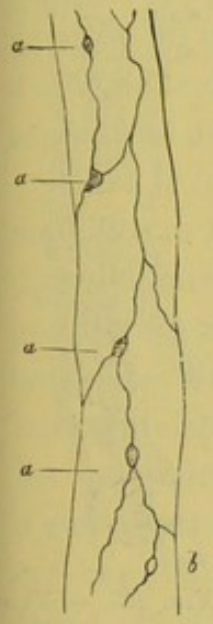


Fig. 294. — Capillaire du mésentère de la grenouille, imprégné d'argent.

a, *a*, et *b*. Petits orifices ou *stomates* (Frey).

Une question controversée est de savoir si cet endothélium repose, par sa surface externe, sur une membrane hyaline, amorphe, qui serait l'homologue de la membrane basale que possèdent les divers épithéliums; une pareille membrane vitrée paraît exister en effet sur quelques capillaires; elle doit être considérée comme produite par les cellules endothéliales sus-jacentes; mais ce n'est pas une formation constante.

Question de l'existence d'une *vitrée*.

Adventice et gaine lymphatique. — Il en est de même de ce qu'on a appelé l'*adventice des capillaires* (ou *périthélium* d'Eberth). Autour des gros capillaires, faisant transition vers les veines ou vers les artères, on observe, en dehors de l'endothélium, des cellules fusiformes ou étoilées, qui sont appliquées

Adventice de cellules conjonctives.

sur le petit vaisseau (fig. 295); ce sont des cellules du tissu conjonctif ambiant disposées de façon à former au capillaire une gaine incomplète (*c*, fig. 295), mais qui, en se rapprochant des veinules et des artérioles, peut devenir plus complète, c'est-à-dire constituer un réseau de cellules étoilées doublant et soutenant l'endothélium.

Autour des capillaires des centres nerveux, cette adventice des capillaires arrive à prendre la disposition d'une gaine véritable, formée de tissu conjonctif réticulé, et connue sous le nom de *gaine périvasculaire* de Robin et de His, ou de *gaine lymphatique*, car elle limite un espace situé entre elle et le capillaire proprement dit, espace qui est plein d'un liquide analogue à la lymphe (voir *syst. nerveux*).

Gaine périvasculaire.

Mais dans le plus grand nombre des organes, la paroi du capillaire n'est formée que par la mince couche de cellules endothéliales soudées par leurs bords (fig. 291); cet endothélium représente la *membrane vasculaire primitive*, celle que possède tout vaisseau sanguin, celle en l'absence de laquelle il n'y a réellement pas de vaisseaux sanguins, mais de simples lacunes sanguines. Il peut arriver en effet que l'endothélium disparaisse, soit résorbé, et que le sang circule dans de simples espaces, sans parois propres, creusés entre les éléments des tissus. Cette disposition se réalise à un haut degré dans la formation placentaire, chez les rongeurs notamment, où on voit le sang maternel répandu et circulant dans des lacunes entre les cellules ectodermiques fœtales qui forment ce que nous avons appelé l'*ectoplacenta*. Mais en dehors de cette disposition, qui se rapporte à des processus tout à fait spéciaux, il est extrêmenent rare que les espaces capillaires sanguins ne soient pas limités par des cellules, par la *membrane vasculaire primitive*.

Cet endothélium est la membrane vasculaire primitive.

Fig. 295. — Vaisseau capillaire pris dans un faisceau du nerf sciatique du chien.

s. Globules rouges dans son intérieur. — *n*. Noyau de la paroi du capillaire. — *c*. Cellule de tissu conjonctif appliquée sur la surface externe du capillaire. — Grossissement de 600 diamètres (Ranvier).

Capillaires dits embryonnaires. — Si, chez l'adulte, cette membrane vasculaire primitive affecte les caractères d'un endothélium, il est cependant quelques exceptions, caractérisées par ce fait que les cellules en question ne sont pas soudées par un ciment précipitant les sels d'argent ; ces cellules sont alors à l'état de simples plaques de protoplasma avec noyeau, plaques contiguës et jusqu'à un certain point continues par leurs bords, de sorte qu'il est impossible, par la nitratation ou argentation, d'obtenir le desssin de leurs lignes-limites ; on dit alors que ces capillaires ne sont pas nitratables. Capillaires non *nitratables.*

C'est le cas pour tous les vaisseaux de l'embryon, ce qui montre que la présence du ciment intercellulaire est le résultat d'une différenciation, d'une élaboration qui n'a pas lieu aux premiers stades de l'évolution des éléments de la membrane vasculaire primitive. Or, cet état embryonnaire des capillaires persiste, chez l'adulte, dans deux organes : d'une part dans les capillaires des glomérules du rein (Hortolès, 1881) ; et d'autre part dans les capillaires du foie (Ranvier, 1885). Tous ces capillaires, à l'état embryonnaire, présentent une très faible résistance aux pressions excentriques, au moins quand il s'agit d'injections artificielles; aussi est-il difficile d'injecter, sans ruptures, soit un embryon, soit les réseaux capillaires hépatiques, soit le peloton capillaire des glomérules du rein. Fragilité extrême de ces capillaires

Circulation et diapédèse au niveau des capillaires. — Nous avons déjà décrit (p. 605) la circulation dans les capillaires du mésentère de la grenouille. Puisque nous venons de parler des stomates et stigmates de l'endothélium des capillaires (p. 673), nous devons décrire ici la diapédèse qui est la cause de ces petits orifices temporaires. La diapédèse, en effet, n'est pas seulement un phénomène pathologique (inflammation) ; elle se produit aussi normalement, quoique sur une échelle moindre que dans le processus inflammatoire, et nous savons (p. 41 et 343) que telle est la principale origine des *cellules migratrices* des tissus, et notamment du tissu conjonctif. Elle ne se produit pas seulement au niveau des capillaires, mais aussi à travers les parois des veinules et peut-être des artérioles. Mais La diapédèse est un phénomène physiologique.

son étude est surtout facile sur les capillaires du mésentère de la grenouille.

Sa découverte par Cohnheim.

Ce singulier phénomène a été découvert par Cohnheim en 1867. Pour l'observer, il faut curariser une grenouille et préparer son mésentère comme pour l'étude de la circulation (p. 605). L'exposition à l'air produit une rapide inflammation de cette membrane. Alors les petits vaisseaux se dilatent, la circulation s'y ralentit, et les globules blancs s'accumulent contre la paroi des petites veines ou des gros capillaires (p. 647). Quoi qu'il en soit, en bornant l'observation aux capillaires, on s'aperçoit bientôt que

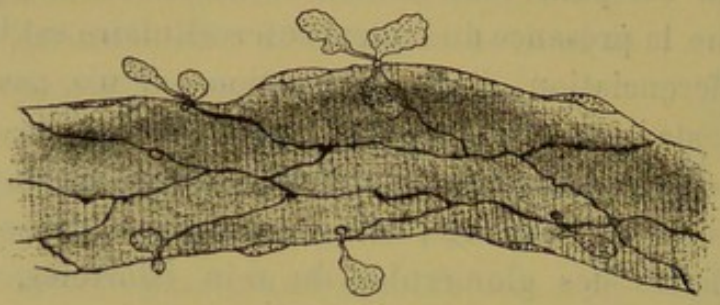


Fig. 296. — Passage des leucocytes à travers les parois d'un capillaire (*diapédèse*) d'après Arnold (Metchnikoff)

Description.

le volume de certains de ces globules blancs diminue, mais en même temps on voit apparaître, sur le contour extérieur de la paroi capillaire, une pointe protoplasmique qui devient de plus en plus saillante, s'épaissit, grossit. Cette apparition d'une petite masse extra-vasculaire (fig. 296) correspond toujours au point intravasculaire où est un globule blanc dont le volume diminue, et on peut se convaincre que le grossissement de la masse externe est en raison directe de la diminution de la masse interne (fig. 297). En un mot, on assiste au travail amiboïde par lequel un globule blanc émet un pseudopode qui traverse la paroi capillaire, émerge en dehors du vaisseau, et par lequel toute la substance du globule passe graduellement dans ce pseudopode. A un moment donné, il ne reste plus rien du globule dans l'intérieur du vaisseau; la diapédèse de cet élément est accomplie.

C'est bien un phénomène d'amiboïsme.

On avait pensé tout d'abord, et quelques auteurs soutiennent encore aujourd'hui que les globules blancs sont passifs dans cet acte, où le rôle essentiel serait joué par la pression

sanguine, expulsant les leucocytes à travers des orifices préexistants ; mais, d'une part, ces orifices ne préexistent pas (p. 673) ; et d'autre part, sur des batraciens curarisés jusqu'à la mort, et dont le cœur vient de s'arrêter, c'est-à-dire alors qu'il n'y a plus de pression, plus de circulation, on observe la diapédèse des globules blancs dans des capillaires où le sang est arrêté (Metchnikoff, fig. 297). Du reste, quand on est familiarisé avec les mouvements amiboïdes et leurs singulières activités (p. 32-45), il est impossible de songer à assigner une autre cause à la diapédèse des globules blancs.

Tout autre est la diapédèse *passive* des globules rouges.

Une preuve est du reste fournie par la *diapédèse des globules rouges*. Celle-ci ne s'observe jamais au début de l'expérience. Mais quand les globules blancs ont produit dans la paroi capillaire de nombreuses perforations (fig. 296), il n'est pas rare, vers la fin de l'expérience, de voir des hématies s'engager dans ces perforations. La diapédèse de ces derniers éléments se passe alors d'une manière bien différente de celle que nous venons de décrire pour les leucocytes, et tout montre que cette fois l'élément est bien passif, qu'il obéit à la pression sanguine. On voit, en effet, un globule rouge engagé à moitié dans un orifice, une partie de sa masse étant encore en dedans du vaisseau, alors que l'autre partie est au dehors. Souvent alors la partie interne, battue par le torrent circulatoire, est détachée, entraînée par la circulation, tandis que la partie externe devient libre. D'autres fois, l'hématie passe tout entière par la filière et tombe au dehors, mais plissée, déformée, ne reprenant que rarement sa forme normale.

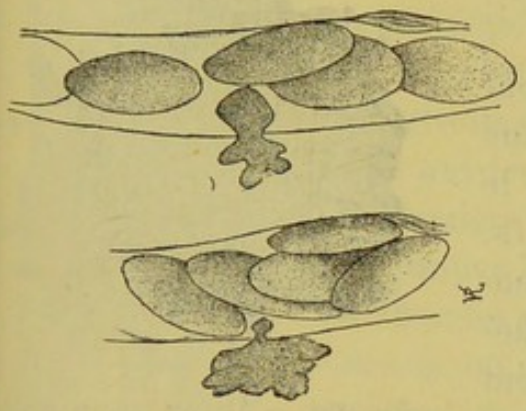


Fig. 297. — Diapédèse d'un leucocyte à travers les parois d'un capillaire, dans lequel le sang est immobile (Metchnikoff).

Sort ultérieur des globules rouges.

Rouget (1874) a étudié avec soin le sort de ces globules rouges sortis par diapédèse passive ; ils commencent bientôt à s'altérer, nouvelle preuve qu'ils ont subi une violence fatale ; les globules

blancs, au contraire, à peine sortis, montrent de plus belle leur activité amiboïde, et s'il se trouve dans leur voisinage un globule rouge ainsi déformé et mortellement atteint par le fait de sa diapédèse, les globules blancs l'attaquent, et, par phagocytose, s'incorporent sa substance.

Réseaux caractéristiques.

Réseaux capillaires. Calibre des capillaires. — Les capillaires se bifurquent et s'anastomosent de manière à former des *réseaux* à mailles plus ou moins larges, et de formes le plus souvent caractéristiques pour chaque tissu. Nous avons déjà décrit les réseaux capillaires des glandes (p. 298, 299), des lobules de tissu adipeux (fig. 185, p. 413), ceux des muscles striés (p. 567), des muscles lisses (p. 597).

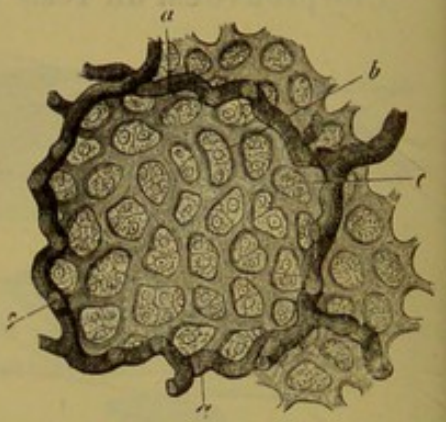


Fig. 298. — Alvéole pulmonaire d'un veau.

a. Vaisseau des parois alvéolaires. — *b*. Réseau capillaire. — *c*. Cellules épithéliales (Frey).

Abondance des capillaires en raison de l'activité du tissu.

En général, ces réseaux sont d'autant plus serrés que l'organe auquel ils appartiennent est le siège d'échanges plus actifs. Ainsi, dans les alvéoles pulmonaires (fig. 298), où se fait l'hématose, les capillaires forment une véritable nappe sanguine, car le réseau vasculaire est si serré que ses mailles sont souvent moins larges que les capillaires qui les circonscrivent. Dans les centres nerveux (moelle et encéphale), la richesse du réseau capillaire sanguin traduit très nettement les différences d'activité fonctionnelle des substances grise et blanche (p. 366) : dans la substance grise, les capillaires sont si nombreux par comparaison à la substance blanche, que, sur une coupe de pièce injectée, on peut, rien que par les différences de teinte produites par l'injection, reconnaître la topographie des parties blanches et grises.

Comme présentant des dispositions caractéristiques, il faut encore citer les réseaux capillaires des parties suivantes : villosités intestinales (fig. 299), où les capillaires forment un réseau superficiel placé immédiatement au-dessous de l'épithélium ; papilles du derme et de certaines muqueuses ; les capillaires y

montent sous forme d'anses qui se recourbent pour se continuer avec une veinule centrale (fig. 66, p. 222, et fig. 138, p. 291); les capillaires des follicules lymphatiques (voir ci-après la fig. 327); les capillaires du lobule hépatique, lesquels sont disposés en un réseau convergent de la périphérie du lobule (veine porte) vers le centre (veine sus-hépatique).

Le *calibre* des capillaires varie selon les animaux (en rapport avec les dimensions des hématies) et chez un même animal selon les organes. Chez l'homme les plus petits se rencontrent dans le système nerveux central, dans la substance grise, où on les voit n'avoir qu'un diamètre de 6 μ et même de 5,5; les globules ne peuvent franchir ces étroits défilés que grâce à leur élasticité qui leur permet de se mouler dans la lumière vasculaire; dans les glandes on trouve les dimensions moyennes de 9 à 12 μ; les plus larges sont dans la moelle des os, où ils atteignent 25 μ et plus (ci-dessus, p. 460). Nous avons vu que certains tissus n'ont pas de réseaux capillaires, pas de vaisseaux (cartilages, p. 423).

Calibres très variables.

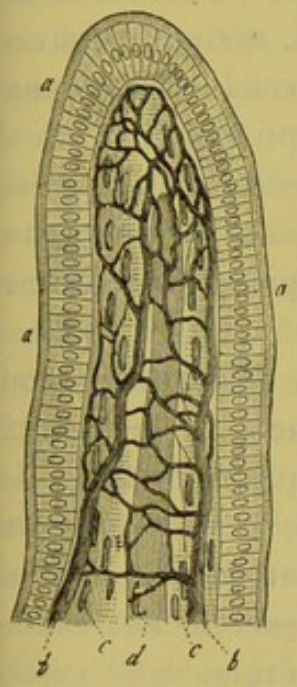


Fig. 299. — Villosité intestinale.

a. Épithélium cylindrique à plateau. — *b*. Réseau capillaire. — *c*. Couches longitudinales de fibres musculaires lisses. — *d*. Chylifère central (Frey).

Importance des capillaires. Systèmes portes. — Les réseaux capillaires sont la partie la plus essentielle de l'appareil de la circulation; c'est à leur niveau que se font les échanges entre le sang et les tissus, c'est là que les éléments anatomiques vivent dans le *milieu intérieur*, dans le sang (p. 602). On peut dire que tout le reste de l'appareil circulatoire n'existe qu'en vue de la circulation capillaire. Aussi Cl. Bernard a-t-il démontré qu'une substance n'agit sur l'organisme que lorsqu'elle arrive dans le réseau capillaire, c'est-à-dire au contact des éléments anatomiques : ainsi quand on injecte de l'hydrogène sulfuré dans une veine d'un lapin, ce poison, porté par le sang veineux au cœur droit et de là au poumon, s'élimine au niveau des capil-

Les capillaires sont les vaisseaux essentiels en physiologie.

laires de celui-ci et ne produit aucun effet ; si, au contraire, il est injecté dans une artère, il arrive aux capillaires généraux des tissus, agit sur les éléments anatomiques et fait périr l'animal. On sait en effet qu'il y a deux grands systèmes capillaires : celui de la circulation pulmonaire ou petite circulation, et celui de la circulation générale ou grande circulation.

Systèmes portes.

Mais, dans la grande circulation, les systèmes capillaires peuvent se multiplier, de sorte que le sang, pour aller du cœur gauche au cœur droit, traversera non un seul, mais successivement deux ordres de réseaux capillaires ; tel est le cas du sang qui passe par le foie et par le rein. Le sang qui arrive au foie a déjà parcouru le système capillaire de l'intestin, d'où il a été recueilli par la veine porte ; or, celle-ci se capillarise à nouveau dans les lobules hépatiques, dont le réseau capillaire se continue enfin avec la veine sus-hépatique.

On donne le nom de *système porte* à cette disposition, et on appelle *vaisseau porte* celui qui est ainsi interposé entre deux ordres de capillaires ; dans l'exemple en question (foie), le vaisseau porte est une veine (veine porte) ; il a la structure des veines. Dans le rein une première capillarisation a lieu au niveau du glomérule ; puis le vaisseau qui succède aux capillaires du glomérule et qui sort de ce glomérule, va se capillariser de nouveau dans la substance rénale, entre les tubes urinifères, et c'est seulement à ces derniers capillaires (capillaires interstitiels) que succède une véritable veine (veine rénale) ; en effet, le vaisseau interposé entre ces deux ordres de capillaires (glomérulaires et interstitiels) a ici la structure des artérioles ; c'est un *vaisseau porte artériel*. Ainsi le système porte hépatique est un *système porte veineux*, tandis que le système porte rénal est (chez les mammifères) un *système porte artériel*.

Vaisseaux portes, artériels ou veineux.

Chose singulière, les capillaires spéciaux de chacun de ces systèmes (capillaires hépatiques, capillaires du glomérule rénal) ont, comme il a été dit plus haut (p. 675), une constitution un peu particulière ; ils sont demeurés à l'état embryonnaire (p. 711) ; les sels d'argent n'y dessinent pas les limites des cellules constituantes.

Tissus érectiles. — Le tissu qui compose les *organes*

érectiles (portions caverneuses et spongieuses du pénis du mâle et du clitoris de la femelle) n'est pas un tissu spécial; c'est une variété de vaisseaux capillaires disposés dans une charpente conjonctive[1]. Ce n'est pas un tissu spécial,

En effet, ces organes érectiles se montrent formés de cavités dites *aréoles*, qui communiquent largement entre elles, et sont d'autre part en communication d'un côté avec des artères afférentes (*artères hélicines*, c'est-à-dire contournées en tire-bouchon, fig. 300, disposition qui est en rapport avec l'élongation qu'elles doivent subir lors de l'ampliation des organes érectiles) et d'un autre côté avec des veines efférentes. Ces cavités sont circonscrites par des cloisons de tissu conjonctif riche en fibres élastiques. L'imprégnation au nitrate d'argent montre que la surface de ces cloisons, c'est-à-dire la cavité des aréoles, est revêtue d'un endothélium identique à celui des capillaires. Le tissu érectile n'est donc, comme l'a démontré Legros (1868), autre chose qu'un réseau de capillaires très dilatés, formant une série de réservoirs dans lesquels le sang peut s'accumuler sous une forte tension (*érection*, voir les traités de physiologie).

Fig. 300. — Artères hélicines des organes érectiles (d'après Rouget).

Mais simplement un réseau de *capillaires dilatés*.

Et en effet, pendant leur développement, les tissus érectiles sont d'abord représentés par des réseaux de capillaires largement anastomosés, et dont le diamètre ne dépasse pas celui des capillaires ordinaires; mais bientôt ils se dilatent; le tissu conjonctif embryonnaire interposé entre eux s'organise en cloisons fibro-élastiques, et la disposition en réseau se transforme en celle de cavités intercommunicantes, qui a fait don- Preuve donnée par l'étude du développement.

1. Ch. Legros, *Anat. et physiol. des tissus érectiles* (Journ. de l'anat. et de la physiol., 1868). — A. Nicolas, *Organes érectiles*. Thèse d'agrégation, Paris, 1886. — Ed. Retterer, *Sur le développement du tissu érectile dans les organes copulateurs chez les mammifères* (Soc. de biologie, 25 juin 1887).

ner aux organes correspondants les noms de *spongieux* et de *caverneux*.

Cependant quelques variétés de composition.

Dans les cloisons des corps spongieux de l'urèthre, on ne trouve guère que des faisceaux de fibrilles conjonctives et des fibres élastiques; mais dans les cloisons du corps caverneux on trouve de plus des fibres musculaires lisses, en proportion très variable selon les animaux (pas du tout chez le taureau, un peu chez l'homme, beaucoup chez le chien, l'âne, le cheval). D'après Retterer, ces fibres musculaires lisses sont disposées non dans l'épaisseur des cloisons fibro-élastiques, mais à leur surface, de sorte qu'on pourrait les considérer comme surajoutées à l'endothélium, comme faisant partie de la paroi vasculaire; dans ce cas les capillaires des organes érectiles ne sont plus des capillaires typiques, mais se rapprochent de la constitution des artérioles et des veinules.

Prétendu passage direct des artères aux veines.

Prétendus vaisseaux dérivatifs. — En 1860, Sucquet a décrit des dispositions vasculaires desquelles il résulterait que, en certaines régions, on verrait des artères (artérioles) se continuer directement avec les veines, sans interposition de capillaires; c'est ce qu'il nommait *les voies de la circulation dérivative;* on trouverait de pareils vaisseaux au niveau de la dernière phalange des doigts et des orteils, aux lèvres, aux paupières, à la pointe de la langue.

Contredit par les recherches expérimentales.

L'existence de pareilles voies, larges d'un dixième de millimètre, réunissant directement la terminaison d'une artère avec l'origine d'une veine, n'est pas admissible, de par les expériences faites notamment par Vulpian et qui consistent à injecter dans les artères des spores de lycopode en suspension dans l'eau; ces spores ne passent pas dans les veines; or elles ont un diamètre de 30 à 40 μ seulement, elles devraient donc passer s'il y avait des voies dérivatives larges de 100 μ; tandis qu'on comprend qu'elles ne passent pas si en effet entre les artères et les veines sont toujours interposés de vrais capillaires, lesquels ne dépassent guère 25 μ de diamètre. Et cependant, sur les pièces finement injectées au suif, on voit bien, dans les régions signalées par Sucquet, des vaisseaux qui paraissent en effet unir directement les artères aux veines.

Explication actuelle.

Les recherches de Bourceret (1885) sont venues expliquer ces contradictions; ces prétendus vaisseaux dérivatifs, que même à la loupe on serait tenté de prendre pour des anastomoses directes veineuses, sont formés par un peloton de gros capillaires contournés, repliés sur eux-mêmes et dont l'aspect, au microscope, rappelle celui de la masse intestinale; c'est l'accolement intime de ces capillaires qui en impose à l'œil nu, ou à l'œil armé d'une loupe, leur ensemble, rempli d'injection, simulant un vaisseau unique.

2° ARTÈRES

Quand on suit un capillaire, en remontant vers l'artère qui lui a donné naissance, on voit successivement se multiplier et se compliquer les tuniques qui forment les parois vasculaires; une seule couche reste toujours semblable à elle-même, c'est la couche endothéliale qui ne présente que quelques légers changements dans la forme de ses cellules. Les capillaires purs, typiques, sont formés par ce seul endothélium; puis ils sont doublés de ce que nous avons appelé l'*adventice des capillaires*, couche incomplète de cellules conjonctives étoilées (fig. 295, p. 674). Puis à un moment donné, en remontant vers les artères, on voit d'une part cette adventice être formée non seulement de cellules, mais encore de quelques rares faisceaux conjonctifs et de fines fibres élastiques, en même temps que, d'autre part, entre elle et l'endothélium apparaît une couche de fibres musculaires lisses, disposées transversalement, c'est-à-dire dont l'ensemble est circulaire.

Passage graduel des capillaires aux *artérioles*.

Ce vaisseau n'est plus un capillaire; c'est une *artériole*, qui possède, à un état de grande simplicité, les trois tuniques caractéristiques des artères, à savoir (fig. 304, 305) : une tunique interne (réduite à l'endothélium), une tunique moyenne (essentiellement composée d'une couche de fibres musculaires lisses, fig. 303), et une tunique externe ou adventice (de tissu conjonctif représenté surtout par des cellules fusiformes et étoilées).

Composition des artérioles.

Si de l'artériole on continue à remonter, en sens inverse du cours du sang, vers des vaisseaux plus volumineux, on arrive à des

Passage des artérioles aux *artères musculaires*.

artères proprement dites, telles que les collatérales des doigts, la radiale (fig. 307, p. 689); là on retrouve ces trois tuniques, mais plus compliquées. La tunique externe est plus épaisse, et les éléments élastiques et conjonctifs y dominent relativement aux cellules qui sont devenues plus rares; la tunique moyenne est formée de plusieurs couches de fascicules de fibres musculaires lisses (fig. 301) avec éléments conjonctifs interposés; enfin la tunique interne est représentée par l'endothélium doublé d'une couche de tissu conjonctif. De ces différentes particularités, la plus caractéristique est la composition musculaire de la tunique moyenne; c'est pourquoi ces vaisseaux sont dits *artères du type musculaire* (fig. 307).

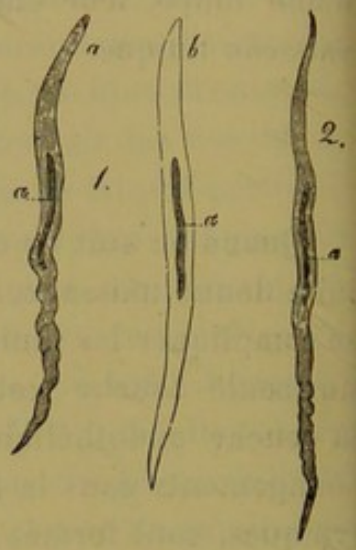


Fig. 301. — Fibres-cellules (fibres musculaires lisses) des artères de l'homme.

1. De l'artère poplitée. — *a*. A l'état normal. — *b*. Après action de l'acide acétique. — 2. Fibre lisse d'un rameau de la tibiale antérieure. — *a*. Noyau des cellules. — Grossissement de 350 diamètres (Kölliker).

En remontant plus haut encore, on arrive à des vaisseaux tels que les iliaques, les carotides, l'aorte; ici la tunique interne, supportant l'endothélium, se complique encore; mais le fait essentiel, c'est que la tunique moyenne devient de plus en plus pauvre en éléments musculaires et de plus en plus riche en éléments élastiques. Ce sont les vaisseaux dits *artères du type élastique* (fig. 308, p. 691).

Artères dites *élastiques*.

Nous avons donc à étudier successivement : les *artérioles*, les *artères du type musculaire* et les *artères du type élastique*.

Artérioles. — Les artérioles sont des vaisseaux assez petits pour que leur constitution puisse être étudiée par transparence, sans coupe, ni dissociation; les coupes sont cependant utiles pour mieux pénétrer certains détails, mais elles ne sont pas indispensables. On obtient des artérioles, comme pour les capillaires (p. 669), soit en arrachant de la surface du cerveau, un pinceau vasculaire, lequel est en effet formé d'artérioles avec les capillaires qui leur font suite, soit en examinant de minces membranes comme le mésentère d'un batracien ou

Étude facile, par transparence.

l'épiploon d'un mammifère. D'autre part, dans toutes les coupes microscopiques d'organes quelconques (système nerveux, intestins, glandes, etc.), on trouve des artérioles sectionnées dans diverses directions.

Tunique interne. — Elle est formée par une couche endothéliale semblable à l'endothélium des capillaires (fig. 303, en E) : cet endothélium repose souvent sur une mince membrane vitrée.

Simple endothélium.

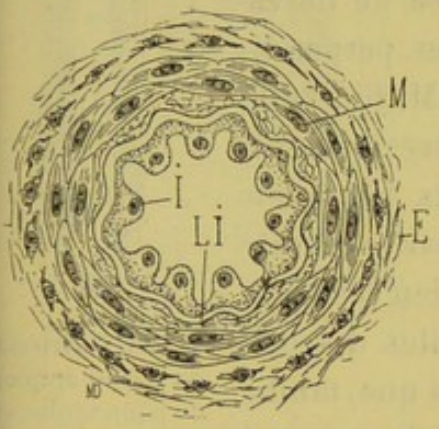


Fig. 302. — Coupe transversale d'une artériole revenue sur elle-même.

1. Tunique interne (endothélium) plissée, et dessinant, au niveau de chaque noyau, un feston saillant dans la lumière du vaisseau. — LI. Membrane élastique, limitante interne. — M. Tunique moyenne (fibres musculaires lisses). — E. Tunique externe ou adventice.

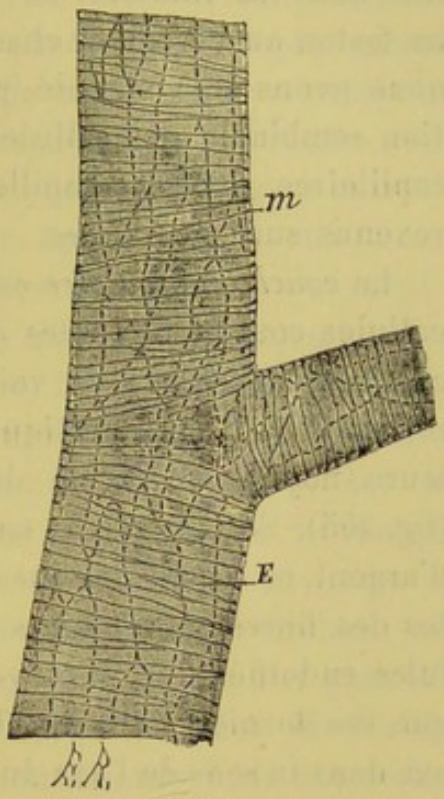


Fig. 303. — Artérioles de l'intestin du lapin, imprégnées d'argent par injection.

E. Cellules endothéliales de la surface interne (tunique interne). — *m*. Fibres musculaires lisses (tunique moyenne). — Grossissement de 200 diamètres (Ranvier).

Tunique moyenne. — Elle est composée d'une couche de fibres musculaires lisses, séparée de la tunique interne par une lame élastique, dite *limitante interne*, ou *limitante élastique*.

Limitante élastique.

Cette *limitante élastique*, quand l'artériole n'est pas distendue par le sang, est revenue sur elle-même et forme des plis longitudinaux, parallèles à l'axe de l'artériole. Aussi, sur

une artériole entière, vue en longueur, cette lame élastique ne traduit-elle sa présence que par des stries longitudinales (δ, fig. 310) ; mais sur une coupe transversale de l'artériole (fig. 302), elle se montre comme un ruban festonné interposé entre la couche endothéliale et la couche musculaire. Dans ces conditions les cellules endothéliales font saillies dans la lumière du vaisseau, dessinant un feston au niveau de chaque noyau (fig.302) ; nous avons déjà signalé (p. 672) une disposition semblable des cellules endothéliales des capillaires, dans les capillaires non distendus, revenus sur eux-mêmes.

Fig. 304. — Artériole du grand épiploon du lapin adulte, vue en coupe optique, c'est-à-dire l'objectif étant mis au point sur le bord du vaisseau ; les fibres musculaires lisses sont ainsi vues sur leur coupe optique. — Grossissement de 230 diamètres (Ranvier).

Couche de fibres musculaires lisses.

La *couche musculaire* est formée de fibres-cellules courtes et toutes disposées perpendiculairement à l'axe du vaisseau (M, fig. 302 ; *m*, fig. 303). L'acide acétique rend très évidents leurs noyaux en forme de courts bâtonnets (fig. 305). Sur les pièces traitées par le nitrate d'argent, ce réactif dessine aussi bien les limites des fibres musculaires que celles des cellules endothéliales, et on voit alors que, tandis que ces dernières (E, fig. 303) ont leur grand axe dans le sens de l'axe du vaisseau, les fibres musculaires lisses sont transversalement disposées (*m*, fig. 303). On voit, de plus, que ces fibres-cellules ne sont pas placées bout à bout pour entourer le vaisseau, mais que l'extrémité de l'une commence au niveau du ventre de l'autre (fig. 302), de sorte que, par leur succession, elles dessinent des lignes en hélice ; en d'autres termes, en réunissant par la pensée les noyaux d'une série de fibres-cellules voisines, on obtiendrait non des cercles, mais des lignes obliques enroulées en hélice autour de l'artériole.

Transversales.

A disposition hélicoïde.

Comme nous l'avons dit à propos des muscles lisses en général (p. 592), une coupe peut intéresser la fibre lisse soit au niveau de son noyau, soit vers ses extrémités, là où n'est

pas le noyau, et dans chacune de ces conditions la coupe donnera une figure différente. C'est pourquoi lorsque, examinant une artériole selon sa longueur, on met ses bords exactement au point, on a une coupe optique des fibres musculaires au niveau de ces bords, et on voit (fig. 304) que cette coupe est tantôt représentée par un petit cercle simple (coupe optique d'une extrémité de fibre-cellule), tantôt par un cercle plus grand, avec une tache foncée en son centre (coupe optique du ventre et du noyau de l'élément), et on constate que ces figures se suivent et sont disposées dans l'ordre qui était à prévoir d'après l'ordonnance en hélice des fibres autour de l'artériole (fig. 304).

Aspect en *coupe optique.*

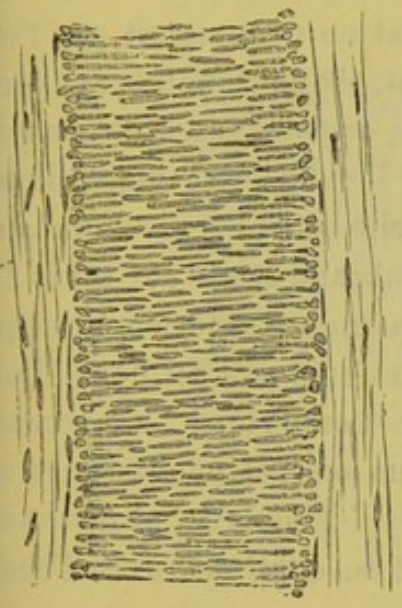


Fig. 305. — Artériole traitée par l'acide acétique pour mettre en évidence les noyaux des fibres musculaires lisses (tous transversalement dirigés) de la tunique moyenne. — Grossissement de 200 diamètres.

Tunique externe. — Sur les plus petites artérioles la tunique externe n'est qu'une adventice de cellules conjonctives étoilées; sur les artérioles de 100 μ et plus elle présente des faisceaux de fibrilles conjonctives et de fines fibres élastiques (fig. 302 et 305).

Tissu conjonctif.

Artères du type musculaire ou *artères de moyen calibre;* petites et moyennes artères. — Les artères du type musculaire (telles sont la pédieuse et la crurale, les arcades palmaires et l'humérale, pour ne citer que les artères de la base et de l'extrémité des membres) doivent être étudiées sur des coupes, qu'on peut pratiquer soit sur le vaisseau simplement desséché après avoir été fendu et étalé sur une lame de liège, soit mieux encore sur les pièces traitées par les divers réactifs durcissants. Nous prendrons comme type l'artère radiale de l'homme (fig. 307).

Étude à faire sur des coupes.

Tunique interne. — Elle n'est plus réduite à un simple endothélium plus ou moins nettement doublé d'une vitrée; cet

Endothélium doublé de la *couche striée*.

endothélium, à cellules souvent très allongées (fig. 306), repose de plus sur une couche conjonctivo-élastique avec cellules conjonctives aplaties, tous ces éléments étant disposés en stratifications parallèles à l'axe du vaisseau, de sorte que, sur les coupes, cette couche se distingue par son aspect strié (*couche striée*). Endothélium et couche striée forment l'*endartère*, et répondent à ce que Bichat appelait la *membrane commune du système à sang rouge;* il va sans dire que Bichat ne connaissait pas l'endothélium, et que sa membrane commune ne répond qu'à la couche striée de l'endartère ; mais Bichat a le mérite d'avoir reconnu que cette membrane règne sur toute l'étendue des canaux artériels et jusque dans le cœur ; et en effet nous allons retrouver l'endartère, se compliquant plus ou moins, dans les artères du type élastique, et nous verrons qu'il se continue avec l'*endocarde*.

Fig. 306. — Endothélium d'une artère d'un certain volume, du mésentère de la grenouille, rendu visible par le nitrate d'argent. — Grossissement de 350 diamètres (Kölliker).

Tunique moyenne. — Toujours limitée en dedans par la *limitante élastique interne*, elle est formée de nombreuses couches de fibres musculaires lisses, toutes disposées circulairement.

Fascicules de muscles lisses.

Dans les plus petites artères de ce type, cette *musculature* est presque pure, c'est-à-dire mêlée à très peu de tissu conjonctivo-élastique ; mais dans les artères d'un certain volume, dans la radiale par exemple (fig. 307), les fibres musculaires sont groupées en fascicules séparés par du tissu conjonctif; ce tissu conjonctif est formé de faisceaux de fibrilles, de cellules plates et de *fibres élastiques*. Ces dernières méritent une mention spéciale, car avec elles nous voyons apparaître un élément et des dispositions qui vont devenir prédominantes dans le type suivant.

Ces fibres élastiques partent de la limitante interne, parcourent la tunique moyenne en formant un réseau, et vont aboutir aux couches élastiques les plus internes de la tunique suivante, couches qui sont souvent condensées en une membrane plus ou moins nette, de sorte que la musculature paraît comprise entre deux membranes élastiques, la *limitante interne*, toujours nette et bien distincte, et une sorte de *limitante externe*, qui, en réalité, fait partie de la charpente élastique de la tunique

Charpente élastique.

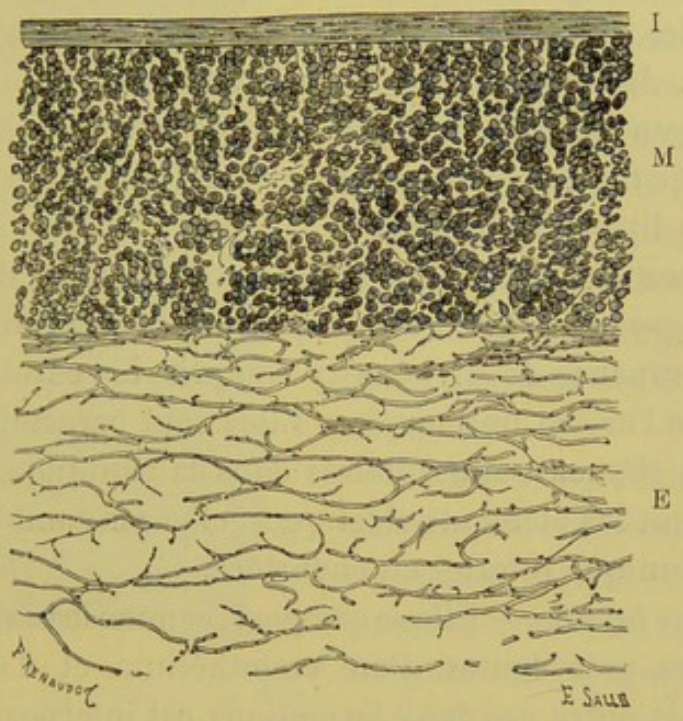


Fig. 307. — Coupe longitudinale de l'artère radiale de l'homme.

I. Tunique interne. — M. Tunique moyenne. — E. Tunique externe. — Grossissement de 150 diamètres (Ranvier).

externe (E, fig. 307). Le fait essentiel, c'est que l'appareil élastique d'une artère forme un tout dont les diverses parties sont en continuité, et qui assure ainsi l'unité anatomique de la paroi vasculaire. Nous verrons ces dispositions devenir de plus en plus accentuées avec le type suivant.

Tunique externe. — Elle est formée par du tissu conjonctif, dont les faisceaux ont en général une direction longitudinale. Sa limite interne est très nette, sa limite externe l'est moins (fig. 307), car cette tunique se continue presque insensiblement avec le tissu cellulaire lâche péri-artériel. C'est ce que

Tissu conjonctif.

Bichat avait très bien vu : « Les artères, dit-il, ont autour d'elles deux espèces de tissus cellulaires : l'un, qui est très extérieur, lâche, graisseux, les unit aux parties voisines (c'est notre tissu conjonctif peri-artériel) ; l'autre, dense, serré, filamenteux, forme la première de leur tunique (notre tunique externe). » Les anciens donnaient à cette tunique externe le nom de nerveuse, à cause de sa blancheur.

Avec réseaux élastiques.

Le fait essentiel que révèle le microscope, c'est la présence d'un réseau de grosses fibres élastiques anastomosées, présentant sur les coupes une sorte de stratification (fig. 307), plus serrée en dedans, où elle forme, au contact de la tunique moyenne, une sorte de limitante externe mal délimitée, et nullement comparable à la limitante interne, qui seule mérite bien le nom de limitante élastique.

Artères du type élastique. — Les artères du type élastique, ou *grosses artères*, sont représentées par l'aorte avec ses grandes branches de division (y compris les carotides) et par le tronc de l'artère pulmonaire. Elles sont caractérisées par la rareté des éléments musculaires dans la tunique moyenne, où prédominent les éléments élastiques, et par la complexité qu'acquiert la tunique interne ou endartère.

Complexité de l'endartère.

Tunique interne. — Elle se compose, comme la tunique interne des artères précédentes, d'un endothélium et d'une couche striée ; mais, entre ces deux formations, est interposée une nouvelle couche. On trouve donc, en allant de dedans en dehors :

1° L'*endothélium*, qui est, comme toujours, formé d'un seul rang de cellules plates (*a*, fig. 308) ; mais ces cellules ne sont plus aussi allongées, dans le sens de l'axe du vaisseau, que les cellules correspondantes des artérioles et des artères musculaires ; elles sont plus étendues transversalement et tendent à devenir aussi larges que longues. Il va sans dire qu'on ne peut guère étudier cet endothélium sur l'aorte d'un cadavre humain, car il s'altère très rapidement et se détache ; aussi, après que Henle, en 1838, eut découvert ce revêtement épithélial, fut-on longtemps avant de le considérer comme constant et formant une couche continue ; Robin, en 1849, disait ne le rencontrer que par places. Par l'imprégnation au nitrate d'argent, sur des

Endothélium contesté à tort.

mammifères récemment sacrifiés, on peut le détacher par larges lambeaux, s'assurer de sa continuité et démontrer qu'il forme un revêtement constant de la cavité vasculaire, au niveau de l'aorte comme dans toutes les autres parties des voies de la circulation sanguine.

2° La *couche sous-endothéliale*, ou *couche interne de la membrane interne* (Ranvier) ou *formation muqueuse de l'endartère* (Vialleton), laquelle est remarquable par la présence de noyaux allongés. Ces noyaux appartiennent à des cellules dont Langhans (cellules de Langhans, 1866) a mis en évidence les corps cellulaires, lesquels sont étoilés, pourvus de prolongements rameux anastomosés d'une cellule à l'autre.

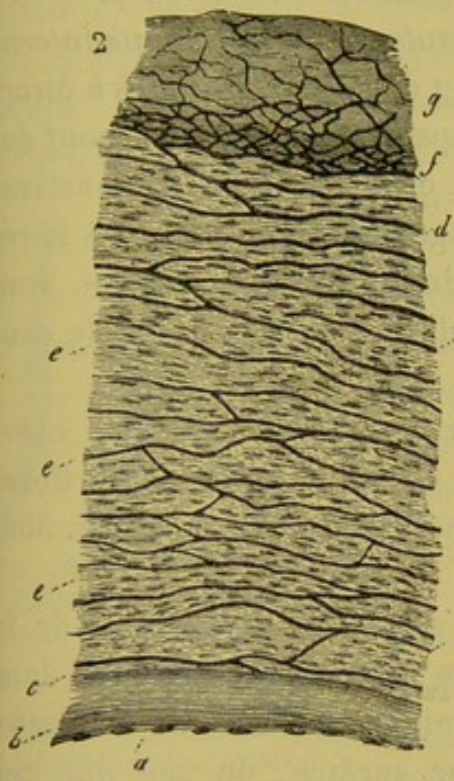


Fig. 308. — Coupe transversale d'une artère de gros calibre.

a. Endothélium. — *bc*. Tunique interne. — *d*, *d*, *d*. Lames élastiques de la tunique moyenne, avec les éléments musculaires en *e*, *e*. — *f*, *g*. Tunique externe (Frey).

Vialleton, qui a fait une étude attentive de cette couche (1885), a constaté que la substance intercellulaire y est identique à celle du tissu conjonctif embryonnaire à l'état muqueux (voir p. 354), c'est-à-dire formée de substance fondamentale hyaline et transparente (mucine), parcourue par une trame fine de fibres qu'il considère comme d'une nature intermédiaire à celle des fibres élastiques et des fibrilles conjonctives. Il donne donc à cette couche le nom d'embryonnaire ou de formation muqueuse.

Couche de tissu conjonctif muqueux.

Il a, de plus, observé que cette couche n'existe pas dans l'aorte du fœtus et de l'enfant; qu'elle est de production tardive. Pour expliquer l'apparition, après la période fœtale, d'un tissu conjonctif muqueux embryonnaire dans l'endartère, Vialleton a émis l'hypothèse que ce tissu aurait pour origine des cellules migratrices. « Le mouvement de diapédèse, dit-il,

Hypothèse sur son origine.

introduit incessamment, entre l'endothélium et la formation musculaire, des cellules migratrices. Arrivées au niveau de la portion sous-épithéliale, la plus résistante de la vitrée, ces cellules, ou sont forcées de rebrousser chemin, ou, engagées dans la portion fondamentale molle de la vitrée, s'y fixent et deviennent de jeunes cellules du tissu conjonctif. » On voit que cette question demande de nouvelles recherches.

Couche striée avec des fibres élastiques.

3° La *couche striée*, ou *partie profonde de la tunique interne* (Ranvier), est formée par un réseau de fibres élastiques à direction longitudinale, limitant des espaces dans lesquels sont des faisceaux de fibrilles conjonctives et des cellules conjonctives étoilées, le plus souvent à prolongements rameux. Les fibres élastiques, à la partie profonde de la tunique interne, vont s'unir à la membrane limitante interne, appartenant à la couche suivante.

Charpente élastique compliquée.

Tunique moyenne. — Elle est caractérisée par une *charpente élastique* très compliquée. Ce ne sont plus des fibres élastiques seulement, mais des lames élastiques (*d*, *d*, fig. 308) réunies par des fibres élastiques.

En opérant par dissociation, c'est-à-dire en s'aidant de la pince et des aiguilles pour, sur une artère qui a séjourné dans l'eau acidulée, décomposer cette tunique moyenne en lambeaux qu'on peut examiner suivant leur surface, on voit que ces

Lames fenêtrées.

lames élastiques sont *fenêtrées*, c'est-à-dire présentent des orifices plus ou moins nombreux et plus ou moins larges (fig. 160, p. 338); de plus, et autour de ces trous et dans leurs intervalles, des fibres élastiques sont appliquées sur la membrane, font corps avec elle, puis s'en dégagent et sont alors rompues, de par le mode de préparation, au moment où elles deviennent libres.

En examinant au contraire ces lames en place, sur une coupe transversale ou longitudinale de l'artère (fig. 308), on les voit disposées parallèlement entre elles et parallèlement à la limitante interne, qui ne se distingue d'elles que par une plus grande épaisseur et plus de régularité. En effet ces lames, vues en coupe, sont interrompues de place en place, ces interruptions répondant aux trous ou fenêtres sus-indiquées, et

d'autre part elles présentent des parties épaissies, des bords irréguliers, ces saillies des bords répondant aux fibres élastiques qui sont appliquées sur chacune des faces de la lame. Il est facile de suivre quelques-unes de ces fibres élastiques, de les voir se dégager d'une lame, prendre part à la formation du réseau élastique qui existe entre deux lames, et par l'intermédiaire de ce réseau, aller se souder à une autre lame voisine On compte, dans la tunique moyenne de l'aorte de l'homme adulte, jusqu'à 50 de ces lames élastiques; chez le bœuf il y en a près de 100. Les fibres du réseau élastique interposé entre deux lames et en connexion avec elles ont une direction plus généralement circulaire dans la partie interne, et longitudinale dans la partie externe de cette tunique.

Réseaux élastiques entre les lames élastiques.

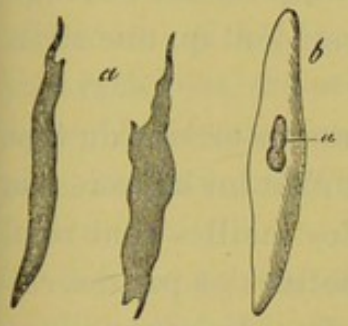


Fig. 309. — Fibres musculaires lisses de l'artère axillaire de l'homme.

En *a*. Avant l'action de l'acide acétique. — En *b*. Action de l'acide acétique mettant en évidence le noyau *a* (Kölliker).

Dans les mailles de ce réseau élastique sont des faisceaux de fibrilles conjonctives avec des *fibres musculaires lisses* (*e*, *e*, fig. 308) ; ces éléments musculaires sont tous disposés circulairement, de sorte que sur les coupes longitudinales de l'artère elles sont en coupe transversale, c'est-à-dire avec les divers aspects que présente une fibre cellule selon qu'elle est coupée au niveau de ses extrémités ou au niveau de son ventre et du noyau qu'il contient (p. 592). Les coupes transversales montrent que ces fibres musculaires sont courtes et fusiformes.

Fibres musculaires lisses transversales.

Mais on ne peut bien se rendre compte des particularités de ces éléments qu'en les étudiant étalés par dissociation, après macération de fragments de la tunique dans l'alcool au tiers par exemple. On voit alors que ces cellules, fusiformes dans leur ensemble, sont cependant très irrégulières (fig. 309) ; leurs bords sont déchiquetés, et leurs extrémités se décomposent en une série de languettes pointues, dont la disposition ne va pas cependant jusqu'à affecter une forme réellement rameuse (comparer la fig. 309 avec la fig. 301). « Leur forme

Ces fibres lisses sont de formes très irrégulières.

irrégulière, dit Ranvier, provient en partie de ce que, logées dans les mailles si compliquées du réseau élastique de la tunique moyenne, elles en prennent l'empreinte; mais leur forme pourait dépendre aussi d'une autre cause. En effet, elles ne sont pas sans analogie avec les éléments du muscle cardiaque, surtout si on les compare aux cellules musculaires du cœur de la grenouille. On pourrait dès lors les considérer comme des représentants d'une forme intermédiaire entre les cellules contractiles des petites artères et celles du cœur. Elles diffèrent cependant de ces dernières en un point essentiel : les cellules du cœur présentent une striation transversale et longitudinale, tandis que celles de l'aorte ne possèdent qu'une striation longitudinale vague. »

Tunique externe. — L'adventice des grosses artères du type élastique ne présente rien de particulier; c'est un large réseau de fibres élastiques (*f*, *g*, fig. 308) dont les mailles sont remplies par des faisceaux de fibrilles conjonctives et par des cellules plates; on y constate quelques cellules adipeuses.

Tissu conjonctif avec réseaux élastiques.

Propriétés des artères. — En résumé, les artères présentent trois tuniques bien distinctes, dont l'interne est toujours la moins épaisse, et l'externe, qui varie peu comme constitution, est relativement faible sur les grosses artères, relativement forte sur les artères moyennes (ou du type musculaire, fig. 307), et diminue graduellement d'importance sur les artérioles. C'est donc la *tunique moyenne* qui est la plus intéressante, et comme structure et comme propriété.

Tout l'intérêt se concentre sur la *tunique moyenne.*

C'est cette tunique moyenne qui est le siège des deux propriétés essentielles que la physiologie étudie dans les artères, l'*élasticité* et la *contractilité.*

Élasticité grosses artères).

L'*élasticité* est la propriété des grosses artères; elle a pour conséquence de permettre à ces vaisseaux de se laisser dilater par l'arrivée du sang que lance le ventricule. puis de revenir sur eux-mêmes après la systole ventriculaire; alors la tunique élastique restitue la force qu'elle avait emmagasinée pendant sa dilatation. Il en résulte une économie de travail pour le cœur et une plus grande régularité de la circulation; celle-ci, qui serait entièrement intermittente sous la seule influence des sys-

toles ventriculaires, tend à devenir continue par le fait de la réaction des parois élastiques. Les grosses artères ont donc, par leur élasticité, le rôle d'appareil régulateur de la circulation générale.

Contractilité (petites artères).

La *contractilité*, qui est propre aux artères de moyen et de petit calibre, et aux artérioles, a un rôle tout différent; elle règle les circulations locales, en modifiant le calibre des vaisseaux d'une région. Si la tunique moyenne de ces vaisseaux est contractée, le calibre de l'artère est diminué, l'afflux du sang est moindre dans les capillaires correspondants; il y a anémie locale; c'est ce qui a lieu sous l'influence des nerfs vaso-constricteurs. Si les fibres musculaires de cette tunique moyenne sont relâchées, ont perdu leur *tonus* (voir les traités de *Physiologie*), la pression sanguine dilate ces vaisseaux, le sang passe plus largement, afflue dans les capillaires; il y a hyperémie locale.

Cas de blessure d'une artère.

Ces propriétés élastiques et contractiles des artères nous expliquent de plus la manière dont ces vaisseaux se comportent lorsqu'ils sont blessés. Une petite incision faite, dans un sens quelconque, à une artère élastique se transforme aussitôt en un large orifice, l'élasticité amenant l'écartement des lèvres de l'incision; c'est ce qui fait le danger des blessures des artères, comparativement aux blessures des veines; ces dernières, moins élastiques, peuvent s'affaisser, tandis que l'artère demeure béante. D'autre part, la contractilité des petites artères et des artérioles permet d'arrêter une hémorragie diffuse (non l'hémorragie résultant de l'ouverture d'une artère, mais celle qui se fait en nappe par les capillaires et les artérioles d'une incision des tissus), en mettant en jeu cette contractilité, par exemple par l'action du froid ou de l'eau chaude, les muscles lisses ayant la propriété de se contracter sous l'influence des changements brusques de température.

Types structuraux très réguliers.

A ces fonctions et propriétés bien définies des artères du type élastique, ou grosses artères plus voisines du cœur, et des artères du type musculaire, ou moyennes et petites artères, plus voisines des capillaires, correspond une structure très régulière; nous voulons dire qu'on ne rencontre guère d'artères qui fassent

exception, qui présentent une structure spéciale aberrante. Nous verrons au contraire que, pour les veines, il n'y a presque pas de structure typique, ou qu'on a peine à en dégager une telle des innombrables variétés propres à chaque veine en particulier; Gimbert, dans ses études comparées de toutes les artères du corps humain (1865), ne signale en somme que des différences dans la manière plus ou moins brusque selon laquelle le type musculaire succède au type élastique; et comme artères quelque peu différentes des autres, on ne peut guère citer que les artères ombilicales et les artères ovariques, qui se signalent seulement par l'épaisseur considérable de leur musculature.

Modifications en rapport avec les différents âges.

Les variétés de structure qui, dans les limites physiologiques, sont en rapport avec l'âge des sujets, se réduisent aux suivantes : — Chez le fœtus et l'enfant, la tunique interne est à peu près nulle, réduite au revêtement endothélial; le fait est surtout sensible sur les grosses artères (ci-dessus, p. 691). — La tunique moyenne est en général plus riche en éléments contractiles chez les sujets jeunes que chez les sujets âgés; aussi les phénomènes de vaso-constriction et de vaso-dilatation sont-ils bien plus manifestes chez les premiers (facile rougeur de la face). Chez les sujets âgés, les fibres musculaires s'atrophient dans la tunique moyenne, et sont remplacées en grande partie par des faisceaux de fibrilles conjonctives; souvent, chez le vieillard, on trouve des artères, appartenant au type musculaire, dont la tunique moyenne, qui devrait être presque uniquement de fibres lisses, renferme autant et même plus d'éléments connectifs que d'éléments contractiles.

Vaisseaux et nerfs des artères. — Les troncs artériels reçoivent des vaisseaux sanguins connus sous le nom de *vasa vasorum*. Ils viennent des artérioles voisines, par l'intermédiaire du tissu conjonctif lâche qui enveloppe l'artère (tissu conjonctif péri-artériel, p. 365 et 689). Pour les gros troncs artériels tels que l'aorte, ces *vasa vasorum* sont visibles à l'œil nu sur des pièces bien injectées. Par l'examen microscopique, on constate que ces vaisseaux ne pénètrent pas très loin dans les parois artérielles, car ils se ramifient seulement dans la tunique externe

Vasa vasorum limités à la tunique externe.

ou adventice. Même pour l'aorte, ils ne paraissent pas dépasser cette tunique et arriver jusque dans la moyenne, du moins chez l'homme, car chez le bœuf tous les auteurs (Sappey, Kölliker, etc.) sont d'accord pour signaler la présence de vaisseaux au moins dans la moitié externe de la tunique moyenne. Dans l'énorme aorte de la baleine, Sappey a vu ces vaisseaux si développés, qu'on peut suivre leurs ramifications par la simple dissection.

Les artères, surtout celles du type musculaire, reçoivent de *nombreux nerfs*, la plupart à l'état de fibres de Remak (p. 813). Ceux-ci, comme tous ceux qui sont destinés à des muscles non volontaires, forment de nombreux plexus avant d'arriver à leurs terminaisons. Ainsi l'artère est entourée d'un premier plexus dit *fondamental*, qui siège dans la partie externe de l'adventice; puis vient un plexus *intermédiaire*, placé à la surface externe de la tunique moyenne; enfin, dans l'épaisseur même de celle-ci, est le *plexus terminal* ou *intra-musculaire*, qui donne les fibres terminales se mettant en rapport avec les éléments musculaires par des *taches motrices*. Nous avons fait l'étude de ces terminaisons, d'après la figure 268, p. 599.

Plexus nerveux successifs.

3° LES VEINES ET LE CŒUR

Quand on suit les capillaires en allant vers les veines, au lieu de trouver une transition graduelle comme celle que nous avons vue pour le capillaire se transformant peu à peu en artériole (p. 683), on voit le capillaire se continuer brusquement avec un vaisseau légèrement dilaté qui est une *veinule*. Cette veinule est dite aussi en ce point capillaire veineux, car elle présente un certain temps la constitution simple d'un capillaire, puis elle acquiert, d'une manière irrégulière, des éléments musculaires, et devient veinule proprement dite (*b*, fig. 310).

Transition brusque du capillaire à la *veinule*.

En suivant cette veinule vers les troncs plus volumineux, on lui voit acquérir les caractères de *veine;* mais ici nous n'avons pas des dispositions aussi régulières que pour les artères, et il n'y a pas lieu de distinguer un type structural propre d'une part aux veines de moyen calibre et d'autre part aux

Seulement deux types structuraux (*veinule* et *veine*).

veines de gros calibre. On ne peut décrire, dans tout le système veineux, que deux types généraux : celui de la *veinule* et celui de la *veine* (grosse ou petite) ; mais, par contre, après ces deux types, il est nécessaire d'indiquer la constitution particulière d'un grand nombre de veines, car chacun de ces vaisseaux diffère par quelque détail du type commun ; c'est surtout quant à la présence et à la disposition des éléments musculaires que

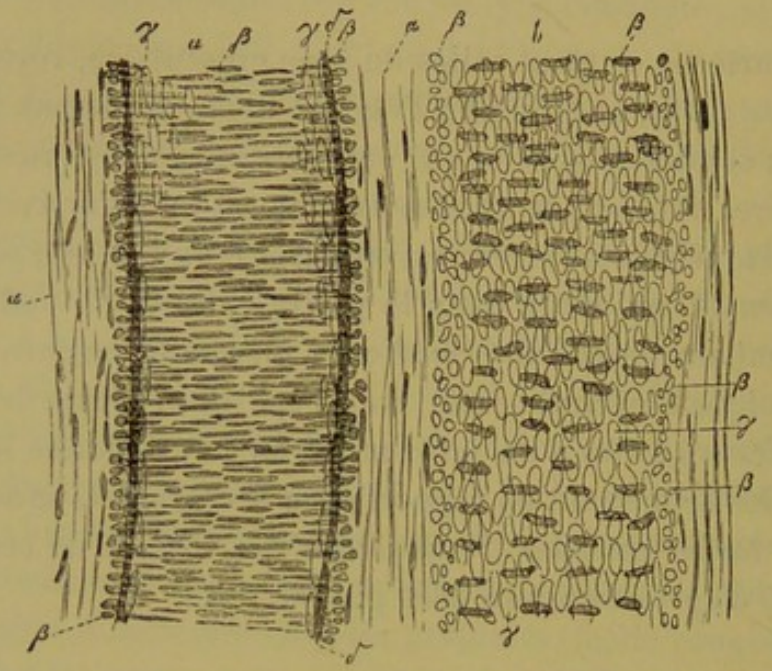


Fig. 310. — Une artériole (*a*) et une veinule (*b*) du mésentère d'un enfant, traitées par l'acide acétique.

α. Tunique externe. — β. Tunique moyenne, avec les noyaux de ses fibres musculaires lisses, vus les uns en long, les autres en coupes optique. — γ. Noyaux des cellules endothéliales. — δ. Membrane élastique, à fibres longitudinales. — Grossissement de 350 diamètres (Kölliker).

les veines offrent ces variétés infinies, qui contrastent avec l'uniformité de structure des artères, ou du moins avec la succession régulière que présentent celles-ci d'un type à l'autre (p. 695).

Veinules. — Comme les vaisseaux à sang rouge et les vaisseaux à sang noir ont des ramifications qui sont satellites les unes des autres (fig. 310), qui s'accompagnent dans leurs distributions, on donne le nom de *veinule* au petit vaisseau veineux qui accompagne une artériole. Aussi est-il facile, par exemple sur le mésentère ou l'épiploon, de voir le contraste qu'il y a entre une veinule et une artériole : d'abord la première est toujours plus large que la seconde (fig. 310) ; puis, tandis que

l'artériole de 20 à 40 μ possède toujours des fibres musculaires lisses, qui apparaissent tout à coup et qui dès lors y demeurent en formant une couche continue augmentant d'épaisseur à mesure qu'on remonte vers un vaisseau plus large, la veinule, au contraire, ne présente guère d'éléments musculaires que lorsqu'elle a un diamètre de plus de 100 μ, et ces fibres-cellules y apparaissent par places irrégulières, n'entourant qu'une

Irrégularité de constitution.

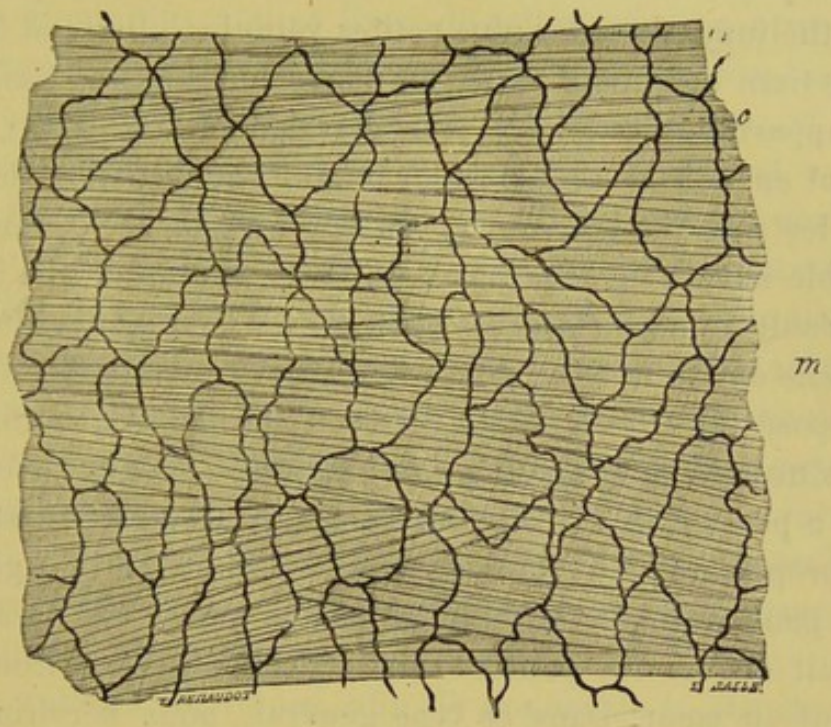


Fig. 311. — Endothélium de la tunique interne d'une grosse veine.
Veine jugulaire de lapin, imprégnée d'argent. — *m*. Fibres musculaires lisses. — *c*. Cellules endothéliales. — Grossissement de 250 diamètres (Ranvier).

partie du vaisseau, disparaissant plus loin, pour réapparaître enfin en couche continue, mais pouvant présenter par place des interruptions. A une veinule bien définitivement constituée, on peut distinguer *deux tuniques*, l'interne et l'externe, et non trois, comme sur les artérioles, parce qu'il n'y a pas ici une localisation assez nette des fibres musculaires, pour pouvoir distinguer avec précision une tunique moyenne.

Tunique interne. — Elle est réduite à l'endothélium (γ, fig. 310), dont les caractères sont à peu près les mêmes dans toute l'étendue du système veineux, de sorte que nous l'étudierons ici une fois pour toutes. Ces cellules, très allongées

Endothélium à cellules larges.

dans l'endartère (fig. 306), sont au contraire, dans l'endoveine, relativement larges ; elles sont polygonales, irrégulières, présentant parfois une profonde échancrure, dans laquelle est reçue l'extrémité d'une cellule voisine (fig. 311) ; parfois leurs bords sont sinueux et rappellent la disposition finement découpée des cellules endothéliales si caractéristiques des vaisseaux lymphatiques (fig. 93, p. 220).

Tunique externe. — Elle est immédiatement sous-jacente à l'endothélium ; dans les plus petites veinules, elle n'est formée que de tissu conjonctif ; puis les fibres musculaires lisses font leur apparition, disposées transversalement (fig. 310), mais souvent en couche discontinue ; elles sont disposées dans les zones les plus internes de la tunique externe, et comme une véritable membrane élastique limitante interne fait ici défaut, il en résulte que les éléments musculaires viennent jusque sous la couche épithéliale (fig. 310). En effet, l'élément élastique est ici disposé sous forme de fin réseau à mailles longitudinales.

Fibres lisses en couches discontinues.

Veines de moyen et gros calibre. — Nous l'avons dit, il n'y a pas à établir, pour les veines, des catégories structurales propres aux vaisseaux de divers calibres. Le type général, qu'on peut dégager des innombrables variations locales, se poursuit depuis les petites veines jusqu'aux gros troncs qui arrivent au cœur. Dans ce type général, nous décrirons une *tunique interne* et une *tunique externe*.

Tunique interne. — Dans la plupart des veines, mais non dans toutes, l'endothélium repose sur une couche conjonctive formée de cellules plates et de faisceaux de fibrilles conjonctives, avec un fin réseau élastique à fibres longitudinales. Cette couche sous-endothéliale a sur les coupes un aspect strié, mais elle est moins épaisse que la *couche striée* des grosses artères. Cet endoveine manque dans les jugulaires (fig. 311), dans la veine porte et dans les veines pulmonaires.

Endothélium avec *couche striée* sous-jacente.

Tunique externe. — Elle est limitée en dedans par un réseau élastique qui forme une lame élastique interne (*limitante interne*), mais moins nette que dans les artères, car ce n'est jamais une vraie lame, mais bien, nous le répétons, un réseau condensé. De ce premier réseau fin, partent des fibres élas-

tiques qui parcourent toute l'étendue de la tunique externe, en formant de larges mailles ; dans les mailles les plus internes sont des fibres musculaires lisses, dans les plus externes des faisceaux de tissu conjonctif. Ainsi il n'y a pas dans les veines de véritables lames fenêtrées, et pas de dispositions qui séparent nettement les régions musculaires des régions non musculaires de cette tunique, laquelle correspond donc à la fois à la tunique moyenne et à la tunique externe des artères.

Réseaux élastiques.

Les fibres musculaires lisses de cette tunique sont en général dirigées transversalement ; mais on en rencontre un grand nombre qui sont obliques (fig. 311), entre-croisées, et même parfois longitudinales. Sur les petites veines, il peut se faire que la musculature, très réduite, n'embrasse que la moitié du vaisseau, l'autre moitié n'étant formée que d'éléments conjonctifs et élastiques. Enfin ces fibres musculaires sont disposées par petits faisceaux distincts et écartés les uns des autres, et, si ces faisceaux sont le plus souvent à la partie interne de cette tunique, on en rencontre aussi d'épars jusque dans ses zones les plus externes ; c'est précisément ce qui fait que, même en prenant pour guide la distribution des éléments musculaires, il est impossible de distinguer nettement une tunique moyenne d'avec une tunique externe.

Fibres musculaires lisses irrégulièrement disposées.

Les auteurs classiques, afin de donner de la structure des veines une description symétrique de celle des artères, ont souvent décrit aux veines trois tuniques, une interne, une moyenne et une externe. Mais, avec cette manière de voir, il se trouve que, pour certaines veines, outre la tunique moyenne musculaire, ils sont forcés de décrire une tunique externe contenant aussi des éléments musculaires, ce qui, alors, fait entièrement disparaître la symétrie cherchée entre la description des veines et celle des artères.

Rappel des descriptions classiques.

D'autres, en apparence plus logiques, disent : Il convient de considérer comme tunique moyenne toute la partie de la veine qui contient des fibres musculaires ; mais alors on se trouve en présence de certaines veines qui auraient une tunique interne, une tunique moyenne, et pas de tunique externe, puisqu'on peut trouver des éléments musculaires jusque dans les couches les

Critique des descriptions classiques.

plus superficielles. Enfin il est des veines qui ne possèdent pas du tout d'éléments musculaires, ce qui amène ces auteurs à dire qu'ici la tunique moyenne est réduite à rien. Robin, qui avait été frappé de ces contradictions, avait admis dans la paroi veineuse quatre tuniques : une interne (endoveine comme ci-dessus), une tunique à fibres longitudinales conjonctives et élastiques (cette zone, dépourvue de fibres musculaires, existe dans quelques grosses veines, où l'élément musculaire est rejeté plus vers la périphérie), une tunique à fibres circulaires conjonctives et élastiques mêlées de fibres musculaires lisses, et enfin une adventice ou tunique externe. Cette subdivision complique la description sans aboutir à une notion plus générale. — Waldeyer a été un des premiers à proposer de décrire simplement deux tuniques aux veines ; cette manière de voir a été adoptée par nombre d'auteurs, et tend à devenir à son tour classique aujourd'hui, c'est pourquoi nous l'avons adoptée.

Vasa vasorum pénétrant profondément.

Les parois veineuses reçoivent des vaisseaux ; ces *vasa vasorum* pénètrent toute l'épaisseur de la tunique externe, de sorte que, dans les veines où la tunique interne est très réduite, ils arrivent jusqu'au-dessous de l'endothélium. Sans doute, y a-t-il à tenir compte de cette grande vascularité des veines, par comparaison aux artères, pour se rendre compte de l'inflammation (phlébite) relativement si facile et si fréquente des veines.

Nombreuses exceptions au type général.

De quelques veines en particulier. — La notion générale que nous venons de chercher à établir comporte un grand nombre d'exceptions. En ayant égard à leur richesse plus ou moin grande en fibres musculaires lisses, et à la direction de ces fibres, il faut signaler :

Les veines qui ont jusqu'à trois plans de fascicules musculaires : un plan interne et un plan externe longitudinaux, avec un plan intermédiaire circulaire ; telles sont, d'après Eberth, la crurale, la poplitée, l'iliaque, les mésentériques, et de plus l'ombilicale.

Les veines qui ont deux plans, l'un interne circulaire, l'autre externe longitudinal ; la veine porte, les veines rénales, la veine azygos, la veine spermatique.

Les veines qui ont des fibres circulaires et longitudinales irrégulièrement mêlées : les veines de l'utérus, les saphènes.

Les veines qui n'ont que des fibres circulaires : mammaires et en général les veines du cou. Il paraît, du reste, y avoir des variations individuelles à cet égard, car, par exemple pour la veine jugulaire interne, certains auteurs y ont constaté des fibres musculaires, que d'autres déclarent avoir cherchées en vain.

Nous ne parlerons pas ici des *sinus veineux* (sinus de la dure-mère) qui ne sont pas réellement des veines, mais des canaux creusés dans du tissu fibreux et tapissés simplement par un endothélium veineux.

Cas des *veines caves;*

Enfin les grosses veines (*veines caves*) au voisinage du cœur, présentent une structure toute spéciale. Elles ne renferment pas de fibres lisses, mais des fibres striées. Ainsi dans la cave supérieure, Bagnéris décrit trois couches musculaires, dont deux circulaires et une longitudinale interposée. — D'autre part, Stieda a trouvé, chez l'homme, le chien, le cobaye, les veines pulmonaires munies de fibres striées circulaires depuis le cœur jusqu'au poumon ; chez quelques animaux (singe, taupe, souris), ces fibres striées existeraient même sur les branches veineuses intra-pulmonaires.

Et des *veines pulmonaires.*

Valvules des veines. — La constitution des valvules des veines est très simple.

Endothélium différent sur les deux faces.

Elles sont tapissées par un endothélium sur chacune de leurs faces ; sur la face interne (celle qui regarde la lumière du vaisseau lorsque la valvule est appliquée contre la paroi veineuse), cet endothélium est semblable à ce qu'il est dans les veines en général, c'est-à-dire composé de cellules peu allongées, mais cependant plus longues que larges et avec grand axe parallèle à celui du vaisseau (fig. 311) ; sur la face externe, ces cellules ont au contraire leur grand diamètre transversal.

Ces deux revêtements endothéliaux sont doublés d'une couche striée sous-endothéliale, bien nette pour la face interne, à peine sensible sur la face externe. Le reste, c'est-à-dire la portion centrale de la valvule, est formé de tissu conjonctif avec réseaux élastiques. C'est seulement à la base de la val-

vule qu'on trouve, dans ce tissu, quelques fibres musculaires lisses.

Segment veineux avec musculature striée.

Le cœur. — Le cœur peut être considéré comme un segment veineux pourvu d'une musculature striée ; et nous venons de voir en effet que les grosses veines, voisines du cœur, renferment des fibres striées. Il se développe comme les artères et les veines, c'est-à-dire qu'il est d'abord formé d'un simple tube endothélial, identique à un capillaire. Pendant que ce tube subit les dilatations, inflexions et cloisonnements qui déterminent la formation des oreillettes et des ventricules (voir les *Traités d'embryologie*), des éléments musculaires mésenchymateux et des éléments mésodermiques (tissu conjonctif) se disposent autour de lui. Le cœur est donc, en définitive, un vaisseau, composé de trois tuniques : une interne ou endocarde, homologue de l'endartère et de l'endoveine ; une moyenne, musculaire (myocarde) ; et une externe (*feuillet viscéral du péricarde*), homologue de l'adventice des autres vaisseaux, mais qui, au lieu d'être entourée de tissu conjonctif lâche, est limité extérieurement par une séreuse (cavité péricardique), disposition en rapport avec ce fait général que séreuses et tissu conjonctif lâche sont des formations équivalentes (p. 384).

Endocarde. — L'endocarde est plus épais dans les ventricules (fig. 312), où il rappelle l'endartère, que dans les oreillettes (fig. 313), où il est équivalent de l'endoveine. Il se compose d'un endothélium, et d'une membrane propre où domine le tissu conjonctif.

Endothélium.

L'*endothélium* de l'endocarde est formé de cellules plates, comme l'endothélium des artères et des veines, avec lequel il se continue. Ces cellules sont polygonales, d'un diamètre de 30 à 40 μ.

La *membrane propre* se décompose assez nettement en deux couches, l'une superficielle, ou sous-endothéliale, l'autre profonde ou juxta-musculaire. — La *couche sous-endothéliale* (*a*, fig. 312 et 313) a sur les coupes un aspect strié, lamelleux, et se compose de faisceaux conjonctifs disposés en nappes, avec cellules plates interposées et fibres élastiques fines ; de plus, cette couche renferme des fibres musculaires lisses.

Fibres musculaires lisses de l'endocarde.

signalées pour la première fois par Schweigger-Seidel, et qui sont disposées dans des directions diverses, sous forme de petits fascicules épars et non en couche continue ; elles sont plus abondantes dans le cœur gauche que dans le cœur droit. — La *couche juxta-musculaire* (*t c*, fig. 312 et 313) est de tissu conjonctif et de fibres élastiques, plus abondantes dans les oreillettes que dans les ventricules. Cette couche se continue, sans ligne de démarcation, avec le tissu conjonctif du myocarde (*m c*, fig. 312 et 313) ; c'est dans sa partie profonde qu'on trouve le réseau des fibres de Purkinje, quand il existe (p. 586). Enfin c'est dans cette couche que se trouve le réseau vasculaire de l'endocarde, réseau formé de capillaires assez abondants.

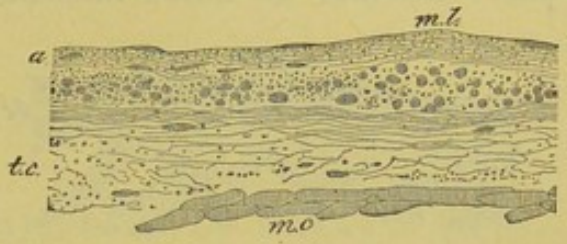


Fig. 312. — Endocarde du ventricule gauche de l'homme.

a. Couche superficielle. — *tc*. Tissu conjonctif fasciculé (couche juxta-musculaire). — *mc*. Fibres musculaires du ventricule. — *ml*. Fibres musculaires lisses. — Grossissement de 150 diamètres (Ranvier).

Les diverses dispositions que nous venons de signaler, et notamment la présence de fibres musculaires lisses dans l'endocarde, la présence de vaisseaux dans sa couche juxta-musculaire, sembleraient devoir nous amener à modifier la formule que nous avons donnée au début. Peut-être ne faudrait-il pas dire que le cœur est un segment veineux pourvu d'une musculature striée, mais que c'est un segment vasculaire spécial à l'extérieur duquel est surajoutée une musculature striée. Dans cette manière de vior, l'endocarde ne serait pas l'homologue de l'endartère ou de l'endoveine, mais l'homologue de toute la paroi vasculaire, soit veineuse, soit artérielle, et à cette paroi vasculaire cardiaque on pourrait distinguer une tunique interne (endothélium de l'endocarde), une tunique moyenne (la couche sous-endothéliale avec les fibres musculaires lisses), et une tunique externe ou adventice (la couche juxta-musculaire). Le myocarde serait, nous le répétons, un appareil musculaire surajouté. Nous n'insisterons pas sur ces manières diverses de concevoir les choses. Ces conceptions n'ont qu'une

Homologies du cœur et des autres vaisseaux.

valeur mnémonique; en réalité, de même que la structure des veines est un type à part, autre que celui des artères, de même la constitution du cœur est propre à cet organe et ne saurait se ramener ni au type artériel, ni au type veineux. Nous allons voir qu'il en est de même des valvules du cœur.

Replis de l'endocarde.

Les *valvules du cœur* sont une dépendance de l'endocarde, dont elles peuvent être considérées comme des replis. Elles sont en effet composées, sur chaque face, d'un endothélium avec une couche sous-endothéliale lamelleuse, qui ne paraît pas renfermer de fibres musculaires lisses. Entre ces deux couches lamelleuses et les réunissant est une nappe intermédiaire formée de tissu conjonctif. Dans les valvules auriculo-ventriculaires, ce tissu conjonctif prend par places l'aspect nettement fibreux ou tendineux (p. 396), car il représente les petits tendons des muscles papillaires ou colonnes charnues du ventricule. D'après les recherches de Darier (1888), les valvules du cœur ne renferment jamais de vaisseaux, à l'état normal; à l'état pathologique, on peut trouver, dans toute l'étendue des valvules sigmoïdes aortiques et de la mitrale, des vaisseaux qui résultent d'une néoformation sous l'influence de l'inflammation.

Fig. 313. — Endocarde de l'oreillette gauche de l'homme.

. Couche superficielle. — *tc*. Tissu conjonctif fasciculé (couche juxta-musculaire). — *mc*. Fibres musculaires de l'oreillette. — *ml*. Fibres musculaires lisses. — Grossissement de 150 diamètres (Ranvier).

Pas de vaisseaux dans les valvules normales.

Myocarde. — Nous en avons fait l'étude complète (y compris celle de ses nerfs) à propos du tissu musculaire (p. 582).

Péricarde. — Comme toutes les séreuses (p. 371), le péricarde est formé par un feuillet viscéral et un feuillet pariétal. Chacun de ces feuillets comprend une couche endothéliale et une membrane propre.

Endothélium remarquable par l'irrégularité des cellules.

La *couche endothéliale* est formée de cellules plates, qui présentent, après imprégnation par le nitrate d'argent, des lignes-limites très ondulées, à découpures multiples, avec engrenages complexes de chaque cellule dans ses voisines; ces

dessins intercellulaires rappellent, notamment chez la grenouille, les découpures des jeux de patience, et les noyaux des cellules sont irrégulièrement disposés, tantôt au centre de la plaque cellulaire endothéliale, tantôt dans un de ses prolongements. Ces cellules n'ont guère que 20 μ de diamètre chez l'homme. Cet endothélium repose sur une *membrane vitrée*, ou membrane basale, hyaline, plus épaisse sur le feuillet viscéral que sur le feuillet pariétal (Lacroix).

La *membrane propre* est de tissu conjonctif, dans lequel on rencontre un assez grand nombre de cellules adipeuses.

CHAPITRE XXXIII

DÉVELOPPEMENT DES VAISSEAUX ET HÉMATOPOIÈSE

Origine commune des hématies et de l'endothélium vasculaire.

L'origine blastodermique est la même pour les vaisseaux primitifs (endothélium) et pour les globules rouges; puis lorsque, après leur apparition, ces vaisseaux s'étendent et se développent par des bourgeons endothéliaux, ces bourgeons sont encore, dans un grand nombre de cas, le siège de formation de globules rouges. C'est pourquoi nous devons étudier simultanément le développement des vaisseaux et l'hématopoièse.

Cette solidarité histogénétique ne persiste cependant pas indéfiniment, et chez l'adulte la rénovation incessante des hématies devient indépendante de toute néoformation vasculaire. C'est alors que la question de l'origine des hématies devient un des problèmes les plus délicats de l'histologie, notamment pour ce qui est des vertébrés vivipares. En effet, il ne faut pas oublier que les vertébrés ovipares ont des globules nucléés et des hématoblastes nucléés, tandis que chez les vivipares ces deux éléments sont dépourvus de noyau; on peut donc concevoir que l'hématopoièse soit différente chez les uns et chez les autres, puisque les hématies des uns et celles des autres ne sont pas des éléments morphologiquement équivalents.

Indépendance ultérieure de ces formations.

Hématies identiques chez les embryons de tous les vertébrés.

Mais, chez les embryons de tous les vertébrés, cette équivalence existe; les hématies possèdent un noyau chez les ovipares comme chez les vivipares à l'état embryonnaire. Par suite, l'ordre de cette étude doit être le suivant en établissant nos divisions d'après la nature des globules sanguins : 1° formation primaire du sang (globules nucléés) et des vaisseaux chez l'embryon; phénomènes communs à tous les vertébrés; 2° formation secondaire des hématies chez les ovipares ; 3° formation secondaire des hématies chez les vivipares.

1° FORMATION PRIMAIRE DU SANG ET DES VAISSEAUX CHEZ L'EMBRYON

C'est surtout chez les oiseaux et chez les mammifères que la première apparition des vaisseaux et du sang a été étudiée (voir ci-dessus p. 213); mais les observations faites sur les autres vertébrés paraissent donner des résultats concordants.

Premiers germes vasculo-sanguins.

Chez les oiseaux, les premiers germes vasculaires sont dits *îlots de Wolff*, du nom de l'embryologiste qui les a décrits pour la première fois (1759). Ces îlots, dont nous allons rechercher l'origine, sont formés simplement par des agglomérations de cellules primitivement toutes semblables, puis qui se différencient, les unes devenant parois vasculaires (endothélium, paroi de capillaire), les autres globules rouges (hématies nucléées); les vaisseaux capillaires ainsi produits s'étendent et se transforment graduellement en veines, en artères, ou demeurent à l'état de capillaires; en même temps, les premiers globules rouges (hématies nucléées) se multiplient par division. — Nous avons donc à étudier : les îlots de Wolf; l'évolution des premiers vaisseaux formés; la multiplication des globules rouges.

Ilots de Wolff. — Nous renvoyons aux traités d'embryologie pour ce qui est de la distribution topographique des îlots de Wolff dans l'*aire opaque*, c'est-à-dire surtout dans les parois de la vésicule ombilicale. L'essentiel, au point de vue histologique, c'est de déterminer aux dépens de quel feuillet blastodermique ils prennent naissance ; on les voit apparaître entre

le mésoderme et l'endoderme (IW, fig. 90, p. 212), et nombre d'auteurs ont pensé qu'ils provenaient du mésoderme; mais il n'y a plus de doute à avoir aujourd'hui sur cette question : ce sont des végétations endodermiques qui leur donnent naissance (fig. 90); nous avons pu, aussi bien chez le poulet que chez les mammifères (cheiroptères), suivre tous les détails de multiplications locales des cellules endodermiques, d'où production, à la surface externe de l'endoderme, entre lui et le mésoderme, d'amas de cellules étroitement serrées les unes contre les autres. La figure 90 (p. 212), en A et B, représente, en coupe, deux stades successifs (IW, et VS) de la production de ces amas cellulaires dits îlots de Wolff[1]. Quand on examine le blastoderme en surface, ces amas apparaissent comme autant de taches sombres isolées (AV, fig. 314); mais bientôt ces taches, ou *îlots de Wolff*, émettent des prolongements qui se rejoignent, s'anastomosent d'une tache à l'autre, et l'ensemble forme bientôt un *réseau :* les îlots de Wolff ne sont plus que les nœuds de ce réseau de *cordons cellulaires.*

Les îlots de Wolff sont d'origine endodermique.

Ces îlots se disposent en réseau (*cordons de Wolff*).

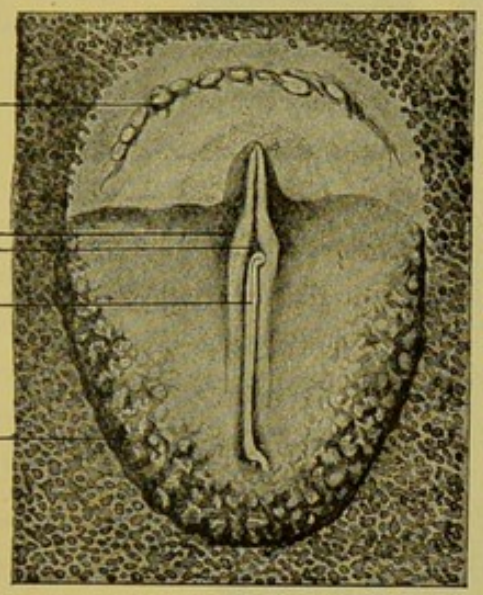


Fig. 314. — Apparition des îlots de Wolff (AV), sur le blastoderme du poulet, à la vingtième heure de l'incubation.

La figure représente l'*aire* transparente, encadrée en arrière (en bas sur la figure) par l'*aire vasculaire* à son début (AV). Dans l'aire transparente on voit, en CA, un croissant d'accroissement appartenant à l'endoderme; en LM, la première indication des lames médullaires; en CH, la corde dorsale, sous la forme d'un trait noir; et en *pp*, la ligne primitive (d'après Mathias Duval, *Atlas d'Embryologie*).

Ilots et cordons ont la même composition; ils sont formés par une agglomération de jeunes cellules, étroitement pressées

1. Mathias Duval, *Atlas d'embryologie.* 1889. — *Études sur l'Embryologie des Cheiroptères* (Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 1896).

les unes contre les autres, de sorte qu'on a pu les prendre pour des masses plasmodiales ; mais en réalité les cellules sont bien distinctes. Bientôt une différenciation nette se fait entre elles. — Celles qui sont à la périphérie, à la surface de l'îlot ou du cordon, se soudent entre elles, s'aplatissent, s'étalent ; leurs noyaux deviennent fusiformes ; et ainsi est constituée une paroi

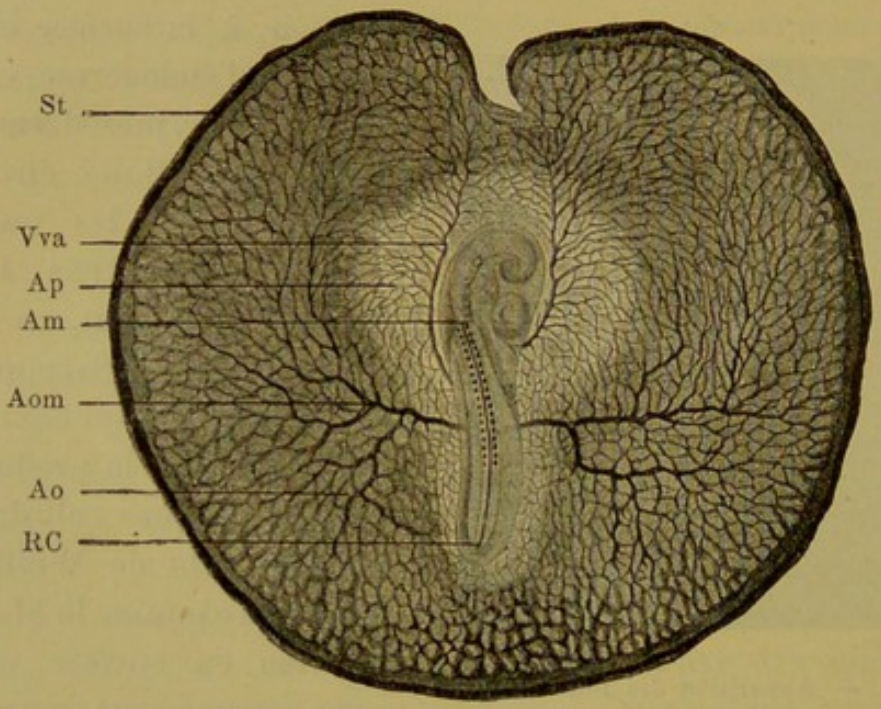


Fig. 315. — Les îlots de Wolff se sont anastomosés en cordons, puis transformés en réseau vasculaire (fin du second jour de l'incubation).

On voit au centre de la figure l'*aire transparente* (Ap), dans l'axe de laquelle est le corps de l'embryon, voilé, dans sa région antérieure, par l'amnios (Am, bord libre du capuchon céphalique de l'amnios). — Cette aire transparente est entourée d'une large *aire opaque* (Ao) ou aire *vasculaire ;* celle-ci est bordée par un *sinus terminal* (St), et ses réseaux capillaires sont en connexion avec les artères omphalo-mésentériques (Aom) d'une part, et avec les veines vitellines (Vva, veine vitelline antérieure). — RC, extrémité postérieure (renflement caudal) de l'embryon (d'après Mathias Duval, *Atlas d'Embryologie*).

qui prend tous les caractères d'un endothélium de vaisseau capillaire, sauf que le nitrate d'argent ne dessine pas encore des lignes de séparation entre ces cellules. — D'autre part, les éléments situés en dedans des précédents s'isolent nettement les uns des autres, deviennent libres dans une faible quantité de liquide albumineux qui est produit entre eux ; le protoplasma de ces cellules, plus ou moins sphériques, se charge d'hémoglobine, prend une couleur jaune caractéristique ; on est en

Les cellules des cordons de Wolff se différencient les unes en cellules endothéliales, les autres en hématies.

présence des premiers globules rouges du sang, globules qui, nous le répétons, sont, chez les embryons de tous les vertébrés, pourvus d'un beau noyau, avec réseau chromatique, susceptible de présenter tous les phénomènes de la caryocinèse.

On le voit, les îlots de Wolff, et les cordons cellulaires qui les unissent, donnent naissance à la fois aux premiers globules rouges, et aux premières parois vasculaires, celles-ci à l'état de simples parois de capillaires.

Cette production a lieu surtout dans l'aire opaque, en dehors du corps de l'embryon ; la figure 315 représente les vaisseaux ainsi formés dans l'*aire vasculaire*, c'est-à-dire dans les parois de la vésicule ombilicale (fig. 91, p. 193). Mais des vaisseaux semblables se forment bientôt dans le corps même de l'embryon, toujours aux dépens de l'endoderme. Le cœur lui-même est représenté tout à son début par un simple tube endothélial ; seulement, lors de la formation de celui-ci, les cellules, toujours d'origine endodermique, qui vont le constituer, ne produisent pas de globules rouges, mais seulement les parois endothéliales du tube cardiaque : de sorte que le cœur, au début, ne renferme qu'un liquide transparent, sans éléments figurés ; ceux-ci lui arrivent, dès que s'établit la première circulation, des réseaux vasculaires périphériques (fig. 315) où ils ont pris naissance par le processus précédemment indiqué.

Origine du cœur.

Extension et évolution des vaisseaux. — Les premiers vaisseaux formés, toujours à l'état de simples capillaires, sont d'abord situés uniquement au contact de l'endoderme, entre lui et le mésoderme (fig. 90, p. 212) ; mais, à mesure que le mésoderme donne naissance au mésenchyme (p. 353) et au tissu conjonctif embryonnaire, ces vaisseaux pénètrent dans ce mésenchyme, l'accompagnent partout et avec lui vont se distribuer dans tous les organes en voie de formation.

Extension parallèle à celle du mésenchyme.

Cette extension des vaisseaux se fait par *végétation de leurs parois*, et non par formations isolées, indépendantes, qui viendraient se réunir aux réseaux déjà existant. Sur un point d'un capillaire, on voit les cellules endothéliales se multiplier par caryocinèse ; la paroi s'épaissit, forme un bourgeon plein, qui se prolonge en pointe vers la périphérie (*pointe d'accrois-*

Extension par végétation de la paroi.

Pointes d'accroissement.

sement; p. fig. 316 et 291), tandis que, à sa base, correspondant à la lumière du vaisseau, il s'excave puis se creuse graduellement, admettant le sang dans sa cavité. Il forme ainsi au capillaire préexistant un diverticule, qui continue à s'allonger par végétation de son extrémité libre, et émet lui-même des bour-

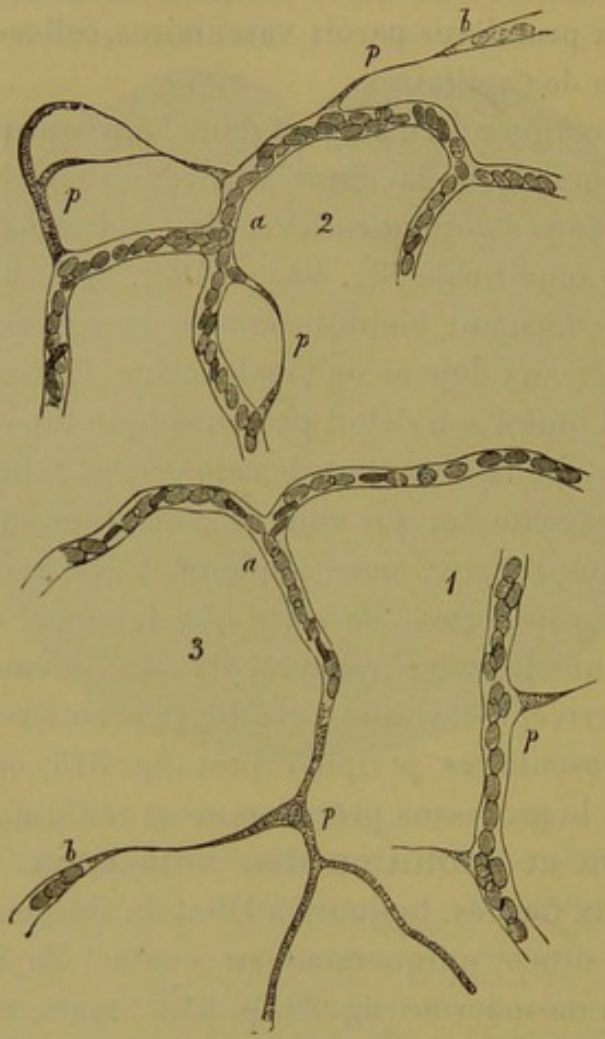


Fig. 316. — Développement des capillaires dans la queue du têtard de grenouille.

a. Capillaire formé et contenant du sang. — *b, b*. Extrémités closes de capillaires en voie de formation. — *p, p*. Pointes d'accroissement (cordons et bourgeons protoplasmiques).

geons latéraux, d'abord pleins, puis creux, et perméables au sang. Les bourgeons d'un vaisseau se rencontrent et s'anastomosent avec ceux de vaisseaux voisins (*pb*, fig. 316), et ainsi s'étend, en tous sens et dans tous les organes, le réseau vasculaire.

Le système vasculaire sanguin est bien continu.

Le système vasculaire est donc bien un *système* dans le sens histogénétique du mot; il forme génétiquement un tout

continu, comme par exemple le système nerveux (p. 18) ou le système des muscles striés (p. 542). Cette extension des vaisseaux primitifs, par exemple dans les tissus de la queue du têtard de grenouille (fig. 316), a été particulièrement bien étudiée par Golubew (1869), Rouget (1873) et Ranvier (1874)[1]. Primitivement Kölliker avait pensé que les pointes d'accroissement se mettraient en rapport avec les prolongements de cellules étoilées du tissu conjonctif, et que les cavités de ces cellules deviendraient ainsi des voies sanguines; les auteurs sus-indiqués ont montré que le réseau des cellules étoilées du tissu conjonctif ne se transforme pas en réseau vasculaire, mais que celui-ci procède par bourgeonnement du réseau capillaire préexistant.

Tout l'appareil des canaux de la circulation (y compris le cœur) est primitivement formé de vaisseaux ayant la constitution de simples capillaires embryonnaires, c'est-à-dire dont les parois sont d'une seule couche de cellules ne différant de celles des capillaires de l'adulte qu'en ce que le nitrate d'argent ne dessine pas leurs lignes de séparation (p. 675); et partout ces capillaires forment des réseaux. Pour constituer l'appareil définitif de la circulation, et notamment pour donner naissance aux gros vaisseaux, certains capillaires deviennent plus larges, tandis que leurs voisins s'atrophient et disparaissent; autour de ces larges capillaires, futures artères et futures veines, les éléments du tissu conjonctif embryonnaire, ou éléments mésenchymateux, forment d'abord une simple adventice de cellules étoilées et fusiformes; puis, parmi ces cellules, les plus internes s'allongent, se disposant transversalement à l'axe du vaisseau; leurs noyaux prennent la forme en bâtonnet caractéristique des fibres musculaires lisses (p. 353); et c'est ainsi que, par différenciation des éléments du tissu conjonctif embryonnaire, se forment les tuniques caractéristiques des artérioles et veinules, puis des artères et des veines. Nous voyons donc légitimée par le mode de formation l'idée précé-

Tout le système vasculaire est primitivement à l'état de capillaires.

1. Ranvier, *Du développement et de l'accroissement des vaisseaux* (*Archives de physiologie*, 1874).

demment énoncée (p. 97 et 707) que la paroi endothéliale est la partie primitive, la partie commune à tous les vaisseaux sanguins.

Division acinétique et cinétique.

Multiplication des globules rouges. — Pendant que les réseaux vasculaires primitifs se multiplient et s'étendent, les globules rouges contenus dans leur intérieur augmentent aussi en nombre.

Cette augmentation se fait par division des globules déjà formés. Remak, dès 1841, avait déjà constaté la division des hématies embryonnaires nucléées (p. 53); d'après la description qu'il en avait donnée (fig. 14, p. 54), ce processus de multiplication a été ensuite considéré comme le type de la division directe ou acinétique (p. 55); mais de nombreuses recherches, parmi lesquelles il faut surtout citer les travaux de van der Stricht (de Gand), ont montré que les globules rouges de l'embryon se multiplient le plus souvent par division cinétique ou mitosique (p. 57).

Cette multiplication se localise déjà dans certains organes.

Certains organes de l'embryon paraissent être des lieux où se fait d'une manière particulièrement active cette division des hématies embryonnaires, dans les capillaires. — C'est d'abord l'*aire vasculaire*, c'est-à-dire les parois de la vésicule ombilicale, région où, grâce à la pénétration des éléments nutritifs contenus dans cette vésicule, les globules sanguins trouvent un plasma favorable à leur division et à leur développement. — C'est ensuite le *foie embryonnaire* et la *rate embryonnaire*, toutes régions où la circulation est peu active et où la stase sanguine paraît, entre autres conditions, faire des capillaires de ces organes un lieu propice à l'active prolifération des cellules sanguines. Cependant très souvent des globules rouges sont entraînés dans la circulation au moment de leur division, de sorte que les hématies en mitose se retrouvent jusque dans le sang qui remplit le cœur de l'embryon.

Pas encore de globules blancs dans le sang.

Dans ces premiers stades embryonnaires, le sang ne contient, comme éléments figurés, que des globules rouges (cellules sanguines ou érythroblastes), et pas de globules blancs. D'après Van der Stricht ces derniers apparaîtraient plus tard dans la circulation; ils auraient pour origines des éléments

mésodermiques amiboïdes, des cellules migratrices situées en dehors des capillaires embryonnaires, et qui pénétreraient dans ceux-ci en traversant leurs parois.

2° FORMATION SECONDAIRE DES HÉMATIES CHEZ LES OVIPARES

Chez l'ovipare adulte les hématies ne se divisent plus.

Passé la période embryonnaire, et surtout chez l'adulte, les globules rouges du sang ne sont plus guère susceptibles de division caryocinétique ou autre. Peut-être chez quelques vertébrés inférieurs, chez le protée par exemple, y a t-il encore des phénomènes de division, puisque Ranvier a trouvé chez ce batracien des hématies renfermant deux noyaux; mais, chez la grenouille, il est évident que la plupart des globules rouges, quoique renfermant encore un noyau, ne sont plus capables de se reproduire; en effet on voit ces globules vieillir, pour ainsi dire, leur noyau perdre sa chromatine, prendre un aspect chiffonné (p. 618) et devenir inactif en tant qu'organe de la reproduction cellulaire.

Or, comme le sang de la grenouille adulte se renouvelle, comme sa masse de globules rouges se reconstitue après une abondante saignée, il est évident que de nouvelles hématies, si elles ne proviennent pas de la division des préexistantes, doivent résulter de la transformation d'autres éléments. Ces éléments, nous les connaissons; ce sont les hématoblastes nucléés, caractéristiques des ovipares, et que nous avons précédemment étudiés avec détail (p. 660). Mais si nous avons vu toutes les formes intermédiaires entre les *hématoblastes nucléés* et les *hématies nucléées* (p. 661), si nous avons ainsi assisté au dernier terme du processus hématopoiétique chez les ovipares, il nous faut remonter maintenant à ses premiers termes, c'est-à-dire rechercher l'origine de ces *hématoblastes*.

Alors les hématies proviennent de l'évolution des hématoblastes.

Origine des hématoblastes. (*Hématoblastes nucléés.*) — Or, bien avant que les hématoblastes fussent nettement connus, grâce aux études de Hayem, divers auteurs avaient entrevu, et parfois même nettement suivi, certains éléments évoluant vers la forme que Hayem devait désigner plus tard

sous le nom d'hématoblastes. Ces éléments sont les leucocytes ou globules blancs, ou, pour mieux dire, certaines formes de leucocytes. Il nous faudrait citer une longue liste de noms si nous voulions rappeler tous les auteurs qui ont plus ou moins nettement décrit des formes de passage entre les leucocytes et les hématies, depuis Donné (1842) jusqu'à Recklinghausen qui prétendait avoir réussi à suivre, sous le microscope, en chambre humide, par une observation continuée pendant plusieurs jours, la transformation graduelle d'un leucocyte en globule rouge. Malheureusement Ranvier a vainement cherché à reproduire cette expérience, quoiqu'il se soit mis exactement dans les conditions recommandées par l'auteur, et, il faut bien le dire, la démonstration de l'origine des hématies ou des hématoblastes nucléés, par transformation des leucocytes, n'a pu encore être faite par une observation aussi directe, aussi continue, mais seulement par l'étude attentive de formes qu'on peut considérer comme intermédiaires.

Faits anciennement entrevus ou supposés.

A cet égard, il faut d'abord citer les recherches de Vulpian (1877)[1] qui, après avoir fait subir à une grenouille une forte hémorragie, a étudié les éléments figurés du sang en voie de réparation ; il y a trouvé de nombreuses cellules incolores, semblables aux leucocytes, mais sans mouvements amiboïdes, rondes et un peu aplaties, ou même ovalaires et nettement aplaties ; parfois fusiformes ou en raquette (déjà des hématoblastes dans ce cas). Ces cellules incolores, mais dont les plus avancées sont déjà légèrement teintées en jaune pâle ou verdâtre, sont rares dans le sang des grenouilles normales ; mais lorsque le sang se régénère, elles apparaissent en grande quantité, et cela avant que les hématies soient revenues à leur nombre normal (voir la *crise hématoblastique* de Hayem, p. 659) ; enfin, en grandissant, elles prennent peu à peu les caractères des globules rouges.

Vulpian a vu ce qu'on nomme aujourd'hui *hématoblastes*.

Viennent ensuite les recherches plus précises encore de

1. Vulpian, *De la régénération des globules rouges du sang chez les grenouilles, à la suite d'hémorragies considérables* (Compt. rend. Acad. des sciences, 4 juin 1877).

Pouchet[1] qui, répétant les expériences de Vulpian chez divers batraciens (grenouille, triton), a retrouvé ces mêmes éléments intermédiaires, et a de plus suivi leur évolution première. En effet, il a bien distingué les diverses espèces de globules blancs, que nous avons précédemment désignées (p. 654) sous les noms de lymphocytes, de leucocytes mononucléaires, de leucocytes polynucléaires, etc. Portant particulièrement son attention sur les éléments sphériques dont le noyau remplit presque tout le corps cellulaire (lymphocytes, p. 654), il leur donnait le nom de *noyaux d'origine*, et a montré qu'ils pouvaient évoluer dans deux sens différents. — Ou bien ils grossissent, lobulent leur noyau, et deviennent des leucocytes ordinaires (évolution que nous avons précédemment indiquée pour la série des globules blancs). — Ou bien ils subissent, selon l'expression de Pouchet, la *dégénérescence hémoglobique*; ils s'allongent, deviennent fusiformes ou pointus, extrêmement altérables; à ce stade, Pouchet admet pour eux le nom d'*hématoblastes;* en même temps ils se chargent d'hémoglobine et finalement prennent la forme de disques elliptiques, aplatis, sur les deux faces desquels fait saillie le noyau qui a diminué de volume en s'allongeant et prenant lui-même une forme elliptique.

Lymphocytes (ou *noyaux d'origine* de Pouchet);

Ainsi les hématoblastes et hématies nucléées ne dériveraient pas indifféremment de toute espèce de leucocyte : c'est l'espèce dite si improprement par Pouchet *noyau d'origine*, et qu'on nomme aujourd'hui *lymphocyte*, qui est la souche commune de la double évolution qui peut se faire dans le sens soit de leucocyte ordinaire (polynucléaire), soit de globule rouge pourvu d'un noyau, mais d'un noyau qui est devenu impropre à la reproduire, car Pouchet n'a jamais, chez aucun batracien, trouvé de globules rouges en voie de division.

Leur évolution en hématoblastes.

Tissus et organes où se localise cette évolution. — Comme pour la division des hématies embryonnaires, il est des régions de l'organisme qui sont particulièrement favorables à l'évolu-

Évolution se faisant en particulier dans la moelle osseuse.

1. P.-G. Pouchet, *Note sur les leucocytes et la régénération des hématies* (Soc. de biologie, 5 janv. 1878). — *Évolution et structure des noyaux des éléments du sang chez le triton* (Journ. de l'anat. et de la physiol., 1879).

tion des lymphocytes en hématoblastes et hématies nucléées. Tels sont les tissus de la moelle des os et de la rate.

Moelle des os. — Après que Neumann, en 1868, eut attiré l'attention sur le rôle hématopoiétique de la moelle, notamment chez les mammifères (voir plus loin, p. 725), divers auteurs constatèrent que la moelle osseuse est aussi un lieu de formation active des globules rouges chez les oiseaux, les reptiles, les batraciens (principalement les batraciens anoures). Bizzozero et Torre (1880) montrèrent que les globules rouges du sang des oiseaux se forment dans la moelle osseuse, aux dépens de cellules arrondies, constituées par un noyau arrondi, volumineux et par une couche de protoplasma homogène et chargé d'hémoglobine; mais pour eux ces éléments, dont les caractères répondent bien à ceux de lymphocytes évoluant en hématoblastes, ne seraient pas des globules blancs mais de jeunes globules rouges provenant de la division des hématies préexistantes.

Lymphocytes de la moelle osseuse (hémoleucocytes ou hématoblastes).

Les recherches de Malassez (1882) sur les reptiles, les batraciens, les oiseaux, sont plus explicites à cet égard et concordent avec les faits signalés par Pouchet. D'après ces observations, le point de départ de l'évolution des hématies est une cellule remarquable par le volume relatif de son noyau, autour duquel il n'existe qu'une mince bordure protoplasmique; évidemment ce sont là des lymphocytes; Malassez désigne ces éléments simplement sous le nom de *cellules de Neumann*, ne voulant pas être trop affirmatif sur leur nature leucocytaire; et cependant il reconnaît que ce sont bien les mêmes éléments que ceux désignés par Obrastzow (1881) sous le nom d'*hémoleucocytes*, pour exprimer les liens qui les unissent aux globules blancs d'une part, aux globules rouges d'autre part. De cette cellule de Neumann, on passe à des cellules munies d'un peu plus de protoplasma, et colorées plus nettement par de l'hémoglobine. Ces cellules sont fréquemment en voie de division, fait important, car ce sont là de jeunes globules rouges, ou de jeunes hématoblastes correspondant à ceux décrits par Torre et Bizzozero, et par suite nous avons là l'explication des observations de ces deux auteurs. — On voit se montrer ensuite toutes les formes de transition vers des globules rouges ne

Phénomènes de division au cours de cette évolution.

différant des ordinaires que par leur forme moins nettement elliptique et leur noyau encore volumineux; ce sont là sans doute les derniers termes de l'évolution des *hématoblastes* nucléés de Hayem.

Rate.

Rate. — Chez les ovipares, le tissu de la rate est aussi un lieu où se poursuit d'une manière particulièrement active l'évolution des lymphocytes en hématies nucléées. Nous y reviendrons plus loin.

3° FORMATION SECONDAIRE DES HÉMATIES CHEZ LES VIVIPARES

Disparition rapide des hématies nucléées.

Chez les mammifères ou vertébrés vivipares, le sang ne renferme pas longtemps des hématies nucléées; bientôt, déjà par exemple chez le fœtus de ruminant âgé de deux à trois semaines, on constate dans le sang, en même temps que des globules rouges à noyaux (hématies embryonnaires), quelques globules rouges sans noyaux (hématies adultes); le nombre de celles-ci tend à devenir prédominant, et le sang prend peu à peu les caractères du sang adulte, les globules nucléés cessant de se reproduire, diminuant en nombre et étant définitivement remplacés par des globules *non nucléés*.

Hématies et hématoblastes *non nucléés*.

Ceux-ci, nous le savons (p. 659), ont pour origine des *hématoblastes non nucléés*. La question est donc de savoir d'où viennent ces hématoblastes. Cette question a été singulièrement compliquée, parce qu'on ne s'était pas assez attaché à cette différence essentielle entre les éléments du sang des ovipares et des vivipares, à savoir que les premiers ont un noyau et que les seconds n'en ont pas, et parce qu'on avait voulu trouver un même mode d'origine pour des éléments aussi différents, se contentant de chercher comment un leucocyte nucléé pourrait bien se transformer en hématie non nucléée en perdant purement et simplement son noyau. Or, des études plus exactes nous ont révélé un fait inattendu et qu'on aurait dû prévoir cependant; c'est que les hématies des vivipares qui, n'ayant pas de noyau, n'ont pas la valeur morphologique d'une cellule, ne proviennent pas, comme celles des ovipares, de la transformation *in toto* d'une

cellule, mais sont des *élaborations* produites par une cellule.

Grandes différences de l'hématopoièse chez les ovipares et chez les vivipares.

Il y a donc, pour la formation des hématies adultes, chez les ovipares d'une part et chez les vivipares d'autre part, les mêmes différences, pour ainsi dire, qu'entre le mode de sécrétion d'une glande holocrine et d'une glande mérocrine (p. 302). Chez les ovipares, la cellule d'origine des hématies adultes se transforme tout entière en cet élément, de même que dans la sécrétion holocrine la cellule glandulaire se transforme tout entière en produit sécrété. Au contraire, chez les vivipares, la cellule d'origine des hématies élabore ces éléments, les émet dans le sang, mais subsiste, capable de continuer une nouvelle élaboration, de même que dans la sécrétion mérocrine la cellule glandulaire survit à son travail sécrétoire et demeure pour recommencer une série de nouveaux actes de sécrétion.

Ces *élaborations hématoblastiques* ont été constatées pour la première fois par Ranvier (1874) dans l'épiploon de lapins âgés de quelques jours seulement (*cellules vaso-formatives* de Ranvier); l'élaboration y est intracellulaire ou endogène, et un processus semblable a été retrouvé dans divers tissus du fœtus (foie, tissu conjonctif embryonnaire). — Puis, chez l'adulte, dans la moelle des os particulièrement, Malassez nous a fait connaître une *élaboration hématoblastique* qui est péricellulaire ou par bourgeonnement. Nous allons donc étudier successivement les élaborations hématoblastiques intracellulaires et les élaborations péricellulaires.

Deux processus d'*élaboration hématoblastique*.

Élaborations hématoblastiques intracellulaires (*endogènes*). — Si dans cet exposé nous suivions l'ordre chronologique des découvertes, nous devrions parler d'abord des faits révélés par Ranvier au sujet des cellules vaso-formatives de l'épiploon des tout jeunes mammifères (ci-après, p. 723); mais nous devons étudier les phénomènes dans l'ordre où ils se succèdent et se commandent dans l'évolution de l'organisme, c'est-à-dire que nous commencerons par exposer ce qu'on a constaté dans les réseaux vasculaires du foie de l'embryon, et c'est seulement ensuite que nous étudierons les taches laiteuses et les cellules vaso-formatives de l'épiploon, quoique la connaissance de ces dernières formations ait été, nous le répé-

tons, le point de départ de celles acquises ensuite sur les premières.

D'une manière générale, on peut dire que l'*élaboration hématoblastique intracellulaire* (endogène) s'accomplit dans les cellules qui constituent les pointes ou bourgeons d'accroissement des capillaires embryonnaires.

Hématopoièse dans le foie. — Dans le *foie embryonnaire*, le réseau capillaire s'étend par le processus d'accroissement précédemment décrit (p. 712) d'une manière générale, c'est-à-dire par bourgeonnement des éléments de la paroi endothéliale (pointes d'accroissement); en effet, Neumann a vu, de la paroi des capillaires embryonnaires du foie, partir de grandes masses protoplasmiques, avec noyaux, lesquelles s'engagent entre les cellules hépatiques d'origine endodermique et président ainsi à l'extension du réseau vasculaire. Or, à l'intérieur de ces masses protoplasmiques, il a constaté l'apparition, par élaboration endogène, de petits éléments hyalins, qui, à la suite de modifications graduelles, deviennent des globules rouges.

Pointes d'accroissement des capillaires embryonnaires.

Reprenant récemment cette étude, Kuborn, de Liège (1890), a très nettement suivi d'une part la formation de ces bourgeons vasculaires vaso-formatifs, et d'autre part la production d'hématies dans leur intérieur. — Sur le premier point, il a vu que ces bourgeons protoplasmiques, nommés par divers auteurs *cellules géantes* du foie embryonaaire, sont tantôt en relation directe avec la paroi d'un ou de deux capillaires entre lesquels elles constituent des anastomoses, et tantôt sans relation évidente avec les vaisseaux, mais que cette dernière disposition n'est qu'apparente, et tient à ce que leur point d'union avec une paroi vasculaire a été rompu pendant la préparation (notons ce fait, que nous aurons à invoquer pour interpréter les cellules vaso-formatives de l'épiploon), de sorte qu'il considère toutes ces cellules géantes comme des prolongements nucléés des parois vasculaires. — Sur le second point, c'est-à-dire l'apparition de globules rouges dans ces bourgeons protoplasmiques ou cellules géantes, il a vu que ce processus présente différentes phases qui forment transition graduelle entre la production des hématies

Prétendues cellules géantes du foie.

embryonnaires (nucléées) et celle des hématies adultes (non nucléées).

Formation d'hématies nucléées dans le foie.

Dans une *première phase*, c'est-à-dire tant que les embryons (de mouton) ont une longueur inférieure à trois centimètres, on voit les noyaux de ces cellules géantes ou bourgeons vasculaires donner par gemmation toute une série de noyaux plus petits, sphériques, autour de chacun desquels se condense une couche de protoplasma ; celui-ci se modifie, devient homogène, hyalin, de manière à s'individualiser bientôt en autant de petites cellules hyalines qui s'imprègnent d'hémoglobine et apparaissent comme autant de jeunes globules rouges nucléés ; comme le bourgeon vasculaire s'est en même temps creusé à ce niveau et que sa cavité s'est mise en communication avec celle du capillaire dont il émane, ainsi que nous l'avons décrit précédemment pour l'extension des réseaux capillaires (p. 712), ces jeunes globules rouges se trouvent dans cette cavité, c'est-à-dire mêlés aux autres éléments du sang. On voit donc qu'ici l'élaboration hémoglobique a donné naissance à des hématies nucléées, encore semblables aux hématies embryonnaires, c'est-à-dire que les choses se sont passées dans le foie à peu près comme dans l'aire vasculaire lors de la transformation des îlots de Wolff. Mais ce n'est là qu'un *stade de transition*, relativement court, auquel succède la production des hématies non nucléées, adultes.

Formation d'hématies non nucléées dans le foie.

Dans une *seconde phase*, en effet, après que les embryons (mouton) ont atteint trois centimètres, les noyaux des bourgeons vasculaires ne subissent plus de gemmation ; et cependant on voit encore se produire (s'isoler), au milieu du protoplasma de ces bourgeons, des corpuscules sphériques imprégnés d'hémoglobine. D'abord peu distincts du protoplasma où ils prennent naissance, ces corpuscules se délimitent de plus en plus nettement, puis s'isolent et acquièrent leur indépendance ; alors ils tombent dans la cavité vasculaire qui s'est prolongée dans le bourgeon, et ils y sont reconnaissables comme hématies ou plutôt comme hématoblastes non nucléés, caractéristiques du sang adulte, du sang post-embryonnaire.

Cellules vaso-formatives. — Il nous sera maintenant facile

de comprendre la signification des *taches laiteuses* et des *cellules vaso-formatives* découvertes par Ranvier dans l'épiploon des jeunes lapins.

Taches laiteuses de l'épiploon.

Ranvier a décrit, sous le nom de *taches laiteuses*, dans l'épaisseur de l'épiploon, des agglomérations de cellules très analogues à des leucocytes; ces taches sont dans le voisinage des réseaux vasculaires en voie d'accroissement, et les unes sont déjà pénétrées par ces réseaux (taches laiteuses vasculaires), tandis que les autres ne le sont pas encore (taches lai-

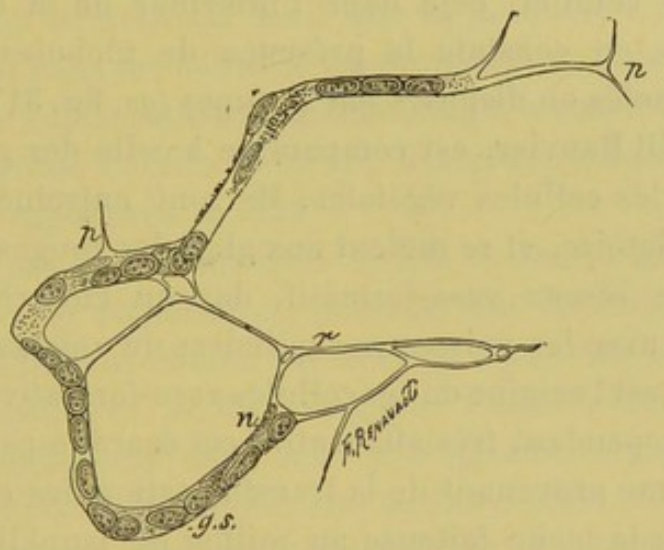


Fig. 317. — Réseau vaso-formatif du grand épiploon d'un lapin âgé de sept jours.

n. Noyau de la paroi du capillaire. — *gs*. Globules de sang. — *p*. Pointes d'accroissement. — *r*. Réseau formé par ces pointes d'accroissement. — Grossissement de 400 diamètres (Ranvier).

teuses non vasculaires); mais ces dernières sont la plupart en voie de devenir vasculaires par le fait de la présence en elles de cellules spéciales, dites *vaso-formatives*, qui président au développement d'un réseau vasculaire d'abord isolé, indépendant, puis se mettant en communication avec les réseaux sanguins du reste de l'épiploon.

Cellules vaso-formatives.

La forme la plus simple de ces *cellules vaso-formatives* est celle d'un fuseau rectiligne ou incurvé, avec des extrémités effilées; mais cet élément se complique, parce qu'il s'étend non seulement par ses extrémités, mais encore par des bourgeons latéraux ou pointes d'accroissement, et alors la cellule vaso-formative présente absolument l'aspect d'un long bourgeon

d'accroissement appartenant à un capillaire, mais qui se trouverait avoir été séparé de celui-ci. En effet, par les anastomoses de ses diverses excroissances, cette cellule vaso-formative donne naissance à un réseau vaso-formateur qui, par apparition de vacuoles dans l'axe de ses travées, puis fusion de ces vacuoles entre elles, se canalise et se transforme en un véritable réseau de capillaires embryonnaires (fig. 317). Or, avant que les capillaires où le sang circule n'abordent cette tache laiteuse, et ne se mettent en communication avec son réseau vaso-formateur, déjà dans celui-ci, déjà dans l'intérieur de la cellule vaso-formative, on constate la présence de globules rouges non nucléés, isolés ou disposés par groupes (*gs*, fig. 317). Leur production, dit Ranvier, est comparable à celle des grains d'amidon dans les cellules végétales. Ils sont entraînés par le torrent circulatoire, et se mêlent aux globules rouges de celui-ci, lorsque le réseau vaso-formatif, devenu entièrement creux, s'abouche avec les vaisseaux capillaires du voisinage.

Origine des cellules vaso-formatives.

Quelle est l'origine de ces cellules vaso-formatives? Ranvier, sans être cependant très affirmatif à cet égard, a paru les considérer comme provenant de la transformation des cellules lymphoïdes de la tache laiteuse au milieu de laquelle elles sont situées. Cependant il signalait déjà ce fait que le plus souvent chaque cellule vaso-formative se trouve dans la direction prolongée d'une branche vasculaire terminée par une pointe d'accroissement. Or, nous avons vu que dans le foie aussi on pouvait trouver des cellules vaso-formatives (cellules géantes, p. 721), en apparence sans connexions avec le réseau vasculaire préexistant, et que cependant elles devaient être considérées comme des bourgeons d'accroissement de ce réseau, bourgeons dont les connexions primitives avaient été accidentellement rompues, ou peut-être même s'étaient naturellement résorbées. Or, les recherches ultérieures de Spuler (1892), puis de François (1894) ont montré qu'il en est naturellement de même pour les cellules vaso-formatives de l'épiploon[1]. D'après Spuler, sur un épiploon qui n'a subi aucun tiraillement, les cellules

1. P. François, *Rech. sur le développement des vaisseaux et du sang dans le grand épiploon du lapin* (Arch. de Biologie de van Beneden, 1893, tome XIII).

vaso-formatives sont toujours en connexion avec des pointes d'accroissement des capillaires de la circulation générale. François admet que ces cellules peuvent se montrer, en dehors de tout accident de préparation, sans connexion avec les réseaux capillaires voisins, mais que tout porte à penser qu'elles ont à leur apparition affecté cette connexion, qu'elles ne sont que des bourgeons vasculaires séparés de la circulation générale, et dans quelques cas il a cru surprendre encore un dernier reste du fin tractus protoplasmique qui effectuait cette connexion génétique. Nous admettrons donc que la production d'hématies non nucléées dans les cellules vaso-formatives n'est qu'un cas particulier de l'élaboration hématoblastique intracellulaire telle que nous l'avons décrite pour les bourgeons d'accroissement des réseaux capillaires (p. 722).

Elles paraissent provenir des capillaires préexistants.

Ce n'est pas seulement dans le foie et dans l'épiploon que s'accomplit cette élaboration; pendant son développement, le tissu conjonctif sous-cutané est le siège d'une active multiplication de capillaires, et les bourgeons d'accroissement de ces capillaires élaborent, dans leur protoplasma, de semblables jeunes hématies ou hématoblastes non nucléés.

Hématopoièse dans le tissu conjonctif embryonnaire.

Élaborations hématoblastiques péricellulaires (*bourgeonnement*). — L'élaboration d'hématies dans les bourgeons des parois des capillaires ne dure qu'un temps; bientôt la formation des capillaires s'arrête, les voies de la circulation deviennent définitives, et un nouveau mode de production des globules rouges doit succéder au mode précédent, de même que celui-ci avait succédé à l'hématopoièse par les îlots de Wolff. Ici, comme chez les ovipares, va se produire un nouveau processus hématoblastique, et celui-ci va se localiser spécialement dans divers organes, et spécialement dans la moelle des os et dans la rate.

L'hématopoièse devient indépendante de la formation des vaisseaux.

Moelle des os. — Dans la moelle des os des vivipares, c'est-à-dire des mammifères, on retrouve les cellules de Neumann, précédemment décrites à propos de la moelle des ovipares (p. 718). Ce sont des lymphocytes qui paraissent en voie d'évolution vers la forme hématies, puisqu'ils se chargent d'hémoglobine (p. 465); mais tandis que chez les ovipares on comprend

Lymphocytes chargés d'hémoglobine, mais plus gros que les hématies.

et on a constaté cette transformation, on a peine à la concevoir chez les vivipares, puisqu'ici la cellule de Neumann est beaucoup plus grosse qu'un globule rouge, et qu'elle a un noyau, alors que le globule rouge n'en a pas. Cependant Neumann admettait cette transformation directe. Ceux qui ont cherché à la vérifier ont constaté, il est vrai (Morat, 1873), tous les intermédiaires entre les lymphocytes et les cellules de Neumann, mais de celles-ci aux hématies sans noyaux on n'a pas retrouvé les stades intermédiaires, et notamment on n'a pu assister à la régression du noyau.

Malassez (1872), reprenant cette étude, a constaté quelque chose de tout à fait différent de ce qu'on avait supposé jusque-là, et a donné de l'hématopoièse chez le vivipare adulte une explication qui paraît jusqu'à présent la seule basée sur des faits rigoureusement observés, et la seule qui fasse série avec les processus d'élaboration hématoblastique que nous venons d'étudier dans le paragraphe précédent[1].

Il a vu que, chez les mammifères, les *cellules hémoglobiques* (c'est ainsi qu'il désigne les cellules de Neumann déjà chargées d'hémoglobine, 1, fig. 318) sont beaucoup plus volumineuses que les globules rouges (deux à trois fois), et que leurs contours sont peu réguliers; on voit se produire à leur surface, sans aucune participation du noyau qui reste intact, des bourgeons à peu près sphériques, qui ont à peu près le volume des globules rouges (en 2, fig. 318); la substance de ces bourgeons (*b*, fig. 318) est, comme celle du corps protoplasmique de la cellule hémoglobique, homogène, réfringente, jaune; elle se colore par l'éosine, pâlit au contact de l'eau; en un mot, elle a tous les caractères de la substance du globule rouge, y compris sa souplesse et son élasticité. Chez chaque espèce de mammifère, le volume de ces bourgeons est en rapport avec celui des hématies (plus petits chez le chevreau que chez le lapin). Ces bourgeons se détachent de la cellule hémoglobique et, de-

Bourgeonnement de ces cellules hémoglobiques.

1. E. Neumann, *Ueber die Bedeutung des Knochenmarkes für die Blutbildung* (Centralblatt, 1878). — Malassez, *Sur l'origine et la formation des globules rouges dans la moelle des os* (Arch. de Physiol., 1882). — Van der Stricht, *Nouvelles recherches sur la formation des globules blancs et des globules rouges* (Annales de la Société de médecine de Gand, 1892).

venus libres, présentent soit la forme sphérique (*s*, fig. 318), soit la forme de poires ou de larmes avec une pointe effilée.

Mais à cette description on reconnaît immédiatement les hématoblastes non nucléés de Hayem (p. 658). Les hématoblastes des vivipares sont donc, chez l'adulte, le produit d'une élaboration péricellulaire (bourgeonnement) des cellules hémoglobiques, après avoir été, chez le fœtus et le jeune sujet, une élaboration intracellulaire des cellules vaso-formatives ; les deux ordres de faits sont comparables, et comparables avec ce qui se

Ces bourgeons sont les hématoblastes non nucléés.

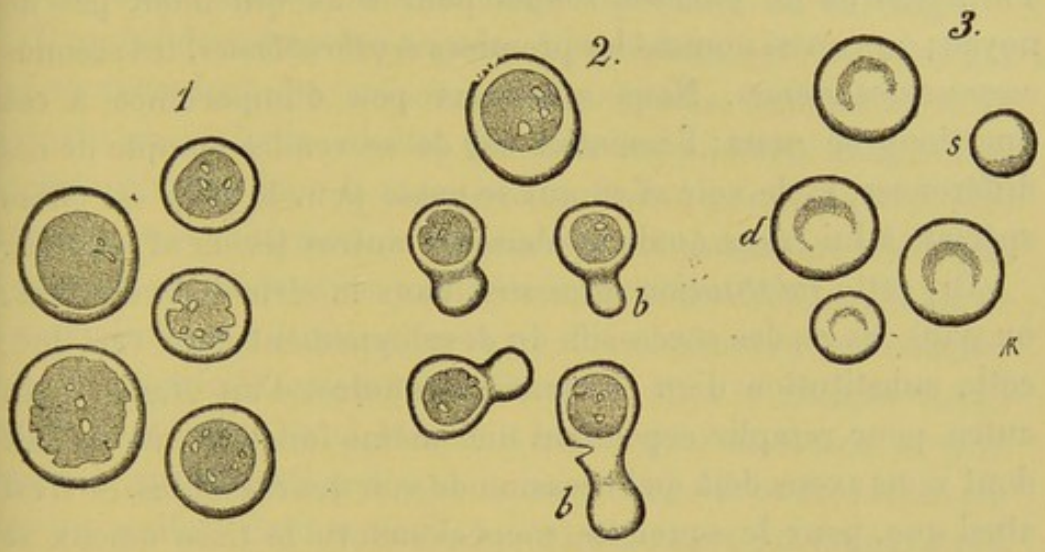


Fig. 318. — Cellules hémoglobiques et leurs bourgeons.

1 et 2. Éléments cellulaires nucléés de la moelle rouge du lapin. — 1. Cellules sphériques ; 2. Cellules bourgeonnantes aux différents stades de la formation des bourgeons *b*, qui se détacheront pour former des globules rouges. — En 3. Ces globules rouges, les uns encore sphériques (*s*), les autres devenus discoïdes (*d*) (Ranvier).

passe chez les ovipares ; chez ceux-ci, la cellule hémoglobique se transforme *in toto* en hématoblaste nucléé ; chez les vivipares, la cellule hémoglobique, comme la vaso-formative, demeure et représente la souche d'où se détachent, soit par bourgeonnement, soit par formation endogène, les sphérules de protoplasma chargé d'hémoglobine qui sont les hématoblastes non nucléés.

Nous verrons plus loin (chap. XXXIV) que la rate paraît être le siège de phénomènes en tout comparables à ceux qui se passent dans la moelle rouge des os.

Considérations générales sur les hématies et l'hématopoièse. — De tout ce qui précède et de l'étude antérieure des hématies (p. 621), il résulte que les globules rouges ne sont

Non-équivalence des hématies chez les ovipares et chez les vivipares.

pas, chez les ovipares et chez les vivipares, des éléments morphologiquement équivalents, et que chez les vivipares, depuis l'embryon jusqu'à l'adulte, on voit se succéder des espèces différentes d'hématies, prenant naissance par des modes de formation également différents. Quelques auteurs ont donc pensé qu'une seule et même dénomination ne saurait être employée pour désigner des éléments si divers morphologiquement et génétiquement; on a par exemple proposé de nommer *cellules rouges* les globules sanguins nucléés, et de réserver le nom d'*hématies* ou de *globules rouges* pour ceux qui n'ont pas de noyau; on a aussi nommé les premiers *érythroblastes*, les seconds *corpuscules rouges*. Nous attachons peu d'importance à ces questions de mots; l'essentiel est de se rendre compte de ces différences, et de voir si ce qui se passe pour le sang est chose spéciale à lui, sans analogie dans les autres tissus et organes.

Succession de ces types d'hématies dans la série évolutive.

Or, cette *substitution successive*, dans la série des vertébrés, ou dans les stades successifs du développement d'un vertébré, cette substitution d'un élément à un autre, d'un organe à un autre, pour remplir cependant une même fonction, est un fait dont nous avons déjà eu l'occasion de voir des exemples. — C'est ainsi que, pour le squelette, nous avons vu le tissu osseux se substituer au tissu cartilagineux (p. 479), lequel avait lui-même succédé au tissu conjonctif; et dans la production du tissu osseux, nous avons vu deux modes d'ossification, de même que pour l'élaboration des hématies adultes des vivipares nous avons vu intervenir deux processus, l'un endogène, l'autre de gemmation. C'est donc a tort qu'on a considéré comme invraisemblable *a priori* la non-identité des éléments du sang chez les divers vertébrés, et la non-conformité de leur production aux divers âges chez un même vertébré. — Au point de vue de la physiologie comparée, ces faits ne sont pas plus invraisemblables que celui de voir un animal respirer avec des branchies, un autre avec des poumons, et surtout de voir chez un même animal, comme chez les batraciens, la respiration pulmonaire succéder à la respiration branchiale. De même, en étudiant l'appareil génito-urinaire, on constate que chez les vertébrés inférieurs et chez les embryons des vertébrés supérieurs. c'est le corps de Wolff

Rappel d'autres faits semblables.

qui accomplit des fonctions qui sont ensuite, chez les vertébrés supérieurs adultes, dévolues à un autre organe, le rein (voir p. 256 et 259).

Ces substitutions d'un organe à un autre, d'un tissu, d'un élément anatomique à un autre, pour une même fonction, sont des *perfectionnements*, car toujours le tissu ou l'élément chargé secondairement d'une fonction se montre plus apte à la remplir que celui auquel elle était primitivement échue. C'est ainsi que le tissu osseux remplit les fonctions squelettiques de soutien d'une manière évidemment supérieure au cartilage.

Perfectionnements qui résultent de ces successions et substitutions.

Il en est de même des espèces différentes de globules rouges qui se succèdent des ovipares aux vivipares, de l'embryon de vivipare au vivipare adulte. Quoique les globules rouges non nucléés, n'ayant plus la valeur de cellules, paraissent des éléments *morphologiquement* inférieurs aux hématies nucléées, et surtout aux hématies nucléées embryonnaires, capables de se reproduire par division, ce sont des éléments *fonctionnellement* plus parfaits, supérieurs. En effet, chez le globule rouge nucléé, ainsi que l'a si bien fait remarquer Malassez, le processus de spécialisation s'est comme arrêté en route; c'est encore une cellule dont toutes les parties ne sont pas employées à respirer, puisque le noyau ne possède pas d'hémoglobine. Chez le globule rouge sans noyau, le travail de spécialisation a été poussé plus loin. « Ce n'est plus, en effet, qu'un fragment protoplasmique de cellule hémoglobique sans substance nucléaire; ce n'est plus une cellule; toutes les fonctions de la vie cellulaire semblent avoir disparu, sauf une seule, et qui a pris alors un développement extrême, c'est la *fonction respiratoire*. Il en résulte que si le globule sans noyau a une vie individuelle, une vie organique moins active que le globule nucléé, il remplit ses fonctions sociales, il respire avec une intensité bien autrement grande, puisqu'il n'est pas une seule de ses molécules qui ne contienne de l'hémoglobine; bref, l'adaptation à la fonction est chez lui aussi parfaite que possible » (Malassez).

Spécialisation complète de l'hématie non nucléée.

CHAPITRE XXXIV

LE SYSTÈME LYMPHATIQUE : LA RATE

1° LA LYMPHE ET LE CHYLE

Tissus et milieu intérieur.

De même que le sang, la lymphe peut aujourd'hui être définie : un tissu avec substance intercellulaire liquide ; et si, d'autre part, au point de vue physiologique, on a dit que le sang est le *milieu intérieur*, cela s'applique également et même mieux encore à la lymphe. On peut en effet préciser de la manière suivante les rapports physiologiques des éléments anatomiques avec la lymphe et le sang : les artères apportent aux tissus les éléments de la respiration et de la nutrition ; au niveau des capillaires, ces éléments transsudent et baignent directement les tissus ; c'est ce qui forme la lymphe interstitielle, laquelle, après avoir servi aux échanges, est recueillie dans un système canaliculé particulier, le *système lymphatique*.

Comparaison de la lymphe et du sang veineux.

La *lymphe* qui est contenue dans les vaisseaux lymphatiques est donc un liquide qui a déjà présidé aux actes intimes de la nutrition ; il ne sera par suite pas étonnant de le trouver relativement pauvre en oxygène et riche en déchets organiques, par exemple en urée. A ce point de vue physiologique, la lymphe est comparable au sang veineux, c'est-à-dire que, au niveau des capillaires, une partie du sang, celle qui doit essentiellement présider à l'hématose, retourne par le chemin le plus court et le plus rapide (système des veines), pour aller au niveau des surfaces respiratoires se débarrasser de son acide carbonique (sérum du sang) et se charger à nouveau d'oxygène (globules rouges), tandis qu'une autre partie, après avoir séjourné au contact de l'intimité des tissus, retourne également à l'organe central de la circulation, mais par une voie plus lente, celle des vaisseaux lymphatiques.

Ces vaisseaux constituent donc comme un vaste appareil de drainage qui recueille dans les tissus le liquide et les éléments

anatomiques (globules blancs) qui doivent faire retour au sang. De plus, un certain département des voies lymphatiques a le rôle spécial d'apporter, à certains moments, dans le sang, une partie des produits de l'absoption intestinale : ce sont les lymphatiques de l'intestin, ou *chylifères*, qui contiennent le *chyle*. Le système lymphatique est un appareil de drainage.

La lymphe. — La lymphe a une constitution en tout comparable au sang. Elle renferme des éléments anatomiques figurés, les *globules blancs* ou *lymphatiques* (ou *leucocytes*), lesquels sont en suspension dans un liquide dit *plasma lymphatique*.

Ce *plasma lymphatique* dérive du plasma du sang : en effet, quand on injecte dans le sang d'un mammifère une substance, telle que le ferrocyanure de potassium, très facile à révéler par ses réactions, et qu'on recueille la lymphe par la fistule de n'importe quel vaisseau lymphatique, on y voit en peu de temps apparaître le ferrocyanure, qui a passé du sang dans les tissus et de ceux-ci dans la lymphe. On comprend donc que le *plasma lymphatique* contienne une substance *fibrinogène* capable de se coaguler et de se séparer ; ce qui reste alors du plasma représente le *sérum* lymphatique. Nous pourrons donc être très brefs dans l'étude de la lymphe, ayant déjà examiné à propos du sang chacune de ses parties constituantes. Nous nous bornerons à quelques indications sur ses caractères physiques et chimiques, sur sa coagulation, et enfin sur ses éléments figurés. Plasma. Sérum.

La lymphe proprement dite (nous parlerons plus loin du chyle) est généralement *incolore ;* souvent celle qu'on recueille dans le canal thoracique présente une légère teinte rosée, due à la présence d'un certain nombre de globules rouges du sang ; mais ce ne sont pas là des éléments normaux de la lymphe ; leur présence est due à un reflux accidentel du sang dans le canal thoracique, au niveau de son embouchure dans la veine sous-clavière. — La lymphe est *alcaline*, mais moins que le sang, presque moitié moins : il faut seulement 35 centigrammes d'acide lactique pour neutraliser 100 grammes de lymphe, alors qu'il en faut 50 centigrammes pour neutraliser une quantité semblable de sang. — Elle est *inodore ;* légère- Incolore. Réaction alcaline.

ment salée (4 à 6 grammes de chlorure de sodium pour 1 000 grammes de lymphe).

Coagulation.

La lymphe est *spontanément coagulable* quand elle a été extraite des vaisseaux qui la contiennent ; on peut en effet en obtenir de grandes quantités, chez les grands mammifères, par une fistule du canal thoracique, et chez l'homme, dans les cas de fistule pathologique des lymphatiques du cou, de la cuisse. Cette coagulation est un phénomène identique à celui de la coagulation du sang ; le plasma lymphatique contient donc une substance fibrinogène (p. 665) qui est dédoublée sous l'influence d'un ferment soluble, lequel sans doute est renfermé dans les quelques hématoblastes dont Hayem a signalé la présence dans la lymphe ; mais ce ferment pourrait bien aussi siéger dans les globules blancs, dont nous connaissons l'étroite parenté avec les hématoblastes (p. 666). Cette coagulation donne une masse de fibrine beaucoup moins considérable que pour une quantité égale de sang (environ huit fois moins), molle et faiblement rétractile. Par le battage on peut extraire la fibrine, ainsi que nous l'avons vu pour le sang. Lorsque la lymphe se coagule en masse, le coagulum ou caillot lymphatique emprisonne les globules blancs dans les mailles de son réticulum.

Fibrine peu abondante.

Globules lymphatiques.

Éléments figurés de la lymphe. — La lymphe ne contient comme éléments figurés que des globules blancs, identiques à ceux du sang, c'est-à-dire présentant les mêmes variétés que nous avons étudiées précédemment (p. 654 et fig. 286). Il est donc inutile de revenir sur la description des ces éléments, sur leur constitution, leurs mouvements amiboïdes, etc. (voir p. 648 et 649).

Leur numération.

On fait la *numération* des globules blancs dans la lymphe par les mêmes procédés que pour le sang (p. 639). Leur nombre, dans un millimètre cube, est assez variable. Chez l'homme on en a trouvé 8 200 (par millimètre cube) ; chez le chien, Ranvier en a trouvé 4 800 dans un cas, et 7 500 dans un autre ; chez un lapin, 11 300. Dans la lymphe du sac lymphatique sous-cutané dorsal de la grenouille, Malassez n'a trouvé que 180 globules pour un millimètre cube.

Du reste il faut noter que, selon les régions du système lymphatique, la lymphe, chez un même animal, est plus ou

moins riche en leucocytes : ainsi elle en est relativement pauvre dans les vaisseaux les plus périphériques, avant d'avoir traversé les ganglions lymphatiques ; puis elle en est riche au sortir de ces ganglions. Nous verrons en effet que les ganglions lymphatiques sont des organes dans lesquels se fait la multiplication des leucocytes. D'autre part, il semble que la lymphe des herbivores serait plus riche en globules que celle des carnivores.

Nombre variable selon les régions (*influence des ganglions*).

Le chyle. — Quand une absorption active a lieu dans l'intestin, surtout après digestion d'aliments chargés de graisse, les lymphatiques qui, venant de l'intestin, parcourent le mésentère, sont très visibles, car ils sont remplis d'une lymphe *blanche comme du lait*, le chyle.

Aselli et ses *vaisseaux lactés*.

C'est sous cet aspect que les découvrit Aselli en 1622, sur un animal dont il avait ouvert l'abdomen ; il crut tout d'abord être en présence de filets nerveux ; mais, par une incision, il vit sortir un liquide blanc et épais comme de la crème. Le lendemain, pour poursuivre cette étude, il ouvrit un autre animal ; mais celui-ci était à jeun, et Aselli ne retrouva pas les *vaisseaux lactés*. Se rappelant alors les conditions de digestion où était le premier animal observé, il recommença la même recherche sur des animaux dans ces conditions, et toujours, sur n'importe quel mammifère, il put constater la présence de *veines lactées* ramenant de l'intestin certains produits de la digestion. Ce fut là le point de départ de la découverte de tout le système lymphatique. — Pecquet, en 1659, montra que les vaisseaux lactés ou chylifères ne se rendent pas au foie, comme l'avait pensé Aselli, mais dans un réservoir particulier (citerne de Pecquet, voir les Traités d'anatomie descriptive) d'où part un canal, le *canal thoracique*, qui va déboucher dans la veine sous-clavière gauche. — Les voies lymphatiques qui reviennent de l'intestin étaient dès lors connues dans toute leur étendue. Bientôt Rudbeck et Bartholin montrèrent que d'autres viscères et, d'une manière générale, les autres parties de l'organisme possèdent aussi des vaisseaux semblables, normalement remplis d'une sérosité transparente, et qu'on nomma successivement *vaisseaux séreux* et *vaisseaux lymphatiques*.

Pecquet et le canal thoracique.

Le *chyle* est de la lymphe qui doit son aspect laiteux à ce

Le chyle est une lymphe chargée de graisse.

qu'elle tient en suspension un très grand nombre de fines gouttelettes de substances grasses en émulsion. Les graisses en émulsion produisent en effet des liquides d'un beau blanc; le lait est lui-même une émulsion. Mais, abstraction faite de ces globules gras, le chyle a la même constitution et les mêmes propriétés que la lymphe.

Graisse à l'état de fine division (*émulsion*).

Ces gouttelettes de graisses sont assez fines pour être animées du mouvement brownien (p. 40). L'acide osmique les colore en brun, ce qui montre bien leur nature graisseuse. Mais chacune de ces granulations graisseuses est entourée d'une mince couche d'albumine, ainsi que cela a lieu pour toute graisse en émulsion, et c'est en effet cette pellicule albumineuse qui permet aux gouttelettes de rester isolées, qui les empêche, au contact l'une de l'autre, de se fusionner et de confluer en une grosse goutte de graisse; c'est cette pellicule qui maintien l'émulsion. Comme l'acide acétique dissout cette couche d'albumine, il en résulte que l'addition de cet acide à du chyle détruit l'émulsion et que les gouttelettes se réunissent en masses graisseuses diffluentes. Au contraire, l'éther dissout les molécules graisseuses sans attaquer l'albumine, de sorte que, dans du chyle traité par l'éther, on retrouve les pellicules albumineuses sus-indiquées, mais vides ou pleines de sérum de la lymphe, et se déposant peu à peu au fond du vase.

2° VAISSEAUX ET GANGLIONS LYMPHATIQUES

Capillaires, vaisseaux et ganglions.

Le système des voies lymphatiques commence par des *capillaires*, à propos desquels nous aurons à examiner diverses manières de voir sur les rapports de ces capillaires avec le tissu conjonctif dans lequel ils forment des réseaux (*origines des lymphatiques*); à ces capillaires succèdent les *vaisseaux* et *troncs lymphatiques* proprement dits, dont la structure est à peu près la même, quel que soit leur volume; sur le trajet de ces vaisseaux sont interposés les *ganglions lymphatiques*. Nous avons donc à étudier : *a* — les *capillaires lymphatiques*, leurs *origines*, et les *vaisseaux lymphatiques* qui leur succèdent; — *b*, les *ganglions lymphatiques*.

a. — Capillaires et vaisseaux lymphatiques.

Capillaires lymphatiques. — Les capillaires lymphatiques ne sont pas interposés, comme les capillaires sanguins, entre deux ordres de ramifications vasculaires, les unes afférentes, les autres efférentes ; ils sont à l'origine même des voies lymphatiques, et représentent le lieu où ces voies, comparables à des canaux de drainage, puisent dans les tissus les éléments de la lymphe. Ils sont à l'origine du système.

Ces capillaires, toujours disposés en réseaux, sont caractérisés par leur largeur et par l'irrégularité de leur calibre. En effet ils présentent un diamètre de 30 à 60 μ (rarement moins de 20 μ ; ils sont donc bien plus larges que les capillaires sanguins qui peuvent descendre à 7μ et même moins, p. 679) ; et ils présentent des dilatations auxquelles succèdent de brusques rétrécissements. (Voir les deux ordres de réseaux capillaires dans la figure 319.) Ces réseaux capillaires sont particulièrement disposés dans le tissu conjonctif qui forme le derme de la peau et de ses dérivés, dans le chorion des

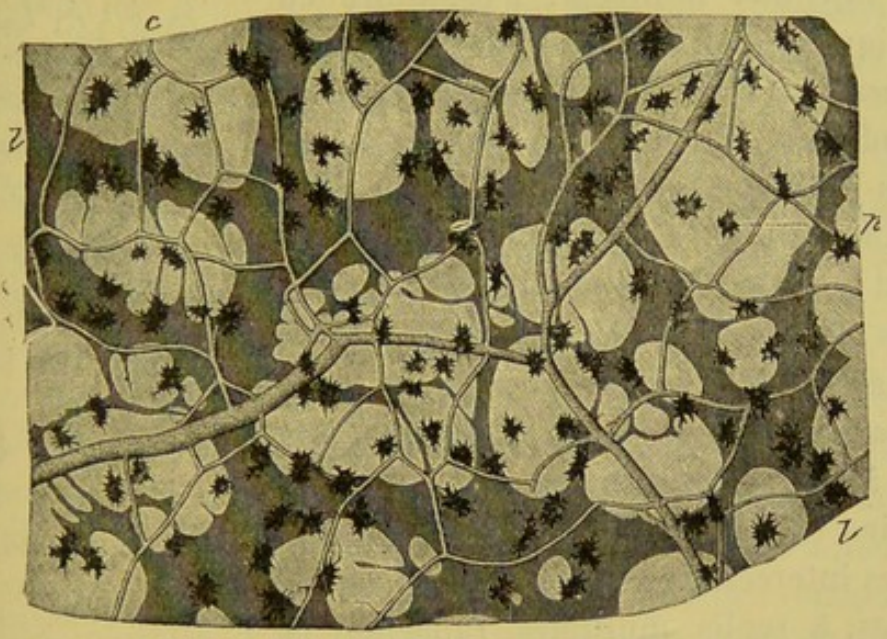


Fig. 319. — Capillaires lymphatiques.

Membrane interdigitale de la grenouille, dont les vaisseaux sanguins et les vaisseaux lymphatiques ont été injectés. — *c*. Capillaires sanguins (injection de carmin à la gélatine). — *l*. Capillaires lymphatiques (injection de gélatine et bleu de Prusse). — *p*. Cellules pigmentaires. — Grossissement de 50 diamètres (Ranvier).

Calibre large et irrégulier.

muqueuses, dans le tissu conjonctif des glandes. C'est là qu'on les injecte par simple piqûre, dont la réussite dépend d'un hasard plus ou moins heureux, et qu'on les remplit soit de mercure, soit de gélatine colorée au bleu de Prusse (fig. 319). Dans ces conditions, on constate que, règle générale, les capillaires lymphatiques sont placés sur un plan plus profond que les capillaires sanguins les plus superficiels. Mais, pour étudier leur structure, il faut les injecter, c'est-à-dire les imprégner au nitrate d'argent, ce qu'on peut faire, soit par injection directe, soit par injection indirecte, c'est-à-dire en pratiquant une injection par les artères, de manière que la solution de sel d'argent exsude des capillaires sanguins et arrive dans le réseau lymphatique.

Réseaux sous-jacents aux réseaux sanguins.

On constate alors que ces capillaires n'ont pour parois qu'une couche de cellules plates endothéliales (p. 220). Cet endothélium, que nous retrouverons dans les vaisseaux et troncs lymphatiques, est tout à fait caractéristique, par le fait des dessins tout particuliers que figurent les lignes intercellulaires : elles sont très ondulées, à replis multiples, rappelant la disposition des sutures par engrenage des os de la voûte du crâne (fig. 320). On dit, et c'est une expression consacrée, que les bords de ces cellules endothéliales sont découpés en *feuille de chêne* ou en *jeu de patience*. Elles mesurent de 30 à 40 μ selon leur grand axe.

Capillaires formés par une simple couche endothéliale.

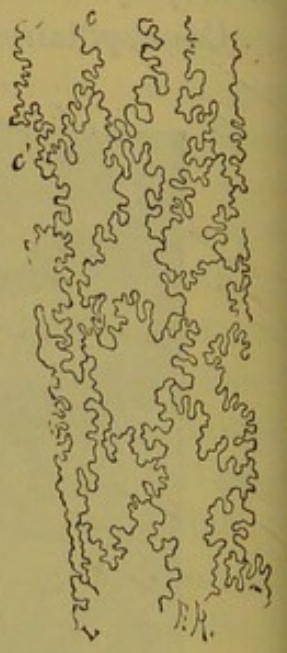


Fig. 320. — Endothélium des capillaires lymphathiques de l'intestin du lapin, imprégnés d'argent. — Grossissement de 200 diamètres (Ranvier).

En dehors de cet endothélium, on ne voit aucun élément qui fasse partie de la paroi du capillaire. Cet endothélium tapisse donc une simple lacune creusée en plein tissu conjonctif. Aussi, selon les dispositions de ce tissu, les capillaires lymphatiques peuvent-ils avoir des formes différentes ; par exemple, dans le centre phrénique du diaphragme, ces capillaires, disposés entre les faisceaux tendineux, affectent la forme de *fentes*

lymphatiques, auxquelles nous avons déjà eu occasion de faire allusion (p. 389).

Les *chylifères*, ou lymphatiques de l'intestin, présentent aussi des réseaux capillaires dans le chorion de la muqueuse, et ces capillaires pénètrent jusque dans les villosités. Chez le rat, dont les villosités intestinales ont la forme de lamelles aplaties, on trouve un réseau de capillaires lymphatiques dans la couche moyenne du corps de la villosité, réseau interposé à deux plans de capillaires sanguins; chez le lapin, la villosité, qui est cylindrique, ne renferme en général qu'un seul capillaire axial; ce capillaire est dilaté en ampoule; il répond à ce qui est connu depuis longtemps sous le nom de *chylifère central* de la villosité (*d*, fig. 299, p. 679).

Cas des villosités intestinales: *chylifère central.*

Origines des lymphatiques. — Par origines des lymphatiques, on entend la question de savoir par suite de quelles dispositions ces réseaux capillaires puisent, dans les tissus ambiants, les éléments de la lymphe.

Disons d'abord qu'il n'est pas, *a priori*, nécessaire de concevoir des dispositions spéciales à cet effet; les capillaires lymphatiques peuvent fort bien former un système clos, limité partout par un endothélium continu, et cependant admettre facilement dans leur intérieur et le plasma lymphatique, qui entrera par simple endosmose, et les globules blancs ou cellules migratrices des tissus, qui entreront en traversant, par leurs mouvements amiboïdes, la paroi endothéliale, paroi qui ne représente qu'une barrière bien légère, quand on est familiarisé avec la manière dont les leucocytes perforent des membranes bien autrement résistantes (voir p. 385).

A priori on peut concevoir que ces capillaires soient clos.

Ces conceptions *a priori* se trouvent confirmées par les résultats de l'observation, et notamment par les recherches les plus récentes à cet égard. En effet, sur les pièces dont les capillaires lymphatiques ont été complètement imprégnés au nitrate d'argent, on voit que leur endothélium est complet, que les capillaires sont partout clos par lui. On voit de ce réseau partir des diverticules isolés, mais ces diverticules se terminent en cul-de-sac, et affectent la forme soit de doigts de gant, soit de massues, soit d'ampoules, soit de prolongements

Ils sont clos en effet.

en pointe (fig. 319) c'est-à-dire sont toujours clos à leur extrémité libre, plus ou moins dilatée d'ordinaire. Chez la grenouille, dans le derme de la peau, Ranvier a récemment étudié avec soin ces diverticules en cul-de-sac, appendus au réseau capillaire cutané[1]; il les a retrouvés sur l'oreille du rat; et jamais il n'a vu l'injection se répandre au delà de leur extré-

Diverticules en cul-de-sac.

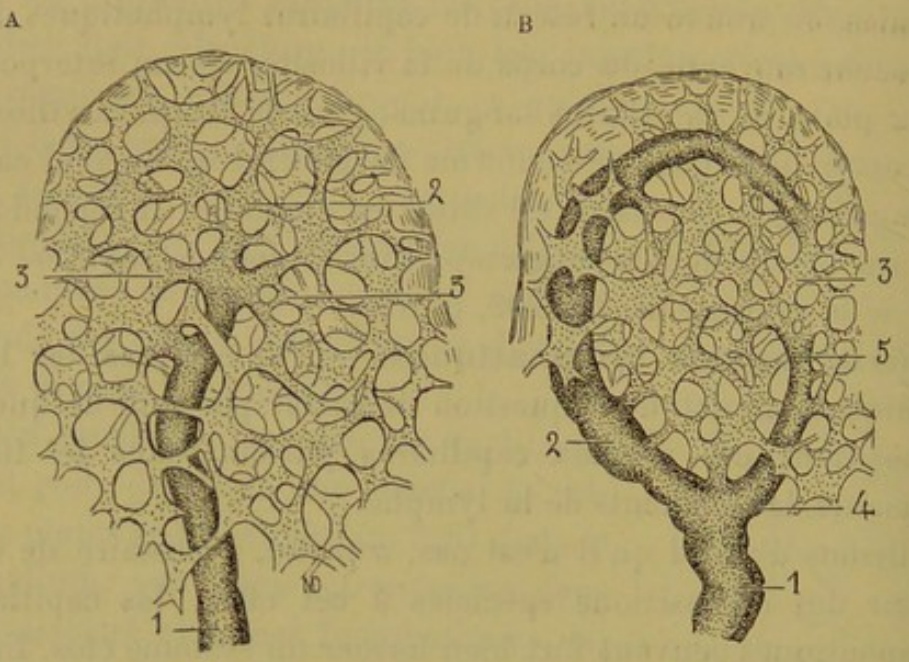


Fig. 321. — Mode d'origine des vaisseaux lymphatiques dans le tissu des papilles du derme, d'après Sappey.

A. Une papille avec un capillaire lymphatique (1) qui naît (en 2 et 3) du réseau des lacunes et capillicules.

B. Une papille dont les lacunes et capillicules s'ouvrent (en 3, 5) dans deux capillaires excentriques (2 et 4), lesquels se réunissent en un tronc commun (1).

mité close, laquelle arrive assez près de la face profonde de l'épiderme. Les recherches de Regaud sur les lymphatiques de la glande mammaire ont, nous l'avons déjà vu (p. 298), donné des résultats analogues[2].

Autre manière de voir.

Cependant Sappey a décrit des dispositions bien différentes, observées sur des lambeaux de peau ou de muqueuse qu'il mettait dans les conditions les plus favorables au développement des microbes (macération dans l'eau étendue de 1 p. 1200

1. L. Ranvier, *Étude morphologique des capillaires lymphatiques* (Compt. rend. Acad. des sciences, 9 déc. 1895).

2. Cl. Regaud, *Étude histologique sur les vaisseaux lymphatiques de la glande mammaire* (Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Décembre 1894).

d'acide chlorhydrique); on voit alors des microcoques s'accumuler dans les réseaux lymphatiques et dessiner par leur présence, qui équivaut à une véritable injection, non seulement les capillaires, mais encore des canalicules plus fins qu'il a considérés comme les origines de ces capillaires.

Lacunes et capillicules de Sappey.

Sappey donne à ces canalicules le nom de *réseau des capillicules et des lacunes*. Les lacunes, multipliées à l'infini, sont des cavités étoilées (fig. 321) que limitent des bords concaves, et dont les angles sont le point de départ des capillicules. Ces lacunes mesurent de 2 à 5 μ de diamètre; les capillicules n'ont guère plus de 1 μ. Ceux-ci s'étendent d'une lacune à l'autre, s'ouvrant de chaque côté par une extrémité évasée. De cette continuité des lacunes et des capillicules résulte un réseau admirable qui pénètre le réseau superficiel des capillaires sanguins, et qui donne naissance au réseau des capillaires lymphatiques. A cet effet, deux lacunes voisines s'abouchent (fig. 321 : en A, 3,3 ; en B, 3,5), puis se soudent à une troisième, et de leur continuité résulte un canal qui reçoit successivement par ses bords d'autres lacunes. Ce canal (4,5; fig. 321, B) correspondrait aux diverticules en doigt de gant précédemment indiqués (p. 737), et vient se jeter dans le réseau des capillaires lymphatiques proprement dits (1,1, fig. 321 A et B).

Il faut choisir entre ces deux opinions.

Telles sont les deux manières de voir qui peuvent partager aujourd'hui les histologistes quant aux origines des lymphatiques : ou bien réseau capillaire clos, ou bien réseau capillaire prenant naissance par des lacunes et des capillicules.

Comme dans toutes les questions controversées, l'étude du développement est plus particulièrement propre à résoudre le problème, et les recherches récentes de Ranvier, sur le développement des vaisseaux lymphatiques[1], donnent une solution conforme à la conception de vaisseaux parfaitement clos. Ces recherches ont porté sur des embryons de porc. On trouve, dans le mésentère, à côté de chylifères développés et en rapport avec l'intestin, d'autres canaux lymphatiques se terminant par des culs-de-sac ou par des bourgeons, et présentant des bour-

L'étude du développement tranche la question.

1. L. Ranvier, *Développement des vaisseaux lymphatiques* (Compt. rend. Acad. des sciences, 30 décembre 1895).

geons et des culs-de-sac latéraux. Les chylifères déjà développés sont munis de valvules, c'est-à-dire sont formés de *segments intervalvulaires*, dont chacun paraît constituer une unité organique. — L'apparition de nouveaux canaux se fait par production, à l'extrémité ou sur le côté d'un segment intervalvulaire, d'un bourgeon cellulaire plein d'abord. Ce bourgeon s'accroît et il s'y forme une lumière qui s'agrandit par suite de l'accumulation d'un liquide sécrété par les cellules du bourgeon. Ce liquide refoule, dans le segment attenant au bourgeon, les cellules endothéliales qui occupent le col de celui-ci; leur ensemble figure alors une élégante collerette qui n'est autre chose que l'ébauche d'une valvule. — C'est ainsi que des bourgeons, édifiés sur un segment intervalvulaire, deviennent des segments intervalvulaires, qui, à leur tour, donneront naissance à des bourgeons; les lymphatiques croissent donc du centre à la périphérie.

Les lymphatiques croissent du centre à la périphérie.

Ranvier compare ce mode de développement à celui des glandes, et il conclut qu'en effet le système lymphatique peut être considéré comme une immense glande vasculaire, ayant son origine embryologique dans le système veineux et déversant dans les veines son produit de sécrétion.

Même mode pour les capillaires.

Tel est le mode de formation des petits troncs lymphatiques. Quant aux capillaires proprement dits, ils se forment par des bourgeons analogues, mais qui sont creux dès l'origine. La végétation qui leur donne naissance est extrêmement active; il s'en produit même dans les organes où l'on ne saurait en saisir la signification fonctionnelle, le grand épiploon par exemple. C'est là une aberration qui est suivie de régression[1].

Rappel de conceptions différentes.

La question paraissant donc définitivement tranchée dans le sens d'origine par des extrémités en cul-de-sac, en raison même du mode de développement, ce n'est que comme indications historiques que nous dirons encore quelques mots sur d'autres conceptions relatives à l'origine des lymphatiques, con-

1. L. Ranvier, *Aberration et régression des lymphatiques en voie de développement* (Compt. rend. Acad. des sciences, 9 mars 1896).

ceptions qui ont pu, à certaines époques, jouir d'une grande faveur.

Théorie du réseau des *cellules plasmatiques*.

Ainsi Virchow avait admis que les *cellules plasmatiques* du tissu conjonctif (voy. p. 339) seraient creuses, et que leurs prolongements canaliculés viendraient s'ouvrir dans les capillaires lymphatiques. Le réseau des cellules plasmatiques était donc pour lui le réseau initial de ces capillaires. Aujourd'hui que nous connaissons bien la constitution des cellules fixes du tissu conjonctif, il est inutile de réfuter cette théorie.

Théorie de l'origine dans les interstices du tissu conjonctif.

Une autre théorie, qui a eu beaucoup plus de retentissement, est celle d'après laquelle les capillaires lymphatiques ou leurs diverticules latéraux ne seraient pas clos à leurs extrémités, mais *s'ouvriraient dans les interstices du tissu conjonctif* et se continueraient avec eux. — Cette manière de voir était principalement basée sur l'extrême facilité avec laquelle on fait passer dans les lymphatiques toute substance, liquide ou solide (à l'état de fines granulations), qu'on dépose dans le tissu conjonctif; il suffit à la rigueur de faire une incision à la peau d'un mammifère vivant, et de déposer un peu de vermillon en poudre sur cette incision, pour, moins de vingt-quatre après, retrouver ce vermillon dans les ganglions où aboutissent les lymphatiques de la région. — Mais à part ces faits, qui pouvaient peut-être autoriser l'hypothèse en question, jamais on n'avait pu constater directement cette continuité des capillaires lymphatiques avec les interstices du tissu conjonctif. Ranvier, tout en soutenant autrefois cette continuité, avait eu cependant soin de dire (1889) : « Ce n'est là qu'une hypothèse, car l'injection des lymphatiques à la suite d'une piqûre ou d'une plaie du tissu conjonctif pourrait être amenée par une déchirure accidentelle de ces vaisseaux. La communication directe entre les lymphatiques et les mailles du tissu conjonctif ne sera définitivement établie que quand on aura démontré dans ce tissu des ouvertures semblables à celles qui existent entre la cavité péritonéale des mammifères et les vaisseaux lymphatiques du centre phrénique. »

Ces origines sont closes.

Or, nous avons vu précisément (p. 389) qu'il s'en faut de beaucoup qu'on puisse admettre aujourd'hui des communica-

tions directes et *permanentes* entre la cavité de la séreuse péritonéale et les lymphatiques; que les *puits lymphatiques* du centre phrénique (p. 390) sont simplement des lieux de passage habituel et d'accumulation des globules blancs. Pour le passage des cellules migratrices des interstices du tissu conjonctif dans les capillaires lymphatiques, il n'est donc pas non plus nécessaire qu'il existe de larges communications; chaque leucocyte se fraie pour son compte ce passage, qui, par élasticité des cellules endothéliales, se referme ensuite, comme se referment les voies d'effraction des globules blancs après leur diapédèse (p. 673).

Vaisseaux et troncs lymphatiques. — Les vaisseaux lymphatiques qui naissent des réseaux capillaires acquièrent presque aussitôt une paroi de tissu conjonctif, riche en fibrilles élastiques, qui se dispose en dehors de l'endothélium; puis des éléments musculaires lisses ne tardent pas à apparaître à leur tour. Ainsi se constitue une paroi, comparable à celle des artères, c'est-à-dire formée de *trois tuniques*, une interne, une moyenne et une externe, qui restent sensiblement les mêmes sur les petits comme sur les gros vaisseaux (canal thoracique). Cette paroi est toujours mince, transparente, et peut être examinée au microscope aussi bien sur le vaisseau entier (ouvert et étalé ou étudié en place, par exemple dans le mésentère) que sur des coupes.

Trois tuniques très minces.

La *tunique interne* est formée d'un endothélium et d'une couche conjonctivo-élastique sous-endothéliale. — L'*endothélium* est semblable à celui des capillaires (cellules allongées, découpées en feuilles de chêne ou jeu de patience, fig. 320, p. 736); il faut seulement noter que, dans le canal thoracique, vers son abouchement dans la veine sous-clavière, on voit les cellules endothéliales présenter des contours moins ondulés, à mesure qu'on approche de cette veine, et finalement prendre les caractères de l'endothélium veineux (p. 699). — La *couche sous-endothéliale* est formée surtout de fibres élastiques anastomosées en un réseau à mailles longitudinales.

Cellules endothéliales très découpées.

La *tunique moyenne* est caractérisée par ses fibres musculaires lisses, dont les plus nombreuses sont disposées circulai-

rement; mais il en est aussi d'obliques (fig. 322). Ces éléments musculaires sont d'autant plus nombreux que le vaisseau est plus volumineux; ainsi sur le canal thoracique, quoique cette tunique reste mince, on peut, à la rigueur, y distinguer trois couches de fibres musculaires, dont une externe et une interne plexiformes et une moyenne à éléments assez régulièrement circulaires. D'autre part, au niveau des renflements que tout lymphatique présente au-dessus de ses valvules, ces fibres sont abondantes et entre-croisées dans tous les sens (fig. 322, en T),

Fibres musculaires lisses (circulaires et obliques).

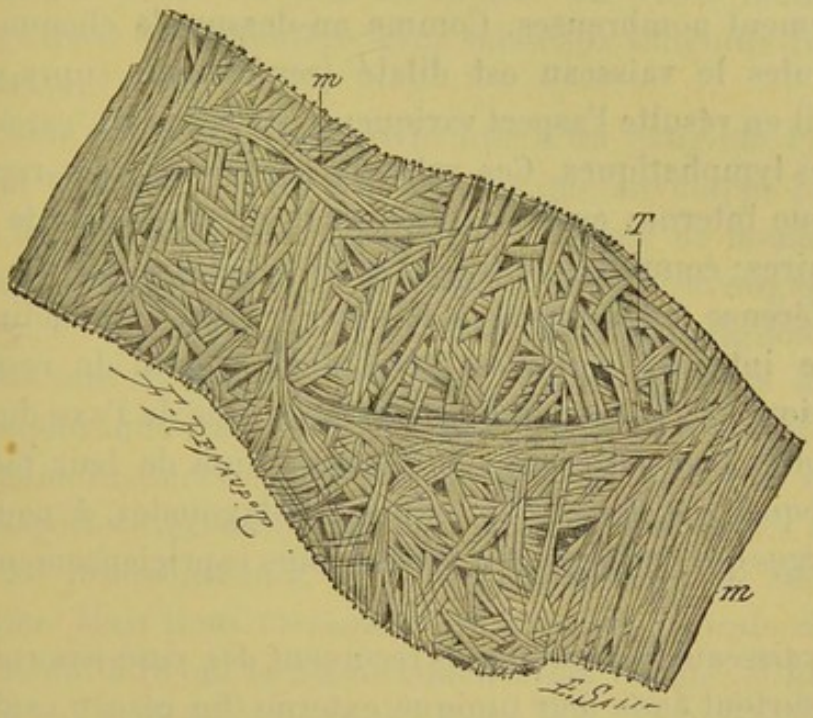


Fig. 322. — Renflement supra-valvulaire d'un vaisseau lymphatique du mésentère d'un jeune chat : imprégnation au nitrate d'argent.

m. Fibres musculaires lisses. — T. Intrication des fibres au niveau du renflement supra-valvulaire. — Grossissement de 100 diamètres (Ranvier).

formant une véritable poche contractile. Partout ces éléments musculaires sont disposés dans les mailles d'un réseau élastique.

La *tunique externe* ou adventice, assez mal délimitée à sa face interne (ses éléments conjonctivo-élastiques se continuent avec ceux de la tunique moyenne), est également mal limitée en dehors, où elle se continue avec le tissu cellulaire lâche ambiant. Elle est formée de faisceaux de fibrilles conjonctives, la

Adventice mal délimitée.

plupart longitudinalement disposés, avec réseau de fibrilles élastiques, et parfois quelques cellules adipeuses.

On voit qu'en résumé les parois des vaisseaux lymphatiques sont *riches en éléments élastiques*, qui prennent part à la constitution des trois tuniques. On comprend donc que les lymphatiques se laissent facilement distendre, puis reviennent complètement sur eux-mêmes et s'effacent lorsque s'écoule leur contenu.

Valvules. — Les vaisseaux lymphatiques sont munis de valvules, disposées par paires, comme celles des veines, et extrêmement nombreuses. Comme au-dessus de chaque paire de valvules le vaisseau est dilaté (renflements supra-valvulaires), il en résulte l'aspect variqueux, en chapelet, caractéristique des lymphatiques. Ces valvules sont de simples replis de la tunique interne; en effet, elles ne renferment pas de fibres musculaires; comme pour les valvules veineuses (p. 703), il y a une différence intéressante à signaler entre l'endothélium de leur face interne, lequel est semblable à celui du reste des lymphatiques (cellules allongées dans le sens de l'axe du vaisseau, bords très découpés), et l'endothélium de leur face externe, lequel est formé de cellules polygonales, à peu près aussi larges que longues et à bords moins capricieusement denticulés.

Valvules rappelant celles des veines.

Les vaisseaux lymphatiques reçoivent des *vasa-vasorum* qui siègent surtout dans leur tunique externe (fin réseau capillaire à mailles allongées) et des nerfs destinés aux éléments musculaires de la tunique moyenne.

b. — Ganglions lymphatiques.

Les ganglions, interposés sur le trajet des vaisseaux lymphatiques, ont en général une forme globuleuse et un volume qui varie de celui d'un pois à celui d'une olive : par une certaine étendue de leur surface, ils reçoivent les lymphatiques afférents; par un point opposé, point qui est souvent déprimé, excavé et nommé *hile*, s'échappent les efférents, moins nombreux mais plus volumineux que les précédents. Leur consis-

Forme, volume, couleur, situation, etc.

tance est molle; leur couleur rouge ou d'un blanc rosé. (Ceux du poumon sont noirs par infiltration de particules de charbon.) — Nous renvoyons aux traités d'anatomie descriptive pour tous les détails sur le siège et les dispositions générales de ces ganglions, nous contentant de dire que quelques-uns seulement sont *superficiels*, c'est-à-dire situés dans le tissu cellulaire sous-cutané (ganglion sus-épitrochléen et certains ganglions du pli de l'aine), tandis que le plus grand nombre sont situés *profondément*, au-dessous de l'aponévrose d'enveloppe des membres et surtout dans les cavités viscérales (racines des bronches, base du mésentère, gros vaisseaux sanguins du tronc et du bassin).

Aspect d'une coupe : *capsule, substances corticale et médullaire.*

Sur une coupe passant par le hile d'un ganglion lymphatique, on voit que celui-ci est formé d'une enveloppe ou *capsule* (*a*, fig. 323), qui émet par sa face interne de nombreuses cloisons et prolongements (*b*, fig. 323); ceux-ci convergent vers le hile (*g*, *h*, fig. 323) en sillonnant la masse du ganglion, et en la subdivisant en petits départements bien distincts dans la zone périphérique (*substance corticale* formée d'ampoules arrondies), moins distincts dans la partie centrale (*substance médullaire* à aspect caverneux). Nous avons donc à étudier : *la capsule et ses prolongements, la substance corticale, la substance médullaire*. Mais nous verrons que substance corticale et substance médullaire ont la même constitution intime, et ne diffèrent que par leur configuration. Enfin nous examinerons encore : les vaisseaux sanguins du ganglion, le cours de la lymphe dans le ganglion et le rôle physiologique des ganglions.

Capsule et ses prolongements. — La *capsule* ou enveloppe du ganglion lymphatique est formée de tissu conjonctif fibreux avec réseaux élastiques; son épaisseur est très variable selon le volume du ganglion. Elle est riche, surtout chez certains animaux (bœuf), en fibres musculaires lisses, qui siègent surtout dans ses couches profondes, et qui sont irrégulièrement dirigées dans tous les sens. — Sur toute la périphérie du ganglion (excepté au niveau du hile), cette capsule est abordée par les vaisseaux lymphatiques *afférents* (*f*, *f*, fig. 323)qui la pénètrent, et s'y ramifient, mais en perdant leurs parois propres

Capsule fibro-élastique, avec éléments musculaires lisses.

et se réduisant à leur couche endothéliale, tandis que leurs tuniques moyenne et externe se continuent avec le tissu de la capsule, laquelle est formée, en effet, des mêmes éléments conjonctivo-élastiques et musculaires que ces tuniques. — Cette capsule reçoit aussi quelques rares vaisseaux sanguins (le plus grand nombre pénètre dans le ganglion par son hile; ci-après).

Cloisons émanées de la capsule.

Les *cloisons* et *prolongements* qui se détachent de la face interne de la capsule ont la même constitution histologique que

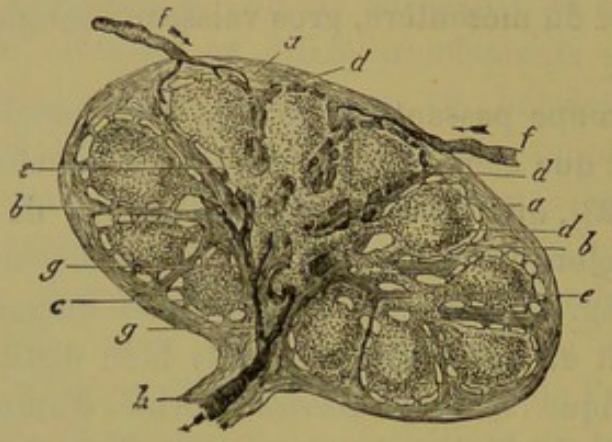


Fig. 323. — Coupe d'un petit ganglion lymphatique, pour montrer la direction du courant lymphatique (figure demi-schématique).

a. Capsule du ganglion. — *b*. Cloisons qui circonscrivent les ampoules corticales (*d*). — *c*. Leurs prolongements dans la substance médullaire et au niveau du hile. — *d*. Ampoules corticales. — *e*. Vaisseaux lymphatiques de la masse médullaire. — *f*. Courants lymphatiques afférents, qui vont dans les sinus lymphatiques des ampoules corticales, puis dans les sinus médullaires, et (en *g*) dans le vaisseau efférent (*h*), au niveau du hile du ganglion (Frey).

celle-ci. Il n'y a donc à étudier que leurs dispositions. Ce sont d'abord, dans la substance corticale (*b*, *b*, fig. 323, et *g*, fig. 324), de véritables cloisons qui circonscrivent des espaces plus ou moins régulièrement sphériques, d'un diamètre de 2 millimètres pour les plus grands, de $0^{mm},3$ pour les plus petits, espaces dits *ampoules corticales* (*d*, *d*, fig. 323), et qui, sur la plupart des ganglions, sont disposés en une seule rangée, sur toute la périphérie, excepté au niveau du hile du ganglion, où la substance corticale fait défaut. — Puis, en arrivant à la limite interne de la substance corticale, ces cloisons se divisent et subdivisent (*k*, *k*, fig. 324), se réduisant à des prolon-

Circonscrivant les ampoules corticales,

gements ou traînées fibreuses qui s'anastomosent (*d*, fig. 326) de façon à circonscrire des *espaces caverneux* communiquant largement entre eux : ce sont les *canaux caverneux* dont l'ensemble constitue la substance médullaire, comme l'ensemble des ampoules constitue la substance corticale. — Enfin ces prolongements ou cordons fibreux, après avoir déterminé la formation de ce réseau caverneux, convergent vers le hile et là

Puis les canaux caverneux médullaires,

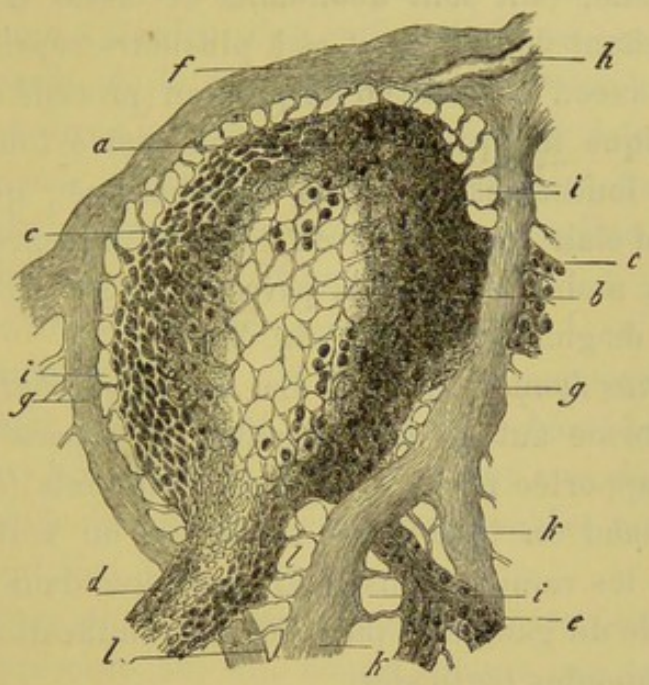


Fig. 324. — Coupe d'une ampoule corticale d'un ganglion lymphatique du chien.

a, *b*. Charpente réticulée de la substance folliculaire. — *c*. Mailles fines de sa surface. — *d*. Origine d'un cordon folliculaire de gros diamètre. — *e*. Origine d'un autre cordon plus mince. — *f*. Capsule du ganglion. — *g*. Cloisons. — *k*. Division d'une de ces cloisons en arrivant à la substance médullaire. — *i*. Sinus lymphatiques. — *l*. Travées et leurs insertions sur les cloisons. — *h*. Lymphatique afférent (Frey).

se fusionnent en une masse fibreuse (en *g*, fig. 323), qui, sur les gros ganglions, peut présenter un volume considérable, et qu'on nomme *noyau fibreux du hile* ou *stroma du hile;* c'est de ce stroma du hile que sortent les vaisseaux lymphatiques *efférents* (parfois un *efférent unique; n*, fig. 323).

Et formant enfin le noyau fibreux du hile.

Substance corticale. — Étudier la constitution de la substance corticale, c'est étudier celle d'une des *ampoules* qui la forment par leur juxtaposition.

Chacune de ces *ampoules* représente (fig. 324) une sphère ou un ovoïde qui se prolonge du côté de la substance médul-

Ampoules juxtaposées.

laire en une sorte de col ou pédicule (*d*, fig. 324) en continuité avec un ou plusieurs des espaces ou canaux caverneux de la substance médullaire (*d*, *e*, fig. 324). On distingue à une ampoule une zone périphérique dite *sinus lymphatique* (*i*, *i*, fig. 324) et une masse centrale dite *follicule* (*a*, *b*, fig. 324). Ces deux parties, sur la coupe d'un ganglion durci, se présentent remplies de globules blancs, c'est-à-dire sous un aspect à peu près homogène, tant sont abondants et tassés ces globules. Mais en touchant délicatement et à plusieurs reprises une pareille coupe avec l'extrémité d'un pinceau (procédé du *pinceautage*, technique indiquée par His), on arrive tout d'abord à chasser les leucocytes du sinus lymphatique, qui apparaît nettement en clair, tout autour du follicule demeuré sombre et compact, au moins par places, parce qu'il est encore plus ou moins farci de globules blancs (fig. 324).

Procédé du *pinceautage* pour étudier ces parties.

Sinus corticaux en continuité avec les afférents.

a. — *Sinus lymphatique*. — Le *sinus lymphatique* (sinus corticaux) forme autour du follicule un espace où circule la lymphe apportée par les vaisseaux afférents (*h*, fig. 324). En effet, quand on injecte ces vaisseaux, on voit l'injection passer dans les ramifications qu'ils forment dans l'épaisseur de la capsule du ganglion, puis de ces ramifications dans les sinus des ampoules corticales.

La cavité d'un sinus lymphatique a pour parois, d'une part, la cloison qui circonscrit l'ampoule corticale (*g*, *g*, fig. 324), et d'autre part, la surface externe du follicule. Mais cette cavité n'est pas entièrement libre; elle est traversée par des *travées* (*l*, fig. 324) qui partent de la cloison ou paroi de l'ampoule et se rendent à la surface du follicule; bifurquées et anastomosées plus ou moins richement, ces travées donnent à la cavité du sinus une disposition réticulée; elles suspendent le follicule dans le centre de l'ampoule et le maintiennent comme autant de cordages, d'où le nom de *fibres de tension* qu'on leur a parfois donné (Frey); et en effet elles rappellent la disposition des fils avec lesquels on tend une tapisserie sur le cadre du métier à broder.

La cavité du sinus est traversée par des *travées* conjonctives.

Ces travées sont formées de fins faisceaux de tissu conjonctif tout à fait comparables à ceux d'un épiploon fenêtré (p. 373),

ainsi que Ranvier l'a fait remarquer, et cette comparaison est d'autant plus juste que, de même que les fines travées conjonctives d'un pareil épiploon, ces travées n'ont souvent pas de cellules dans leur intérieur, mais seulement à leur surface, sous forme de cellules endothéliales (p. 374). En effet, la surface du sinus lymphatique cortical est tapissée d'un endothélium qui revêt sa paroi interne, sa paroi externe, et qui, de chacune de ces parois, se réfléchit sur les travées ou fibres de tension allant de l'une à l'autre. Cet endothélium se continue, il est presque superflu de le dire, avec celui des lymphatiques afférents, c'est-à-dire avec celui des ramifications de ces vaisseaux dans la capsule du ganglion. Ces travées font donc partie de l'ensemble de la charpente connective du ganglion, c'est-à-dire des parois des voies lymphatiques.

b. — *Follicule* (substance folliculaire). — Le *follicule* ou masse centrale demeurée plus ou moins opaque et compacte après un léger pinceautage qui n'a bien chassé les leucocytes que du sinus lymphatique, peut lui-même être dépouillé, par l'action répétée du pinceau, des innombrables leucocytes qui le remplissent (fig. 325).

Substance folliculaire formée d'un réseau de *trabécules*.

On constate alors que le tissu du follicule (*substance folliculaire*) se présente, sur une coupe, comme une très fine dentelle, un très fin réseau dans les mailles duquel étaient placés les globules blancs qu'on a chassés par le pinceau. Ce *tissu réticulé*, plus serré à la périphérie (*c*, fig. 324) qu'au centre (*b*), est donc formé de fines *trabécules* dont les dispositions (bifurcations et anastomoses) sont analogues à celles des travées du sinus lymphatique, mais qui sont beaucoup plus délicates et circonscrivent des mailles bien plus étroites que dans le sinus; c'est pourquoi nous avons réservé le nom de *travées* pour les unes et adoptons celui de *trabécules* pour les autres, d'autant que toutes deux n'ont peut-être pas la même nature, la même signification morphologique, comme nous le verrons plus loin.

Quant aux dispositions et connexions de ces *trabécules*, elles sont telles qu'on les voit partir de la périphérie du follicule, où elles se continuent avec les *travées* du sinus, ou du

moins s'attachent sur les extrémités externes de celles-ci, puis parcourir le follicule, en se divisant et s'anastomosant (*tr*, fig. 325), pour aller, d'autre part, s'attacher sur les parois des petits vaisseaux sanguins (*c a*, fig. 325) qui sillonnent en abondance le follicule (ci-après). Au niveau de leurs anastomoses, ces trabécules présentent des épaississements (nœud du réseau) remarquables par la présence de noyaux (*c*, fig. 325).

Nature du tissu réticulé encore discutée.

c. — *Tissu réticulé*. — Quelle est la nature de ce tissu

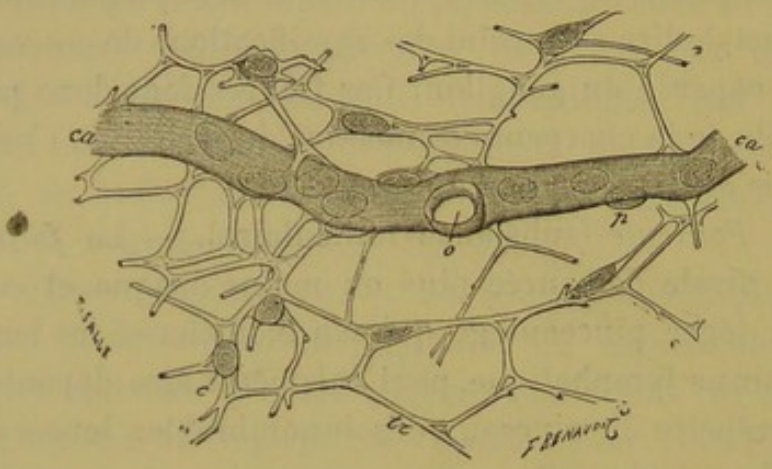


Fig. 325. — Tissu conjonctif réticulé d'un follicule de ganglion lymphatique du chien, dégagé au pinceau sur des coupes faites après injection interstitielle d'une solution à 1 p. 100 d'acide osmique.

ca. Capillaire sanguin. — *o*. Section transversale d'un vaisseau capillaire anastomosé avec le précédent. — *tr*. Travées du réticulum. — *c*. Noyaux de ce réticulum. — *p*. Noyaux de cellules adventices du capillaire. — Grossissement de 600 diamètres (Ranvier).

réticulé? Elle a été très diversement interprétée, et c'est, de tous les détails relatifs à la constitution des ganglions lymphatiques, le seul sur lequel il faut, peut-être, faire encore certaines réserves.

Pour Kölliker, His et Frey, ce fin réseau est formé de cellules étoilées, anastomosées entre elles; les nœuds du réseau représentent les corps cellulaires, et en effet chacun de ces nœuds renferme un noyau (*c*, fig. 325) ; c'est pourquoi Kölliker donne à ce réseau le nom de *tissu cytogène*. His, qui admet la même interprétation, ayant retrouvé un tissu semblable dans plusieurs organes glanduloïdes (thymus, amygdales), lui a donné le nom général de *tissu adénoïde;* Frey, enfin l'a nommé *tissu*

Tissu cytogène

Ou adénoïde.

réticulé, mais en le considérant toujours comme un réseau de cellules étoilées.

Bien différente est l'interprétation de Ranvier. Pour lui, il ne s'agit pas de cellules anastomosées, mais de fins fascicules de tissu conjonctif; les noyaux placés au niveau des nœuds du réseau ne sont pas dans l'intérieur de ces nœuds, mais seulement à leur surface; ils appartiennent à des cellules endothéliales qui revêtent les trabécules; en un mot trabécules du follicule et travées du sinus ont la même signification, celle de *tissu conjonctif réticulé* (c'est-à-dire réseau de *fascicules conjonctifs anastomosés*, et non simplement de cellules étoilées et anastomosées). Tissu conjonctif.

Nous pensons qu'il serait prématuré de chercher à trancher cette question tant que nous n'aurons pas des notions précises fournies par l'étude du développement de ce tissu; mais nous trouverons un tissu tout semblable dans la rate, dont le développement a été bien étudié, et nous arriverons alors à des conclusions qui pourront peut-être être appliquées aussi au tissu réticulé de la substance folliculaire des ganglions lymphatiques (p. 769). L'étude du développement doit trancher la question.

Substance médullaire. — La constitution est semblable à celle de la substance corticale, mais avec des dispositions différentes, au premier abord plus difficiles à saisir.

Nous avons vu que les ampoules corticales se continuent avec les espaces caverneux ou canaux caverneux de la substance médullaire, c'est-à-dire avec un système de cavités vaguement configurées en canaux intercommuniquants (fig. 324, en *k*, *k*), Les parois incomplètes de ces canaux sont formées par les tractus fibreux (*d*, *d*, fig. 326) qui font suite aux cloisons des ampoules corticales. Or dans chacun même de ces canaux caverneux on distingue une zone périphérique (*b*, *b*, fig. 326) qui a exactement les dispositions du sinus lymphatique d'une ampoule, et une partie centrale (*a*, *c*, fig. 326) qui a la constitution du follicule d'une ampoule. Continuité avec les parties corticales homologues.

La partie centrale, qui est ainsi l'homologue du follicule d'une ampoule corticale, n'est plus ici sphérique ou ovoïde, mais se présente sous forme de cordon qui se bifurque et

s'anastomose avec les bifurcations des cordons contenus dans les canaux caverneux voisins et intercommuniquants. C'est ce qu'on nomme les *cordons folliculaires* (ou cordons médullaires), pour bien indiquer leur constitution identique (tissu réticulé) à celle des follicules corticaux avec lesquels ils se continuent. En arrivant vers la région du hile, ces cordons folliculaires se recourbent en anse, et remontent s'anastomoser entre eux et se continuer avec des follicules corticaux (fig. 323), de sorte qu'ils n'ont pas d'extrémités libres.

Cordons folliculaires (tissu réticulé médullaire).

Quant à la partie périphérique d'un canal caverneux, c'est, nous le répétons, un *sinus lymphatique* (sinus médullaires), identique aux sinus corticaux, c'est-à-dire une voie de circulation de la lymphe, voie cloisonnée par des travées ou fibres de tension (*b*, *b*, fig. 326) s'insérant d'une part aux tractus fibreux qui limitent les canaux caverneux (*d*), et d'autre part à la surface des cordons folliculaires (*a*). Ces *sinus médullaires* communiquent d'une part avec les *sinus corticaux*, et d'autre part vont former, par leur confluence, dans le stroma ou noyau fibreux du hile (*g*, fig. 323), un réseau lymphatique qui donne naissance aux vaisseaux lymphatiques *efférents* (*h*, fig. 323).

Sinus lymphatiques médullaires.

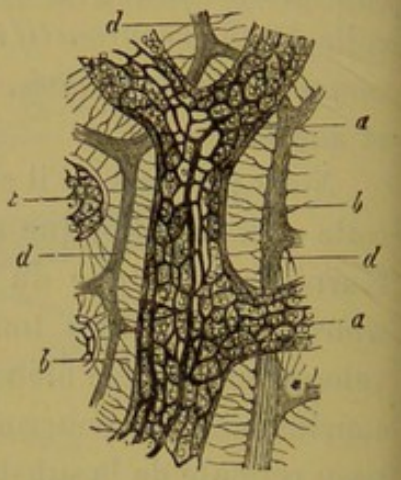


Fig. 326. — Substance médullaire d'un ganglion lymphatique du bœuf.

a. Cordon médullaire (substance folliculaire) avec ses vaisseaux sanguins (en noir). — *c*. Section d'un autre cordon folliculaire. — *d*. Cloisons. — *b*. Travées ou fibres de tension allant des cloisons à la surface des cordons folliculaires (Frey).

Origine des efférents.

Cours de la lymphe dans le ganglion. — Nous pouvons donc maintenant comprendre quel est l'ensemble des trajets de la lymphe dans un ganglion (voir les flèches de la fig. 323) ; elle arrive par les vaisseaux afférents et pénètre dans les ramifications que forment ceux-ci au sein de la capsule du ganglion ; de ces ramifications elle passe dans les sinus lymphatiques corticaux (sinus des ampoules corticales) et de ceux-ci dans les sinus lymphatiques médullaires (sinus des canaux caverneux) ; de ces dernier sinus, elle est collectée dans le réseau

Trajet continu pour la lymphe.

lymphatique du stroma du hile d'où elle sort par le ou les vaisseaux efférents (*h*, fig. 323).

Cours de la lymphe ralenti dans les sinus.

De tout ce trajet, la seule portion qui présente une particularité notable est représentée par les *sinus lymphatiques* corticaux et médullaires ; là la lymphe circule dans les espaces traversés par des travées conjonctives qui doivent ralentir son cours, et elle circule au contact de la substance folliculaire (follicules corticaux et cordons folliculaires médullaires). En somme, le schéma le plus simple d'un ganglion lymphatique et de sa circulation se réduit ainsi à l'arrivée et le passage lent de la lymphe dans des sinus disposés autour d'amas de substance folliculaire, c'est-à-dire de tissu réticulé ; la forme en follicules ou en cordons de cette substance est chose accessoire. Ce *ganglion lymphatique schématique* existe ; il a été décrit récemment (1895) par Ranvier ; c'est le ganglion mésentérique du porc. Ce ganglion est formé simplement par un certain nombre de follicules sphériques disséminés au hasard et suspendus par des travées dans une sorte de poche où circule la lymphe (voir ci-après, p. 754, note).

Ganglion schématique.

Question des rapports des sinus avec le tissu réticulé.

Il faut donc se demander quels sont les rapports précis, dans un ganglion, entre la substance folliculaire (tissu réticulé) et les voies lymphatiques (sinus) qui l'entourent, et la question à résoudre est celle-ci : Y a-t-il communication entre la cavité des voies lymphatiques et les mailles du tissu réticulé de la substance folliculaire ? Cette question peut être examinée à deux points de vue, l'un anatomique, l'autre physiologique.

Problème anatomique controversé.

Au point de vue *anatomique* les auteurs sont partagés. — Pour les uns (Frey, par exemple), il n'existe pas de membrane enveloppante autour de la substance folliculaire ; à sa périphérie les mailles du tissu réticulé sont seulement un peu plus fines, plus allongées en fentes (voir comparativement les régions *b* et *c* de la fig. 324) ; ce tissu se condense en une couche corticale, mais cette couche est criblée d'orifices en forme de fentes toujours béantes, de sorte qu'il y a une infinité de communications permanentes entre les voies lymphatiques et l'intérieur de la substance folliculaire. — Pour les autres (His et Ranvier), la

surface de la substance folliculaire est revêtue d'un endothélium continu, qui est interposé entre les voies de la lymphe (sinus) et le tissu réticulé, de sorte que ces voies de la lymphe sont de véritables cavités vasculaires circonscrites de tous côtés par une membrane endothéliale. Cependant, dans ses études récentes sur le ganglion mésentérique du porc, Ranvier parle seulement d'une *pseudo-capsule* à la surface de la substance folliculaire, et constate que, en injectant ce ganglion, on voit l'injection pénétrer des voies lymphatiques (sinus) dans la substance folliculaire [1].

Problème physiologique résolu.

Au point de vue *physiologique*, il est reconnu par tous que les globules blancs passent et repassent des voies lymphatiques dans la substance folliculaire et de cette substance dans les voies lymphatiques, c'est-à-dire qu'à cet égard, s'il y a une capsule ou pseudo-capsule autour de cette substance, cette capsule, formée d'un simple revêtement endothélial, n'oppose aucun obstacle au passage des leucocytes qui la perforent comme ils le font pour tous les autres revêtements endothéliaux et qu'en définitive les choses se passent comme s'il y avait libre communication des sinus lymphatiques aux mailles du tissu réticulé de la substance folliculaire.

Si les leucocytes passent des sinus lymphatiques dans le tissu réticulé folliculaire, c'est qu'ils trouvent dans celui-ci un milieu oxygéné propre à leur vie, et notamment à leur multipli-

1. S. Ranvier, *Structure des ganglions mésentériques du porc* (Compt. rend. Acad. des sciences, 2 déc. 1895). — Ces ganglions, à peu près sphériques, réalisent une sorte de schéma simplifié du ganglion lymphatique. En effet, ils sont formés d'une masse de tissu conjonctif réticulé, dans laquelle sont épars des *follicules sphériques*. « Ces follicules sont entourés d'une pseudo-capsule qui les limite sans cependant les isoler du tissu intermédiaire ; du reste, ce tissu intermédiaire et les follicules eux-mêmes ont la même structure ; les follicules sont seulement caractérisés par la présence du réseau capillaire que l'on trouve dans tous les follicules lymphatiques quels qu'ils soient. J'ai dit que la capsule des follicules est une pseudo-capsule. En effet, si l'on injecte de bleu de Prusse, par piqûre, un ganglion mésentérique, on voit le liquide coloré se répandre régulièrement dans toutes les parties du ganglion : follicules, pseudo-capsule et tissu intermédiaire. En réalité, le ganglion tout entier est formé de tissu conjonctif réticulé et la lymphe peut circuler dans toutes les mailles de ce tissu, aussi bien dans celles des follicules, des pseudo-capsules, que dans celles des régions inter-folliculaires... Un ganglion lymphatique doit être considéré simplement comme une poche, une sorte de vessie, dans laquelle circule la lymphe au sortir des afférents pour arriver aux efférents. » (Ranvier, *loc. cit.*)

cation; nous allons voir en effet que la substance folliculaire est parcourue par un riche réseau de capillaires sanguins, et que les leucocytes qu'on y rencontre se trouvent en grand nombre en voie de division.

Vaisseaux sanguins. — Les artères et veines du ganglion abordent celui-ci au niveau de son hile (p. 747), et se ramifient d'abord dans le noyau de tissu conjonctif, parfois mêlé de cellules

Richesse vasculaire.

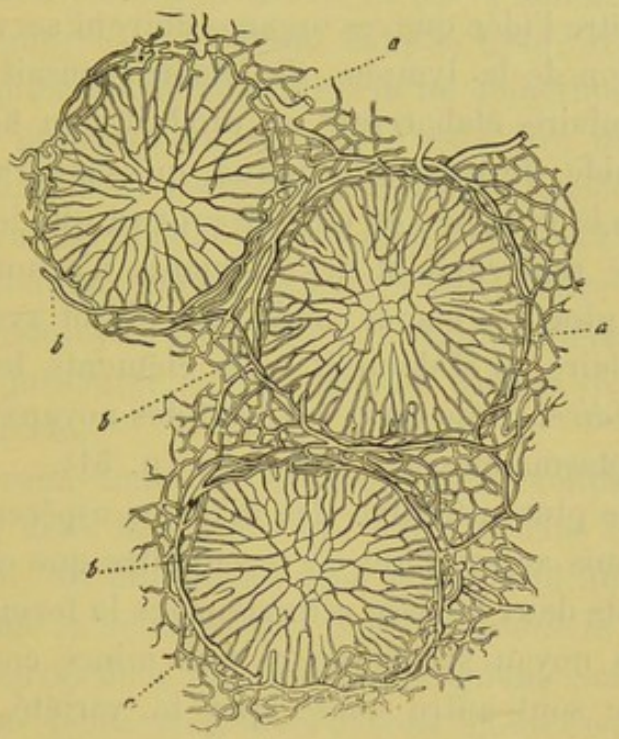


Fig. 327. — Vaisseaux de trois follicules lymphatiques.
a. Réseau capillaire. – *b*. Gros vaisseau annulaire (Frey).

adipeuses, que nous avons précédemment décrit sous le nom de *stroma du hile* (*g*, fig. 323) ; de là leurs branches suivent les cloisons fibreuses de la substance médullaire, puis de la substance corticale, émettant des séries de rameaux qui traversent les sinus lymphatiques pour se jeter dans la substance folliculaire. Là se développe un riche réseau de capillaires sanguins (fig. 326), dont les mailles sont arrondies dans les follicules corticaux (fig. 327), allongées dans les cordons folliculaires médullaires (fig. 226). Dans les follicules corticaux, ce réseau présente de plus cette disposition caractéristique que la plupart des capillaires se dirigent de la périphérie vers le centre, for-

Réseau capillaire à dispositions caractéristiques.

mant par leur ensemble une figure radiée (fig. 327). Nous avons vu précédemment, en étudiant le tissu réticulé de la substance folliculaire, que les trabécules de ce tissu viennent s'attacher sur la paroi des capillaires (*ca*, fig. 325), s'y comportant comme la couche de cellules étoilées connue sous le nom d'adventice des capillaires sanguins (voir p. 673).

Fonctions des ganglions lymphatiques. — L'interposition des ganglions sur le trajet de la lymphe fait nécessairement naître l'idée que ces organes doivent servir à modifier la composition de la lymphe. Ch. Robin pensait que la substance folliculaire élaborerait un produit non figuré, probablement liquide, de nature inconnue, qui viendrait se joindre au plasma de la lymphe ; en effet, il croyait que les mailles du tissu réticulé renfermaient des éléments n'ayant aucun rapport avec les globules blancs, mais bien plutôt avec un épithélium glandulaire, et il donnait à ces éléments le nom d'*épithélium nucléaire*, parce qu'il y voyait des noyaux avec peu ou pas de protoplasma ou corps cellulaire (p. 51).

Anciennes théories.

Une étude plus attentive des diverses espèces de globules blancs a permis aujourd'hui de reconnaître que ces éléments, très abondants dans le tissu réticulé, sous la forme de cellules avec un gros noyau sphérique et une mince couche de protoplasma, ne sont autre chose que la variété de globules blancs connus sous le nom de *lymphocytes* (fig. 286, p. 654), ainsi nommés précisément à cause de leur grande abondance dans le tissu propre ou réticulé des ganglions lymphatiques (p. 654). Ce sont des leucocytes jeunes, provenant sans doute de la division des éléments qui représentent les autres variétés des leucocytes, capables de se multiplier très activement et aussi d'évoluer vers les autres formes de globules blancs (voir, ci-dessus, p. 717, l'histoire des *noyaux d'origine* de Pouchet).

Le tissu réticulé est riche en *lymphocytes*.

On admet donc généralement aujourd'hui que les ganglions lymphatiques sont des organes où les globules blancs se produisent en abondance. A cet effet, les leucocytes, qui se trouvent déjà dans la lymphe amenée par les vaisseaux afférents, arrivés dans les sinus lymphatiques du ganglion, et par le fait

Ce tissu réticulé est un lieu de multiplication des leucocytes.

du ralentissement de la circulation de la lymphe dans ces sinus (p. 753), pourraient, par leur amiboïsme, pénétrer dans la substance folliculaire, où ils seraient attirés par la présence de nombreux capillaires sanguins (p. 755), c'est-à-dire par l'abondance d'oxygène dans cette substance, et nous savons en effet (p. 36) que les leucocytes se dirigent de préférence vers un milieu oxygéné. Arrivés dans le tissu réticulé, au contact des capillaires, ils s'y multiplient. Et en effet Flemming a constaté leurs très nombreuses divisions dans ce tissu ; il ne les a pas vus se multiplier par division directe ou acinétique, mais bien par division indirecte ou mitose, c'est-à-dire qu'il a trouvé dans la substance folliculaire d'innombrables leucocytes présentant des figures caryocinétiques. Ainsi, selon les circonstances, et sans doute aussi selon les variétés de globules blancs (lymphocytes ou leucocytes ordinaires adultes), ces éléments seraient capables de présenter soit la division directe (p. 56), soit la division indirecte.

Division cinétique.

On comprend donc que la numération comparée des globules blancs, dans la lymphe qui entre et dans celle qui sort d'un ganglion, ait montré un bien plus grand nombre de ces éléments dans la seconde que dans la première (p. 733). A toutes ces preuves de la fonction des ganglions comme lieux de production des leucocytes, nous devons ajouter ce fait que la leucocythémie, état pathologique caractérisé par une surabondance de globules blancs dans le sang (p. 653), est accompagnée de l'hypertrophie, c'est-à-dire de la suractivité des ganglions lymphatiques.

Richesse en leucocytes de la lymphe des vaisseaux efférents.

3° LA RATE

On ne saurait mieux placer l'étude de la rate qu'après celle du sang, de la lymphe et des ganglions lymphatiques; en effet ses *fonctions* sont relatives à l'évolution des éléments figurés du sang et de la lymphe; et, d'autre part, sa *structure* présente les plus grandes analogies avec celle des ganglions lymphatiques, si bien que Frey a pu dire que la rate est une glande lymphatique sanguine.

Analogie avec les ganglions lymphatiques.

Renvoyant aux traités d'anatomie descriptive pour la situa-

tion, les rapports, la forme, le volume de la rate, nous rapellerons seulement que cet organe est de couleur rouge sombre, et qu'il est très fragile, très friable, très facile à écraser et à déchirer, particularités qui sont toutes, on va le voir, en rapport avec sa constitution histologique.

Énumération des parties à examiner.

Cette constitution présente d'abord à considérer : d'une part une *enveloppe fibreuse* avec des prolongements ou *travées* cloisonnant l'intérieur de l'organe, et d'autre part des *vaisseaux* qui entrent par le hile et sont accompagnés d'une gaine formée par cette enveloppe. — Ensuite se présentent, comme parties essentielles ou substances propres de la rate, d'un côté des formations de tissu réticulé développées autour des petits vaisseaux artériels (*gaines réticulées* et *corpuscules de Malpighi*), et d'un autre côté un tissu réticulé analogue, mais infiniment plus abondant, remplissant les espaces délimités par les travées fibreuses émanées de l'enveloppe (*pulpe splénique*). — Enfin nous aurons à rechercher quel est le mode de *circulation du sang* dans la rate, et à examiner les *fonctions* probables de l'organe.

Enveloppe fibreuse et travées cloisonnantes. — L'enveloppe de la rate est double; elle comprend superficiellement une *tunique séreuse*, le péritoine, sur laquelle nous ne nous arrêterons pas, renvoyant d'une part à l'étude précédemment faite des séreuses en général (p. 370), et, d'autre part, aux traités d'anatomie descriptive, pour la description des replis ou épiploons qui rattachent la rate aux organes voisins; et, au-dessous de la séreuse, une tunique propre ou *enveloppe fibreuse* de la rate.

Péritoine.

Enveloppe fibreuse avec éléments musculaires.

Cette enveloppe fibreuse est relativement mince, transparente, et cependant très résistante. Elle est formée de tissu fibro-élastique, et renferme dans ses couches les plus profondes des fibres musculaires lisses, relativement peu nombreuses chez l'homme, très abondantes chez divers mammifères tels que le mouton, le porc, le chien.

Par sa face interne, elle émet de nombreuses cloisons (*b*, *b*, fig. 328) qui pénètrent dans l'intérieur de l'organe, s'y subdivisent en cordons ou travées fibreuses, épaisses d'abord de près

de 2 millimètres, puis se réduisant, à mesure de leur division, à 0,1 millimètre, et même moins. Ces *cloisons* et *travées* ont la même constitution que l'enveloppe dont elles émanent ; elles renferment aussi des fibres lisses qui, chez l'homme, ne sont guère présentes que dans les travées de très petit calibre.

Cloisons et travées émanées de l'enveloppe.

En s'anastomosant entre elles et avec celles qui partent de

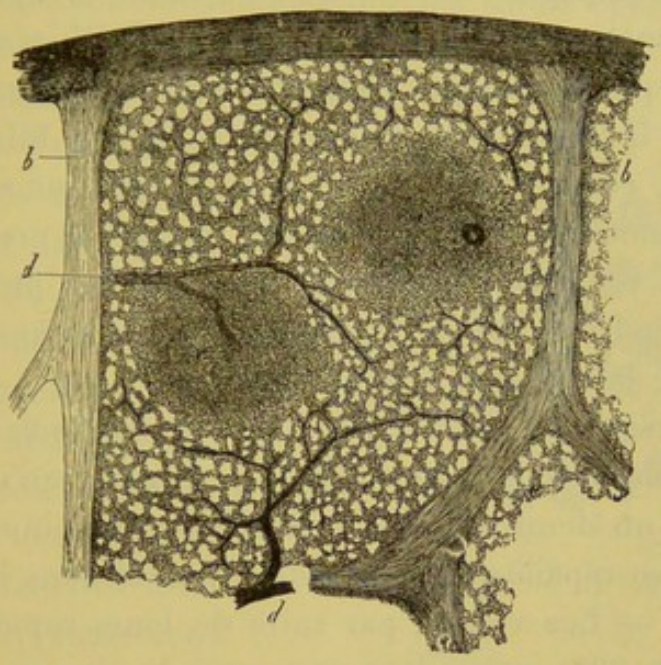


Fig. 328. — Coupe de la rate humaine (région superficielle).

a. Enveloppe fibreuse (et péritoine). — *b*, *b*. Cloisons qui en partent. — *c*, *c*. Corpuscules de Malpighi ; dans l'un est l'artère coupée transversalement, dans l'autre une artère coupée longitudinalement. — *d*, *d*. Branches artérielles. — *ee*. Pulpe splénique rouge. — Grossissement de 38 diamètres (Kölliker).

la gaine des vaisseaux, ces travées délimitent des espaces inter-communiquants, comparables aux espaces caverneux de la substance médullaire des ganglions lymphatiques (p. 751), espaces qu'on a nommés *cellules de la rate* (le mot cellule étant ici pris avec la même acception que dans l'expression tissu cellulaire lâche, p. 332), ou *canaux de la pulpe splénique* (fig. 328).

Vaisseaux sanguins. — Les vaisseaux de la rate (ramifications de l'artère et de la veine splénique) pénètrent dans l'organe par le hile de sa face interne. L'artère splénique se divise, un peu avant son entrée, en six à huit branches, qui

Artère splénique et ses départements indépendants.

présentent cette disposition toute particulière de se ramifier chacune dans un département spécial de la rate, sans s'anastomoser avec ses voisines, de sorte que, au point de vue vasculaire, il y a autant de rates distinctes simplement juxtaposées.

L'enveloppe fibreuse de l'organe, au niveau du hile, pénètre avec les vaisseaux sur lesquels elle se réfléchit, qu'elle enveloppe et accompagne; c'est ce qu'on nomme la *capsule de Malpighi*, de même qu'on nomme *capsule de Glisson* l'ensemble des gaines que l'enveloppe conjonctive du foie forme aux ramifications de la veine porte, à leur entrée dans le hile hépatique. Chacune de ces gaines renferme à son centre une artère et une veine, et émet par sa périphérie des travées et prolongements fibreux qui vont, en s'anastomosant avec ceux précédemment décrits, prendre part à la formation de la charpente fibreuse générale de la rate (fig. 328).

Capsule de Malpighi (*gaines périvasculaires*).

Mais lorsque les subdivisions successives des vaisseaux sont arrivées à donner des artérioles ne présentant qu'un diamètre inférieur à un demi-millimètre, artérioles et veinules se séparent pour se répandre chacune de son côté dans la substance splénique. — Les veines, par suite de leurs rapides subdivisions (*d*, fig. 331), présentent une paroi de plus en plus mince, qui se réduit bientôt à leur membrane endothéliale, puis presque aussitôt cet endothélium devient incomplet, cesse de former une couche continue, présente des intervalles qui conduisent dans les mailles du tissu réticulé de la pulpe splénique, et, finalement, la veine cesse d'exister, sa cavité venant s'ouvrir dans cette pulpe (fig. 331). — Les artères, au contraire, continuent à être enveloppées d'une gaine de tissu conjonctif; mais peu à peu cette gaine se transforme en *tissu réticulé*, et cette transformation gagne peu à peu et successivement toutes les tuniques de l'artériole; lorsque celle-ci ne présente plus qu'un diamètre de 20 à 200 μ, elle est entièrement enveloppée par une épaisse *gaine de tissu réticulé*, laquelle se renfle de place en place pour former des corpuscules visibles à l'œil nu, dits *corpuscules de Malpighi* (fig. 329), et que nous étudierons dans un instant. En même temps, l'artériole se sub-

Disparition de la paroi veineuse.

Corpuscules de Malpighi.

divise en fins ramuscules qu'on a comparés aux poils d'un pinceau, d'où leur nom de *vaisseaux pénicillés*, lesquels finalement s'ouvrent dans la pulpe splénique (fig. 329 et 330).

Corpuscules de Malpighi. — Un *corpuscule de Malpighi* est en tout identique à un follicule de la substance corticale d'un ganglion lymphatique (fig. 324, p. 747). Difficiles à bien voir chez l'homme, parce qu'ils s'altèrent rapidement sur le cadavre, et qu'ils sont atrophiés chez les sujets âgés ou ayant succombé à une longue maladie, ils sont très évidents chez les divers mammifères où ils se présentent sous l'aspect de grains blanchâtres de un quart à un demi-millimètre de diamètre, appendus aux origines des artères pénicillées et à ces artérioles elles-mêmes, comme des fruits aux branches d'un arbre (fig. 329) ; seulement ils ne sont pas rattachés à ces artérioles par un pédicule, mais leur adhèrent intimement, ne formant que des renflements locaux de la gaine réticulée de ces vaisseaux ; aussi voit-on souvent le vaisseau les traverser soit excentriquement (*f*, fig. 330), soit en leur milieu, c'est-à-dire les enfiler comme un fil le fait d'une perle ; ils sont nombreux, car on peut les évaluer à huit ou dix mille pour une rate humaine.

Corpuscule identique à un follicule cortical de ganglion lymphatique.

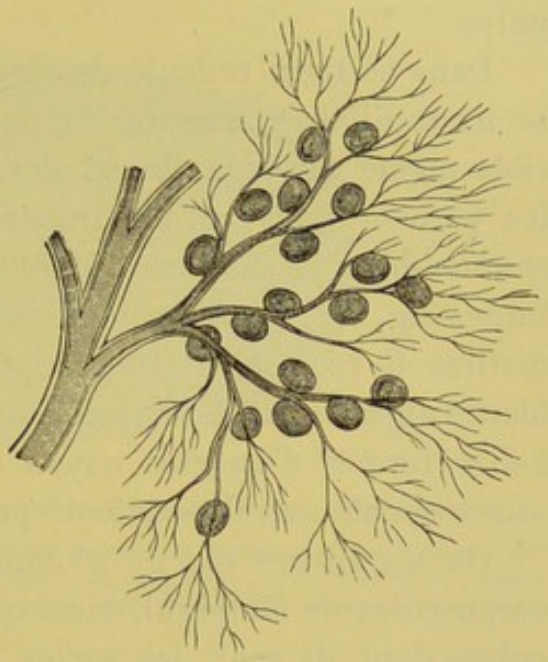


Fig. 329. — Portion d'une petite artère de la rate du chien, avec les corpuscules de Malpighi développés sur ses rameaux. — Grossissement de 10 diamètres (Kölliker).

Leur *structure* est exactement celle d'un follicule de ganglion lymphatique ; c'est un amas de *tissu réticulé* (p. 749), c'est-à-dire un réseau, étendu dans tous les sens, de fines trabécules avec nœuds (fig. 325) au niveau desquels on voit un noyau. Ce réticule est moins serré au centre qu'à la périphérie, où le

Même constitution par du tissu réticulé.

tissu se condense en une couche limite (*c*, fig. 330), plus résistante, à trabécules plus épaisses et à mailles plus étroites, tout comme dans le follicule d'une ampoule corticale de ganglion lymphatique (fig. 324, p. 747) ; mais il n'y a pas à parler de membrane enveloppante réelle, cette couche limite étant perforée d'une infinité d'orifices par lesquels les mailles du corpuscule communiquent avec les espaces de la pulpe splénique ambiante, de même que les trabécules de cette couche limite se continuent avec les trabécules du tissu réticulé de cette pulpe.

Dans ce tissu réticulé du corpuscule, se ramifient de nombreux capillaires sanguins (*g*, fig. 339), qui émanent de l'artériole même sur laquelle est développé le corpuscule, et dont les parois reçoivent les trabécules du réseau, exactement comme dans la substance folliculaire des ganglions lymphatiques (fig. 325, p. 750) ; enfin, pour compléter cette identité, les mailles de ce réseau sont occupées (fig. 330) par des globules blancs appartenant à la variété dite *lymphocytes* (p. 654), c'est-à-dire formés d'un gros noyau unique, rond, avec une très mince couche enveloppante de protoplasma.

Même abondance de *lymphocytes*.

On n'y trouve pas de globules rouges ; c'est pourquoi ces corpuscules de Malpighi, ainsi que les gaines vasculaires réticulées dont ils sont des sortes d'excroissance, tranchent par leur couleur pâle sur la teinte rouge foncé de la pulpe splénique dans laquelle ils sont plongés ; on a donc parfois désigné ces corpuscules et gaines réticulées sous le nom de *pulpe blanche* (*b*, fig. 330), et sous le nom de *pulpe rouge* la pulpe splénique proprement dite (*a*, *a* fig. 330), dont il nous reste à parler.

Pulpe blanche.

Pulpe splénique. — Les cavités intercommuniquantes que circonscrivent les cloisons, lamelles et cordons fibreux, émanés les uns de l'enveloppe de la rate, les autres de la capsule malpighienne des vaisseaux, sont occupées par une substance molle, épaisse, de couleur rougeâtre, qu'on a désignée sous le nom de *boue splénique*, puis de *pulpe splénique* (pulpe rouge).

Pulpe rouge.

Mais cette pulpe a une structure histologique : elle est formée d'un tissu réticulé, semblable à celui de la substance follicu-

laire des ganglions lymphatiques ou à celui des corpuscules de Malpighi, avec cette seule différence essentielle que les mailles de ce réticulum (*a*, fig. 331) sont occupées non seulement par des lymphocytes, mais encore par des globules rouges du sang. Les trabécules de ce tissu réticulé sont très fines, et forment, en leurs points d'entre-croisement, des nœuds au niveau desquels on aperçoit des noyaux; d'autre part, ces trabécules s'insèrent et sur les couches périphériques des corpuscules de Malpighi, où elles se continuent avec le réseau trabéculaire de ces

Lymphocytes et hématies.

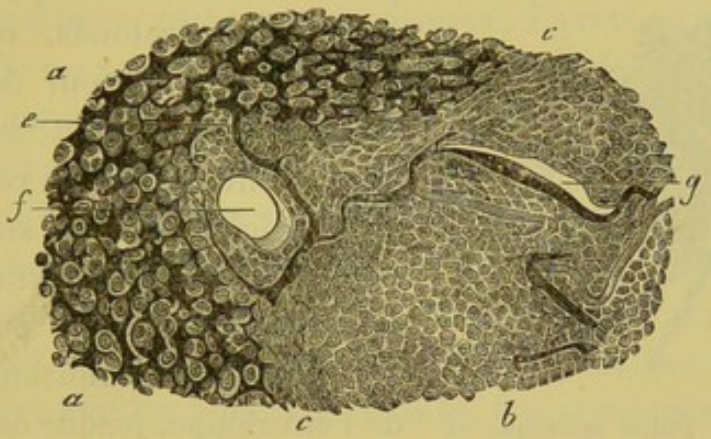


FIG. 330. — Tissu de la rate (préparation faite avec la rate d'un hérisson)

a. Pulpe splénique (pulpe rouge). — *b*. Follicule (corpuscule de Malpighi). — *c*. Couche limitante du corpuscule. — *g*. Vaisseau capillaire du corpuscule. — *e*. Point où ce vaisseau va déboucher dans la pulpe rouge. — *f*. Coupe transversale d'un rameau artériel sur la limite du corpuscule de Malpighi (Frey).

corpuscules, et sur les cloisons, lamelles et cordons fibreux qui circonscrivent les espaces de la pulpe.

Circulation du sang dans la pulpe. — De tout ce qui précède, il résulte que le sang, amené par les artères, est versé par leurs dernières ramifications dans la pulpe de la rate, c'est-à-dire dans les mailles du tissu réticulé de cette pulpe (en *e*, fig. 330); mais il ne paraît pas franchir les limites de la couche périphérique condensée (*c*, fig. 330) des corpuscules de Malpighi, de sorte que ceux-ci ne sont pas colorés en rouge (pulpe blanche); dans la pulpe rouge, il est répandu en des espaces dépourvus de paroi vasculaire propre, ces espaces étant limités directement par les trabécules du tissu réticulé. De ces espaces ou lacunes insterstitielles (*circulation lacunaires*, *d*, fig. 331), le sang est recueilli dans les veines, qui en effet (p. 760) com-

Circulation lacunaire.

muniquent à leurs origines avec les mailles du tissu réticulé (fig. 331, en *c*).

On voit donc que le sang circule dans la pulpe de la rate comme la lymphe circule dans la substance folliculaire d'un ganglion lymphatique. Mais quel est le liquide qui circule dans les mailles du tissu réticulé des corpuscules de Malpighi? C'est ce qu'il est impossible de préciser tant qu'on ne connaîtra pas les origines des lymphatiques de la rate. En effet, cet organe possède des lymphatiques, les uns superficiels, c'est-à-dire disposés dans son enveloppe fibreuse, les autres profonds, c'est-à-dire venant de l'intérieur de l'organe en suivant le trajet des veines. Mais viennent-ils des corpuscules de Malpighi, dont ils seraient les voies efférentes? Les lymphatiques superficiels, d'autre part, pénètrent-ils, avec les cloisons émanées de l'enveloppe, jusque dans l'intérieur de l'organe? Y a-t-il, par exemple dans ces derniers, quelque chose qui représente des voies afférentes lymphatiques?

Lymphatiques de la rate mal connus.

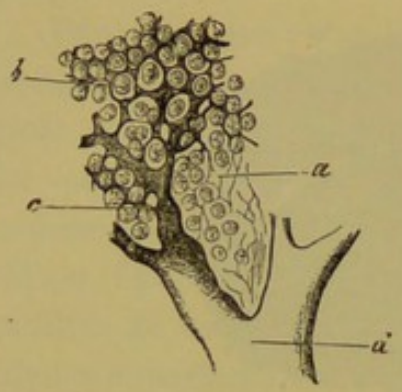


Fig. 331. — Pulpe splénique et vaisseau veineux (rate de mouton injectée).

a. Charpente réticulée de la pulpe. — *b*. Espaces sanguins de la pulpe. — *c*. Communication de ces espaces avec les origines des ramuscules veineux, dont la paroi est incomplète. — *d*. Branches veineuses (Frey).

Nous n'avons pas encore de réponse à toutes ces questions, qui tendraient à nous faire entrevoir dans la rate deux organes différents formés de tissu réticulé : l'un qui serait interposé, comme un ganglion lymphatique ordinaire, sur le trajet de la lymphe (pulpe blanche), l'autre qui serait interposé sur le trajet du sang (pulpe rouge). En tout cas, les lymphatiques superficiels et profonds paraissent reliés les uns aux autres par des voies anastomotiques qui traversent la capsule fibreuse et tandis que les superficiels contiennent de la lymphe ordinaires, les profonds ramènent une lymphe plus ou moins colorée en rouge par des globules sanguins, ce qui semblerait indiquer que ces derniers lymphatiques ont, à leurs origines, des rapports intimes avec la pulpe rouge elle-même, ainsi que l'a indiqué Tomsa.

Enfin, la rate reçoit de nombreux *nerfs*, formés surtout de fibres de Remak (p. 813); ils suivent les branches artérielles, auxquelles ils sont destinés (nerfs vaso-moteurs) ainsi sans doute qu'aux fibres musculaires lisses de l'enveloppe et des travées fibreuses, car on sait que la rate jouit d'un certain degré de contractilité. Nerfs et contractilité de la rate.

On voit donc que, en résumé, la rate est essentiellement formée de *tissu réticulé*, renfermant dans ses mailles, selon les régions, soit exclusivement des cellules lymphatiques (*corpuscules de Malpighi*), soit un mélange de cellules lymphatiques et de globules rouges (*pulpe splénique rouge*). La rate nous apparaît donc comme un ganglion lymphatique (voir ci-dessus, page 754, la description des ganglions mésentériques du porc, d'après les récentes recherches de Ranvier) placé sur le trajet de la circulation sanguine. Elle possède, d'une part, de véritables follicules lymphatiques, représentés par les corpuscules de Malpighi, et formés d'un tissu réticulé qui se continue d'autre part avec le tissu réticulé de la pulpe rouge. Dans ces follicules évoluent les globules blancs ou cellules lymphatiques qui, à la périphérie du corpuscule, passent dans les mailles de la pulpe; dans cette dernière s'accomplissent alors, quant aux globules rouges, des transformations que nous allons plus spécialement indiquer sous le titre de fonctions de la rate. La rate est un ganglion lymphatique interposé à la circulation sanguine.

Fonctions de la rate. — La couleur rouge de la boue de la rate a fait penser de bonne heure à attribuer à cet organe un rôle dans la formation des éléments du sang, des globules rouges; et d'autre part, la présence en elle de tissus et de cellules semblables aux éléments des ganglions lymphatiques, a fait penser que la rate ne serait pas étrangère à la multiplication des globules blancs et à leurs transformations possibles. En partant de ces hypothèses très rationnelles, les physiologistes ont institué de très nombreuses expériences, qui malheureusement ont donné des résultats trop souvent contradictoires. Notre intention ne saurait être de les passer toutes en revue; mais seulement de donner une idée de celles où l'examen microscopique a pu intervenir et assigner à ces résultats leur véritable signification. Lieu de transformation et des leucocytes, et des hématies.

Expériences par *extirpation* de la rate.

Le procédé le plus élémentaire pour rechercher la fonction d'un organe est de supprimer, d'extirper celui-ci et de constater les troubles consécutifs à cette opération. — Depuis Malpighi qui, en 1669, lia les vaisseaux spléniques, ce qui équivaut à peu près à l'ablation de la rate, nombre de physiologistes et de chirurgiens ont pratiqué la splénotomie, sans que, en général, ils aient eu à remarquer qu'il en soit résulté des troubles notables dans la qualité ou la quantité du sang et de la lymphe. Ceci montre seulement que, si la rate joue un rôle dans la production des globules blancs et des globules rouges, elle n'est pas seule à le jouer, et que son absence peut être suppléée par d'autres organes. En effet on a d'une part remarqué une hypertrophie des ganglions lymphatiques chez les animaux qui supportaient sans trouble la splénotomie; et d'autre part on a constaté que si l'ablation de la rate n'a pas de conséquence fâcheuse chez les jeunes sujets, dont tous les os renferment de la moelle rouge très activement hématopoiétique (p. 727), elle est au contraire mortelle pour les animaux vieux dont la moelle osseuse, arrivée généralement à l'état adipeux, ne peut plus remplir des fonctions hématopoiétiques. — Cependant une étude plus attentive des modifications histologiques (éléments figurés) du sang a jeté quelque clarté sur le problème. Malassez et Picard, en 1878, ont constaté que, chez les animaux privés de rate, on trouve dans le sang une diminution du *nombre* des globules rouges et surtout une diminution de la *valeur* de ces globules, leur teneur en hémoglobine étant moindre qu'à l'état normal (p. 646). La rate ne semble donc pas étrangère à la formation des hématies.

Expériences par comparaison du sang afférent et du sang efférent.

Un second procédé, également général, pour rechercher la fonction d'un organe, consiste à étudier comparativement le sang qui y entre et le sang qui en sort. — Depuis Béclard (1846), de très nombreuses expériences de ce genre ont été faites sur la rate : les unes ont montré que le sang de la veine splénique serait plus riche en globules que celui de l'artère; les autres ont donné un résultat nul ou même inverse. — Or, ces contradictions peuvent s'expliquer par ce fait, aujourd'hui connu, que la rate présente des alternatives de repos (vaso-constric-

tion et ralentissement de sa circulation) et d'activité (vaso-dilatation et circulation active).

D'autre part, comme dans les expériences en question on n'évaluait la richesse en globules rouges que par le poids de ces globules humides ou secs, il peut se faire qu'une augmentation réelle ait échappé à l'analyse, si cette augmentation était représentée par des globules jeunes, encore petits, peu chargés d'hémoglobine, par des *hématoblastes* plus ou moins arrivés au terme de leur évolution (p. 659 et 727). Il faut donc comparer le sang artériel et le sang veineux de la rate en y faisant une numération rigoureuse des globules rouges; en procédant ainsi, Malassez et Picard ont trouvé que toujours le sang des veines spléniques est plus riche en hématies que l'artériel; si la rate est à l'état de repos (vaso-constriction), cette différence est peu accentuée; si elle est en activité (vaso-dilatation), cette différence devient beaucoup plus sensible. Nous sommes donc de plus en plus confirmés dans l'idée que le tissu de la rate est, comme la moelle rouge des os, un lieu où se forment les hématoblastes.

Numération des hématies dans le sang artériel et veineux.

Pour résoudre finalement la question, il faut la ramener de plus en plus sur le terrain purement *histologique*, c'est-à-dire faire l'étude des éléments de la pulpe rouge de la rate, et chercher à assister à cette production d'hématoblastes.

Or, ici les faits observés présentent de nouveau des contradictions. Parmi les éléments qu'on trouve dans un fragment de pulpe splénique dissociée, celui qui, dès 1847 (Funke, Kölliker), a le plus frappé les observateurs, est représenté par de grands globules blancs renfermant des grains jaunes de la nature de la substance des globules rouges; aussitôt les uns ont pensé y voir des leucocytes en voie de se transformer en hématies; mais les autres, et cette opinion a été confirmée par toutes les recherches ultérieures, y ont reconnu des leucocytes renfermant des fragments de globules rouges. Il est en effet incontesté aujourd'hui que, dans la rate, il se fait un travail de destruction des hématies, sans doute des hématies altérées, devenues impropres à leurs fonctions, et cette destruction est opérée par phagocytose, les globules blancs fragmentant, englo-

Étude histologique.

bant et s'assimilant ces vieilles hématies. Mais à côté de ce travail de destruction des vieux globules rouges, tout montre, on l'a déjà vu, ci-dessus, qu'il y a inversement production de jeunes globules, d'hématoblastes.

C'est, en effet, ce qui résulte à nouveau des recherches de Phisalix chez les ovipares, et de Malassez chez les vivipares. Chez les premiers (poissons osseux et cartilagineux), on trouve en abondance toutes les formes de transition entre les lymphocytes et les hématoblastes nucléés, comme dans la moelle des os. Chez les seconds, on trouve des leucocytes ayant pris les caractères de cellules de Neumann, ou *cellules hémoglobiques* de Malassez (p. 726), lesquelles présentent à leur surface des bourgeons qui deviennent libres à l'état d'hématoblastes non nucléés, comme dans la moelle des os (p. 727).

Conclusions.

Nous conclurons donc que la rate est bien décidément un lieu de *formation* des globules rouges, et en même temps un foyer de *destruction* de ces mêmes éléments. Ces deux actes ne sont évidemment pas sans rapport l'un avec l'autre, le second ayant pour résultat d'accumuler, en nature ou sous une autre forme, dans la substance de la rate, l'hémoglobine nécessaire au premier.

Histogénèse de la rate. — Cette étude de l'histologie et des fonctions de la rate chez l'adulte laisse, nous venons de le voir, bien des questions qui auraient besoin de nouvelles confirmations. Or, l'étude du développement de la rate jette un grand jour sur ces divers points obscurs; elle nous donne très nettement la signification morphologique du tissu réticulé splénique; et, comme la rate fonctionne dès son apparition chez l'embryon, cette étude met hors de doute son rôle essentiellement hématoblastique[1].

Intérêt de cette étude.

Question générale du tissu réticulé.

En décrivant le tissu réticulé des corpuscules de Malpighi et de la pulpe splénique, nous avons dit qu'il était semblable à celui de la substance folliculaire des ganglions lymphatiques;

1. C. Phisalix, *Recherches sur l'anatomie et la physiologie de la rate chez les icthyopsides*. Thèse, Faculté des Sciences. Paris, 1885.

E. Laguesse, *Recherches sur le développement de la rate chez les poissons*. Thèse, Faculté des Sciences. Paris, 1890 (Journal de l'Anat. et de la Physiol., 1890).

mais ceci ne nous renseigne pas sur la nature exacte de ce réseau, puisqu'elle est encore discutée pour les ganglions lymphatiques (p. 751) et que, semblablement pour la rate, les trabécules du réseau seraient, pour les uns, de petits faisceaux conjonctifs revêtus de cellules endothéliales, pour les autres, des prolongements de cellules anastomosées. Or, les études de Laguesse sur le développement de la rate montrent, chez les poissons comme chez les mammifères, qu'il s'agit décidément d'un réseau de cellules anastomosées. Le tissu splénique est, dès la première apparition de la rate, un amas de cellules mésenchymateuses étoilées (p. 353) s'anastomosant par leurs prolongements; les noyaux, placés dans les nœuds du réseau, sont les noyaux de ces cellules dont le corps est représenté par le nœud en question; sur la rate plus avancée dans son développement, la nature du réseau ne change pas. Laguesse a pu s'assurer que le tissu réticulé ne donne pas de gélatine par la coction, et qu'il diffère complètement à cet égard, ainsi que par toutes les réactions colorées, du tissu de l'enveloppe et des cloisons et travées spléniques, ces dernières parties étant bien formées de faisceaux de fibrilles conjonctives, tandis que le tissu réticulé proprement dit est un réticulum cellulaire.

Ce sont des cellules étoilées anastomosées par leurs prolongements.

Sans doute ces mêmes conclusions sont-elles applicables au tissu réticulé des ganglions lymphatiques, de sorte que, des diverses interprétations passées en revue à propos de ce tissu, c'est celle de Kölliker, His et Frey qui doit être adoptée (p. 751). On conçoit maintenant pourquoi nous n'avons pas voulu traiter la question du tissu réticulé lorsque nous faisions l'étude du tissu conjonctif. Il s'agit ici en effet d'une forme de tissu conjonctif très aberrante, mais qui occupe cependant bien la place que nous lui assignions à la fin du chapitre XX (p. 418). C'est un tissu conjonctif qui ne possède qu'un seul des trois éléments ordinaires de ce tissu; il n'est formé que de cellules anastomosées en réseau.

D'autre part, le fait que dans la pulpe splénique le sang circule en dehors de toute paroi vasculaire propre, s'infiltrant dans les mailles du tissu réticulé, a rencontré beaucoup d'incrédules. Cependant l'étude du développement de la rate con-

Dès le début la rate est un *diverticule réticulé* des vaisseaux sanguins.

firme entièrement cette interprétation. Laguesse a montré que, dès l'origine, la petite masse mésenchymateuse de cellules étoilées qui forme la rate se met en communication, par ses mailles, avec un diverticule de la veine intestinale, diverticule qui s'ouvre dans le réseau cellulaire et y vide son contenu. A ce moment, le tissu splénique est en rapport seulement avec les origines de la veine splénique. C'est seulement plus tard que les artères se développent, à l'aide de pointes d'accroissement (p. 712), et viennent également se mettre en communication avec les mailles de la pulpe. La rate est donc bien un *diverticule réticulé du système veineux porte*.

Enfin, dès le début aussi, se dessinent les fonctions de la rate. Parmi les cellules mésenchymateuses qui constituent le premier rudiment de la rate, il en est qui ne prennent point part à la formation du réticulum, mais demeurent ou reviennent à l'état d'éléments arrondis, situés dans les mailles des cellules anastomosées. Ce sont les cellules mères des futurs éléments libres de la pulpe, qui dès maintenant sont les homologues des cellules migratrices du tissu conjonctif, les cellules étoilées anastomosées étant les homologues des cellules fixes de ce tissu. Or, ces éléments libres se multiplient activement, et donnent ainsi naissance à de très nombreuses cellules formées par un noyau simple, arrondi, entouré de peu de protoplasma ; ce sont des *lymphocytes* (ou *noyaux d'origine* de Pouchet), et Laguesse a observé, conformément à ce que nous avons vu p. 717, toutes les formes de développement de ces lymphocytes dans deux directions différentes, soit vers les leucocytes proprement dits, soit vers les hématoblastes nucléés (ces recherches ont porté sur l'embryon de truite, c'est-à-dire sur un vertébré ovipare). La rate est donc, dès son origine, un organe lymphopoiétique et hématopoiétique.

Dès le début c'est un lieu de formation des leucocytes et des hématies.

Avant l'apparition des artères, alors que le tissu réticulé de la rate embryonnaire ne communique qu'avec un diverticule veineux, la substance de la rate a un aspect uniforme ; après ouverture des artères dans ce réticulum, le sang, dont le cours est considérablement ralenti dans ce vaste réseau, ne l'envahit pas complètement, et les parties ainsi respectées se trouvent

de préférence autour même des artérioles d'un certain calibre. Ces parties représentent la *pulpe blanche* (gaine réticulée des artérioles et corpuscules de Malpighi), qui est d'abord très considérable, et va en diminuant d'étendue chez l'adulte. Le courant sanguin de la pulpe rouge semble ronger la périphérie de ces masses blanches, en leur enlevant sans cesse de nouvelles cellules (lymphocytes) en voie de transformation; peu à peu, cette pulpe blanche se réduit et s'épuise et, comme l'a montré Pilliet (1891), ce processus se continuant chez l'adulte, le caractère de l'atrophie sénile de la rate est précisément l'atrophie presque complète des corpuscules de Malpighi. Aussi avons-nous vu précédemment (p. 761) qu'il faut, pour trouver ces corpuscules dans une rate humaine, les rechercher sur des sujets jeunes et frappés de mort subite, et non sur des vieillards ou des adultes ayant succombé à une maladie longue et épuisante.

Rapports primitifs de la pulpe blanche et de la pulpe rouge.

SEPTIÈME PARTIE

LE SYSTÈME NERVEUX

L'histologie du système nerveux comprend trois grandes questions : — la première relative à l'étude des éléments propres du système nerveux, c'est-à-dire les cellules et les fibres nerveuses; — la seconde relative à l'examen du mode selon lequel ces éléments se réunissent entre eux et avec d'autres accessoires pour former les tissus des nerfs et des centres nerveux en général; — enfin la troisième a pour objet les divers modes de terminaisons périphériques des nerfs. A cette étude nous joindrons quelques aperçus généraux sur les dispositions des fibres qui établissent les connexions entre les diverses masses centrales.

L'anatomie descriptive nous montre que l'ensemble du système nerveux est formé de cordons dits *nerfs*, et de *masses centrales*, dans lesquelles on distingue une *substance blanche* et une *substance grise ;* elle nous montre, de plus, sur le trajet des nerfs divers *renflements ganglionnaires*. — L'analyse histologique nous apprend que, à ces parties si diverses, correspondent seulement *deux éléments anatomiques* différents et caractéristiques : les *cellules nerveuses*, qui sont propres aux ganglions et à la substance grise des centres; les *fibres nerveuses*, qui composent les cordons nerveux, c'est-à-dire les nerfs proprement dits et la substance blanche des centres. Bien plus, par la suite de l'étude de ces parties, nous serons même amenés à reconnaître qu'il n'y a dans le système nerveux qu'*un seul élément anatomique*, la cellule, dont les fibres nerveuses sont les prolongements. C'est donc par la cellule nerveuse que nous devons commencer cette étude.

Deux éléments : *cellule* et *fibre*.

Un seul élément : *la cellule nerveuse*.

CHAPITRE XXXV

LES CELLULES NERVEUSES

Morphologie générale de la cellule nerveuse. — Les cellules nerveuses de la substance grise centrale de la moelle épinière, particulièrement celles qui occupent la corne antérieure (CA, fig. 358), peuvent être prises comme premier objet d'étude, pour acquérir une notion générale sur ces éléments. On les obtient isolées en soumettant à l'action des réactifs dissociants (solution très diluée, à 1 p. 3000 par exemple, d'acide chromique ; alcool au tiers) un fragment de cette substance grise, emprunté à un morceau de moelle épinière de bœuf, qu'on peut si facilement se procurer chez les bouchers. Après un ou deux jours de macération dans ces liquides, ce fragment est dissocié sur la lame porte-objet, ou mieux encore soumis à la petite manipulation suivante, indiquée par Ranvier : on le met dans une éprouvette (tube servant à l'analyse des urines) avec une solution étendue de picro-carmin, et on agite vivement, à plusieurs reprises, en maintenant le tube bouché avec le doigt; laissant alors reposer, on voit se former un dépôt, dont il suffit de recueillir une partie, qu'on place sur la lame porte-objet, pour y trouver des cellules isolées.

Préparation de cellules nerveuses isolées.

On se trouve alors en présence de cellules étoilées, volumineuses (fig. 332), qu'on reconnaît même avec un très faible grossissement (il en est qui ont plus de 140 μ de diamètre). Aussi Leeuwenhoeck (ci-dessus, p. 9) a-t-il entrevu ces éléments dès 1684, sur des fragments du bulbe rachidien; mais il faut arriver jusqu'à 1836 pour les voir bien décrits par Valentin, puis par Purkinje. Chose singulière, ces cellules furent cependant encore longtemps méconnues, et Magendie, en 1839, prenait pour des infusoires celles qu'il avait rencontrées dans les ganglions rachidiens. Enfin les études de Remak

Historique.

Synonymie.

(1844) en Allemagne et de Robin en France mirent hors de doute l'existence et la signification des *cellules nerveuses*, tour à tour nommées corpuscules nerveux, globules ganglionnaires, cellules ganglionnaires.

La cellule nerveuse, telle qu'on l'obtient par dissociation de la substance grise de la moelle épinière ,se présente comme un sphéroïde ou un ovoïde muni de nombreux prolongements;

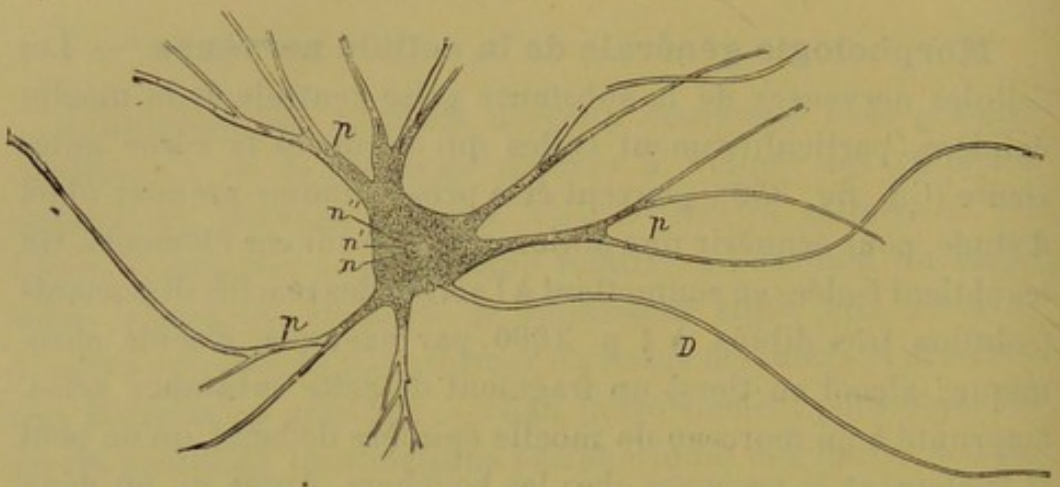


Fig. 332. — Une cellule nerveuse des cornes antérieures de la substance grise de la moelle épinière du veau.

n. Noyau. — *n'*. Nucléole. — *p*. Prolongements de protoplasma. — *D*. Prolongement de Deiters ou prolongement cylindre-axe. — Grossissement de 170 diamètres (Ranvier).

c'est ce qu'on exprime en disant qu'elle est *multipolaire* (fig. 332). C'est cette cellule que nous prendrons pour type, renvoyant à plus tard la description des autres formes (bipolaires, unipolaires).

Dimensions considérables.

Ses *dimensions* sont en moyenne de 50 μ en diamètre; mais, notamment dans la moelle épinière du bœuf, on en trouve qui atteignent jusqu'à 140 μ, et plus et sont presque visibles à l'œil nu.

Pas d'enveloppe ou membrane cellulaire.

Sa *constitution* est relativement simple. Autrefois on lui décrivait volontiers une enveloppe, en raison d'apparences artificielles produites par l'action des réactifs coagulants; il est reconnu aujourd'hui que c'est un *corps protoplasmique nu*, et que si parfois il est réellement contenu dans une capsule, celle-ci n'appartient pas réellement à la cellule nerveuse, n'a pas été formée par elle, mais est une enveloppe surajoutée, comme

nous le verrons à propos des cellules des ganglions rachidiens et autres (p. 860).

Dans ce corps protoplasmique est un *noyau* sphérique (*n*, fig. 332), nettement délimité, d'aspect vésiculeux, large de 3 à 15 μ, qui paraît avoir une membrane nucléaire bien distincte, et possède un réseau chromatique peu abondant, formé par un filament nucléinien court, épais, dessinant un réseau à larges mailles. On a parfois, mais très rarement, signalé la présence de deux noyaux dans une même cellule nerveuse, chez les jeunes sujets. Ce noyau renferme un et souvent plusieurs nucléoles (jusqu'à 5), dont le diamètre est de 1 à 6 μ (n', fig. 332).

Le plus intéressant de la cellule nerveuse est donc son *corps protoplasmique;* il est formé d'un protoplasma très différencié, c'est-à-dire affectant, dans les diverses zones de la cellule, un aspect et des dispositions multiples. — Dans la partie qui environne immédiatement le noyau, ou partie centrale, ce protoplasma est granuleux, ses microsomes ne présentent pas une ordonnance particulière. — Dans la zone qui est en dehors de celle-ci, ou zone intermédiaire, il paraît strié concentriquement au noyau, ses microsomes étant ordonnés de manière à dessiner des fibrilles circulaires. — Enfin, dans la zone la plus externe ou périphérique, le protoplasma est très nettement fibrillaire; ces fibrilles se poursuivent dans les prolongements du corps cellulaire, et, au moment où elles s'engagent dans ces prolongements, on les voit souvent s'entre-croiser, formant des sortes de chiasma à la base de ceux-ci.

Protoplasma à différenciations multiples.

De plus le corps cellulaire contient d'ordinaire un petit amas de *granulations pigmentaires*, qui semblent bien indépendantes des fibrilles, c'est-à-dire disposées dans l'hyaloplasma : jaunes, brunâtres, ou même noires, ces granulations pigmentaires sont plus abondantes chez les sujets âgés que chez les jeunes; elles sont particulièrement développées dans certaines cellules, telles que celles des régions connues en anatomie descriptive sous les noms de *locus niger* (pédoncules cérébraux) et de *locus cœruleus* (plancher du 4e ventricule)[1].

Amas pigmentaire.

1. Les recherches récentes de Nissl, Lenhossek et Marinesco (Soc. de Biologie, 25 janvier 1896) ont signalé, dans le protoplasma des cellules nerveuses, entre les

Prolongements de la cellule nerveuse. — Après que Purkinje eut le premier décrit les prolongements de la cellule nerveuse, ceux-ci ont fixé particulièrement l'attention des histologistes, et aujourd'hui on décrit à toute cellule nerveuse typique deux ordres de prolongements : les uns, d'ordinaire multiples, dits *prolongements de protoplasma;* l'autre, unique, dit *prolongement cylindre-axe* ou *cylindre-axile* ou *de Deiters*[1].

Prolongements de protoplasma *multiples,*

Dans la cellule multipolaire de la substance grise de la moelle, que nous avons prise pour type (fig. 332), les *prolongements de protoplasma* sont au nombre de cinq à six en moyenne; ils naissent de la cellule chacun par une base large, conique, c'est-à-dire qu'ils se dessinent à leur origine comme faisant partie même du corps cellulaire protoplasmique, d'où leur nom; mais presque aussitôt ils se divisent et subdivisent (*p,p*, fig. 332) en ramifications multiples qui forment un véritable chevelu, et dont l'ensemble, rappelant un arbre à rameaux touffus (voir la fig. 334), a été désigné sous le nom de *dendrites* (ramifications dendritiques, prolongements dendritiques). Ces prolongements sont nettement fibrillaires, et leur subdivision résulte de la séparation de leurs fibrilles constituantes[2].

Ramifiés.

On admettait, il y a peu de temps encore, que leurs subdivisions s'anastomoseraient entre elles et avec les prolongements semblables venus de cellules nerveuses voisines et formeraient

fibrilles, la présence de corpuscules qui se colorent facilement par les couleurs basiques d'aniline, et qu'on nomme *éléments chromatophiles* ou *chromophiles*. Autour du noyau, ces éléments, de forme polygonale, affectent une disposition concentrique (couche périnucléaire); à la périphérie de la cellule, ils s'irradient dans les prolongements protoplasmiques où ils se présentent sous la forme de bâtonnets. Ces éléments chromatophiles n'existeraient pas dans la cellule nerveuse à l'état embryonnaire, et n'apparaîtraient que lorsque cette cellule est apte à remplir ses fonctions; ils joueraient donc un rôle important au point de vue de l'activité de l'élément nerveux, et c'est pourquoi Marinesco a proposé de donner le nom de *kinétoplasma* (κινεσις, mouvement, travail) aux éléments chromatophiles, pour les distinguer de la substance fondamentale fibrillaire, qu'il nomme *trophoplasma*.

1. O. Deiters, *Untersuchungen uber Gehirn und Mark*. Braunschweig, 1865.

2. Dans ces prolongements de protoplasma, on trouve les éléments chromatophiles sus-indiqués; à chaque point de bifurcation, il existe, d'après Marinesco, un gros élément chromophile de forme triangulaire, dont les dimensions sont en rapport avec celles du prolongement lui-même. Au contraire, le prolongement cylindre-axe ne posséderait pas d'éléments chromophiles, et sa structure serait essentiellement fibrillaire.

ainsi, dans la substance grise des centres nerveux, un riche et fin réseau, dit *réseau de Gerlach*. Mais les faits récents, révélés par le mode de recherche dit méthode de Golgi (imprégnations au chromate d'argent) dont nous parlerons plus loin, ont montré qu'il n'y a pas d'anastomoses de ce genre; qu'il y a bien, dans la substance grise, toutes les apparenecs d'un réseau, mais que celui-ci est formé par la simple juxtaposition, la contiguïté et non la continuité des fibrilles provenant de la subdivision des prolongements des cellules nerveuses, fibrilles qui se terminent par de fines extrémités libres, indépendantes (voir p. 820).

Avec extrémités libres.

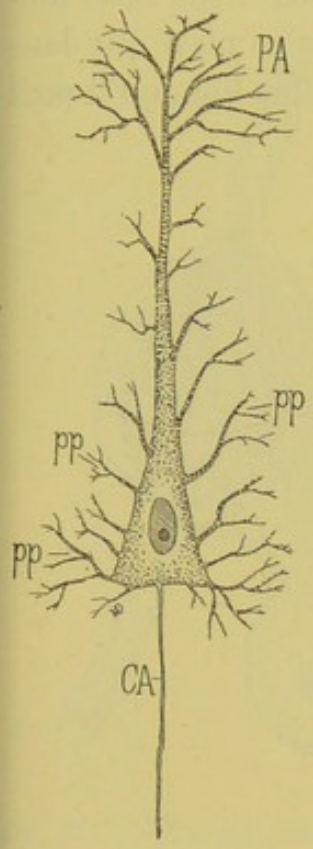


Fig. 333. — Cellule pyramidale de l'écorce grise des hémisphères cérébraux.

CA. Prolongement cylindre-axe. — *pp*, *pp*. Prolongements de protoplasma ; au sommet de la cellule ces nombreux prolongements forment une sorte de *panache* (PA).

Le *prolongement cylindre-axe*, ou *prolongement de Deiters* (ou *prolongement nerveux*) présente des caractères tout particuliers qui avaient été déjà vus par Wagner (1851), puis par Remak (1854), mais dont l'existence générale et la signification n'ont été bien établies que par Deiters (1865). C'est notamment sur les cellules de la corne antérieure de la substance grise de la moelle, que ce dernier auteur en a fait l'étude. Ce prolongement, toujours unique (D, fig. 332), naît brusquement, sans base conique, d'un point de la surface du corps cellulaire ou même de la base d'un prolongement de protoplasma, et prend aussitôt la forme d'un filament cylindrique, régulièrement calibré, qui demeure indivis, au moins aussi loin qu'on puisse le suivre sur une cellule isolée (fig. 332). Parfois il présente, aussitôt après son origine, une partie très légèrement rétrécie, une sorte de col; à ce niveau ce prolongement paraît homogène; mais comme plus loin il devient nettement fibrillaire, il faut admettre qu'il l'est semblablement dès son origine, et que, lorsqu'il ne paraît pas tel, c'est

Prolongement cylindre-axe, *unique*.

Calibre en général uniforme.

« que les fibrilles sont exactement appliquées les unes contre les autres, ou qu'il existe entre elles une substance unissante dont la réfringence est égale à la leur » (Ranvier).

Sur les préparations de cellules nerveuses isolées, par dissociation, le prolongement de Deiters est nettement brisé après avoir présenté une longueur variable (fig. 332) ; sur cette longueur, il ne présente pas de ramifications, et ce n'est que dans des cas exceptionnels, que nous étudierons plus loin, qu'il peut

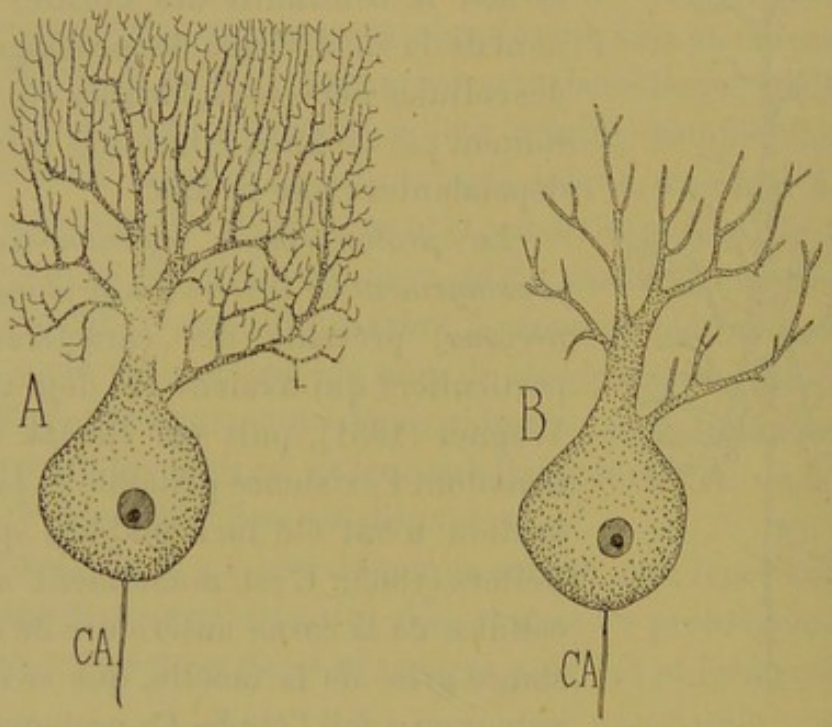


Fig. 334. — Cellule de Purkinje (écorce grise du cervelet).

En A. Cette cellule avec les innombrables ramifications de ses prolongements de protoplasma telles qu'on les connaît aujourd'hui d'après les préparations faites par la méthode de Golgi (ci-après).

En B. Cette cellule avec ses prolongements de protoplasma tels qu'on les connaissait avant l'emploi de la méthode de Golgi, c'est-à-dire avec l'aspect qui leur faisait donner le nom de *cellules à ramifications en bois de cerf.*

donner naissance à une fibrille qui s'en détache sous le nom de *collatérale*. Sur les préparations par la méthode des coupes, parfois aussi sur les dissociations, on peut suivre plus loin ce prolongement : on constate alors qu'il se continue avec une fibre nerveuse dont il forme le *cylindre-axe* (voir ci-après), c'est-à-dire la partie axiale et essentielle; de là son nom de prolongement nerveux ou cylindre-axile (p. 792).

Continuité avec une fibre nerveuse.

Divers types de cellules nerveuses. — Les diverses

variétés de cellules nerveuses sont faciles à interpréter, en partant de la cellule multipolaire que nous venons de prendre pour type. Elles diffèrent et ont reçu leurs noms d'après leur forme et le nombre de leurs prolongements.

Dans la substance grise qui forme l'écorce cérébrale (fig. 360, p. 829) on trouve des cellules multipolaires, mais de forme conique (*cellules pyramidales*, fig. 333); de leur base part le prolongement cylindre-axile (CA); de leurs faces latérales et surtout du sommet partent de nombreux prolongements de protoplasma avec ramifications dendritiques (*pp* et PA).

Cellules pyramidales de l'écorce cérébrale.

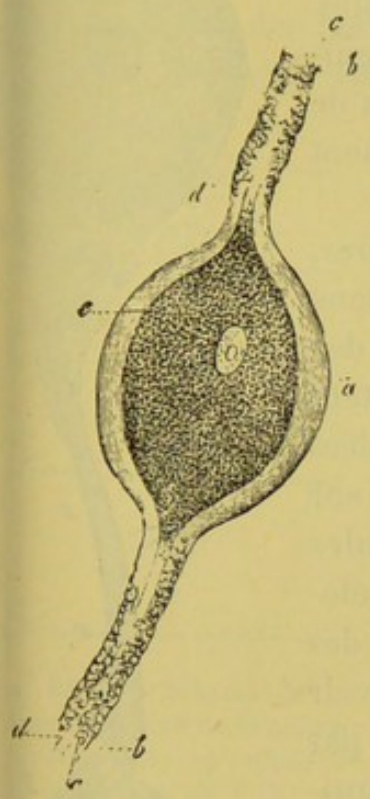


Fig. 335. — Cellule nerveuse bipolaire d'un ganglion rachidien de poisson (brochet).

a. Capsule qui enveloppe la cellule. — *b*, *b*. Gaine nerveuse (membrane de Schwann). — *c*. Gaine de myéline. — *d*. Cylindre-axe des fibres nerveuses partant une de chaque pôle de la cellule. — *e*. Corps protoplasmique de la cellule. — Grossissement de 350 diamètres (Kölliker).

Dans la substance grise de l'écorce cérébelleuse (fig. 375, p. 879) est une forme de cellule caractéristique de cette substance et dite *cellule de Purkinje;* elle se compose (fig. 334) d'un corps cellulaire volumineux, arrondi ou piriforme; de la base de l'un des pôles de ce corps part le prolongement cylindre-axile (CA); du pôle opposé, par une large base d'origine, partent tous les prolongements de protoplasma, d'abord réunis en un tout, puis se séparant pour se subdiviser ensuite chacun en ses ramifications dendritiques, et l'aspect de cet ensemble est tel qu'on désigne aussi ces éléments sous le nom de *cellules en bois de cerf* (ramifications protoplasmiques en bois de cerf; fig. 334, en A et B; voir la légende).

Cellules cérébelleuses de Purkinje.

Cette forme nous amène à une variété plus accentuée encore, la *cellule bipolaire*, telle qu'on la trouve dans les ganglions spinaux des poissons (fig. 335), et dans divers ganglions nerveux de l'homme. Celle-ci, dite aussi *opposito-polaire*, ne

Cellule bipolaire ou opposito-polaire.

présente en effet que deux prolongements, qui naissent sur les deux extrémités opposées du corps cellulaire fusiforme et plus ou moins allongé. Ces deux prolongements restent en général indivis, au moins aussi loin qu'on puisse les poursuivre sur une préparation par dissociation; mais nous verrons plus tard que cependant l'un d'eux a la signification de prolongement dendritique ou de protoplasma, l'autre celle de prolongement cylindre-axile ou de Deiters (p. 825).

Cellules en apparence *unipolaires*,

Enfin viennent les *cellules unipolaires*, telles qu'on les rencontre dans les ganglions spinaux ou rachidiens de l'homme et des mammifères (fig. 336); elles ne présentent qu'un seul prolongement. Comme nos idées actuelles, même les plus élémentaires, sur la signification fonctionnelle des cellules nerveuses nous font voir en elles des éléments ayant pour fonction d'établir des communications, on a peine à concevoir une cellule nerveuse unipolaire, qui, par suite, ne serait que d'un côté en communication avec d'autres éléments, au lieu de recevoir par un pôle des excitations qu'elle transmet par l'autre. Or, l'une des plus belles découvertes de Ranvier a été précisément de montrer que ces cellules, en apparence unipolaires, sont en réalité bipolaires; en effet le prolongement unique, arrivé à une certaine distance de la cellule, se bifurque, et ses deux branches (*y*, *y*, fig. 336) prennent des directions diamétralement opposées, l'ensemble de cette disposition rappelant la lettre T, dont la branche verticale est figurée par le prolongement unique (en *x*, *x*, fig. 336), et la branche horizontale par les deux bifurcations (*y*, *y*) se dirigeant dans deux directions opposées; la branche

En réalité bipolaires vu le prolongement en T.

Fig. 336. — Cellule unipolaire du ganglion de Gasser du lapin.

Au niveau de *b*, le prolongement qui en part est d'abord replié sur lui-même et tortueux, puis devient droit et se revêt de myéline (en *x*, *x*). — *y*, *y*. Division en deux branches (division en T) de ce prolongement (Frey).

verticale peut donc être considérée comme formée de deux prolongements placés côte à côte, qui naissent ensemble de la cellule et ne se séparent qu'à une certaine distance de celle-ci[1].

Cette cellule nerveuse, en apparence unipolaire, est donc en définitive bipolaire. Et ceci n'est pas une vue de l'esprit, car dans la série des vertébrés, et dans les phases successives du développement des mammifères, on voit que les cellules des ganglions des nerfs spinaux sont d'abord des éléments fusiformes à deux prolongements oppositopolaires (A, fig. 337); puis ces prolongements se rapprochent, naissent près l'un de l'autre (B, C, fig. 337); puis, naissant sur un même point du corps cellulaire (D), ils s'accolent et demeurent unis sur une certaine étendue, pour ne se séparer que plus loin; la fibre en T a pris alors la disposition caractéristique (E, fig. 337).

Preuve donnée par l'étude du développement.

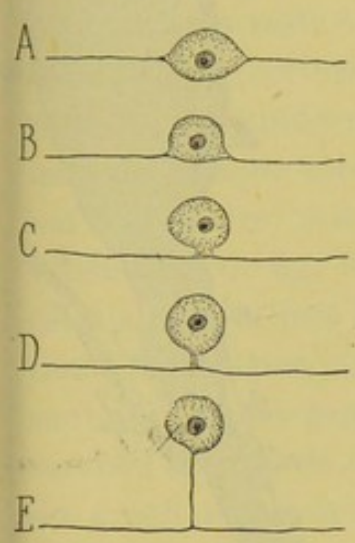


Fig. 337. — Schéma de la transformation de la cellule bipolaire (A) en cellule à prolongement en T (E), en passant successivement par les états B, C, D.

Semblable interprétation doit peut-être être donnée pour certaines cellules dites à *prolongement en spirale*, connues depuis longtemps dans les ganglions du sympathique et du pneumogastrique de la grenouille (fig. 338), et dont la constitution a longtemps exercé la sagacité des micrographes. Ces cellules sont en apparence unipolaires, mais leur prolongement unique se montre formé d'une fibre droite (*f*), plus épaisse, et d'une fibre plus mince (*sp*, fig. 338) enroulée autour de la base de celle-ci; il est probable que cette fibre spirale, par son extrémité interne, naît de la cellule, tandis que, d'autre part, on la voit, à une certaine distance de celle-ci, abandonner la fibre droite pour devenir indépendante; alors fibre droite et fibre spirale s'éloignent en divergeant, comme les deux branches de la fibre

Cas des cellules à prolongement en spirale.

1. L. Ranvier, *Des tubes nerveux en T et de leurs relations avec les cellules ganglionnaires* (Compt. rend. Acad. des Sciences, 2 février 1875). — *Sur les ganglions cérébro-spinaux* (*Ibid.*, 4 décembre 1882).

en T des cellules des ganglions rachidiens des mammifères.

Nous devons cependant dire dès maintenant que les recherches récentes, d'après la méthode de Golgi, dont il sera question plus loin (chap. XXXVII), permettent de concevoir l'existence de cellules réellement unipolaires. Dans ce cas, l'unique prolongement serait un prolongement cylindre-axile ; les prolongements de protoplasma n'existeraient pas, et, pour l'établissement de connexions de cette cellule avec d'autres, seraient représentés par la surface même du corps cellulaire, surface au contact de laquelle se ramifieraient les prolongements venus d'autres cellules. C'est dans ce sens que, d'après Ehrlich, il faudrait interpréter la cellule à prolongement spirale : la fibre droite appartiendrait seule à la cellule dont elle naît et dont elle est le prolongement cylindre-axile ; la fibre spirale représentant la terminaison d'un prolongement issu d'une autre cellule.

Peut-être y a-t-il des cellules réellement unipolaires.

Fig. 338. — Cellule à prolongement en spirale (cellule ganglionnaire du pneumogastrique de la grenouille).

a. Corps de la cellule. — *n*. Noyau. — *r*. Nucléole. — *d*. Noyau appartenant à la capsule ou enveloppe qui entoure la cellule. — *f*. Fibre droite, avec sa gaine de Henle (*g*) et un noyau de cette gaine (*n'*). — *sp*. Fibre spirale, avec sa gaine de Henle (*g'*) et un noyau (*l*) de cette gaine (Ranvier).

Mais si nous concevons l'existence de cellules nerveuses unipolaires, nous ne saurions admettre des cellules nerveuses *apolaires*, c'est-à-dire sans aucun prolongement. Les éléments qu'on a décrits sous ce nom représentent : ou bien des cellules nerveuses embryonnaires, non encore complètement développées (*myélocytes*, voir p. 784) ; ou bien des cellules dont les prolongements très délicats sont brisés dans les préparations par dissociation, et ne deviennent visibles sur les coupes d'ensemble que par l'emploi de certains réactifs ; c'est ainsi qu'on a longtemps décrit, soit dans le cervelet, soit dans la rétine, des *grains*, qui avaient l'apparence de petites cellules sans prolongement, qu'on hésitait par suite à considérer

Il n'y a pas de cellules *apolaires*.

comme de véritables cellules nerveuses, et pour lesquelles la méthode de Golgi a révélé l'existence de prolongements de divers ordres parfaitement caractérisés, comme nous le verrons en étudiant le cervelet (chap. XL et fig. 878).

Origine et développement des cellules nerveuses. — Les cellules nerveuses sont toutes d'*origine ectodermique;* nous avons vu précédemment (fig. 82 et 85) comment le canal encéphalo-médullaire est produit par l'ectoderme (p. 195 et 200); il nous reste à ajouter que, au moment où ce canal vient de se fermer (occlusion de la gouttière médullaire) et est encore rattaché à l'ectoderme par une lame de cellules, on voit se former sur chaque côté de cette lame, soit à son union avec le canal médullaire, soit à son union avec l'ectoderme même, une végétation (G, fig. 90, p. 212) donnant naissance à des masses cellulaires qui peu à peu descendent sur les faces latérales du canal médullaire (voir le schéma A de la fig. 114, p. 257); ce sont des masses ganglionnaires qui, par subdivision ultérieure, seront l'origine de *tous les ganglions nerveux*, aussi bien ceux du grand sympathique que ceux des nerfs rachidiens et craniens. Tous les organes nerveux centraux, axe cérébro-spinal et ganglions divers, sont donc d'origine ectodermique; toutes les cellules nerveuses de ces organes centraux sont par suite dérivées des cellules ectodermiques.

Origine ectodermique des cellules de l'axe central,

Et de celles des ganglions.

En étudiant la moelle épinière nous suivrons topographiquement les diverses étapes de ces dérivations, et verrons comment les cellules ectodermiques primitives des centres nerveux évoluent de manière à devenir les unes cellules nerveuses, les autres *cellules de névroglie* (chap. XXXIX). Pour le moment, nous devons nous borner à quelques indications générales sur l'évolution des cellules nerveuses proprement dites.

Ces cellules sont d'abord à l'état de masse protoplasmique arrondie avec un noyau; elles se divisent très activement par caryocinèse, d'où le nom de *cellules germinatives* que leur a donné His à ce stade. Cette multiplication donne naissance à un grand nombre de petits éléments de 6 μ de diamètre en moyenne, dont chacun est formé d'un noyau arrondi entouré d'une très mince couche de protoplasma. Robin, qui n'avait

Stades successifs de l'évolution des cellules nerveuses.

vu que le noyau et non le mince corps protoplasmique, considérait ces éléments comme des noyaux libres et les nommait *myélocytes ;* on leur donne aujourd'hui le nom de *neuroblastes*, et J. Chatin s'est particulièrement attaché à démontrer que, dans toute la série animale, les myélocytes sont de véritables cellules. Souvent le corps protoplasmique, très réduit, ne se manifeste que par un mince prolongement appendu au noyau, ou deux prolongements opposés l'un à l'autre aux deux pôles du noyau (d'où l'expression de *noyaux à queue*).

Neuroblastes (myélocytes).

Ces neuroblastes se transforment en cellules nerveuses par l'augmentation en volume de leur noyau et surtout de leur protoplasma, et par le fait que celui-ci émet des prolongements. — C'est le prolongement cylindre-axile qui apparaît le premier, et qui se détache sous la forme d'une excroissance, laquelle s'amincit à sa base et se termine à son extrémité libre par un renflement dit cône d'accroissement ; nous verrons en effet, avec l'étude des fibres nerveuses, que ce prolongement cylindre-axe doit continuer à croître en s'allongeant à un degré extrême, pour aller par exemple depuis la moelle épinière jusqu'à l'extrémité d'un membre. — Les prolongements de protoplasma prennent naissance ensuite.

Apparition précoce du prolongement cylindre-axe.

Le développement des cellules unipolaires (à fibre en T) des ganglions rachidiens est particulièrement instructif ; ces cellules, comme nous l'avons déjà indiqué, p. 780 et fig. 337, sont tout d'abord bipolaires (opposito-polaires) ; puis les deux extrémités de leur corps qui donnent naissance à ces deux expansions se rapprochent peu à peu l'une de l'autre, se touchent, se fusionnent et forment sur un point de la cellule un pédicule de protoplasma commun aux deux prolongements (C, fig. 337) ; c'est l'allongement de ce pédicule commun qui donne naissance au prolongement nerveux en apparence unique, à celui qui représente la branche verticale du T.

Développement des unipolaires.

Quand une cellule nerveuse a acquis sa forme étoilée et ses divers prolongements, elle ne ressemble guère, au premier abord, aux cellules épithéliales de l'épiderme, qui sont cependant ses proches parentes, puisqu'elles sont également d'origine ectodermique ; nous savons cependant que la surface des

Rapports morphologiques entre les divers dérivés ectodermiques.

cellules épidermiques (couche de Malpighi) est pourvue de courts prolongements, en forme d'épines, de piquants, de fibres même (p. 237), qui doivent être considérés comme les homologues des prolongements des cellules nerveuses. Rappelons d'autre part que, dans l'organe de l'émail (p. 517), nous avons vu les cellules ectodermiques devenir nettement étoilées, et présenter des prolongements relativement longs. On trouve donc encore dans divers éléments dérivés de l'ectoderme des

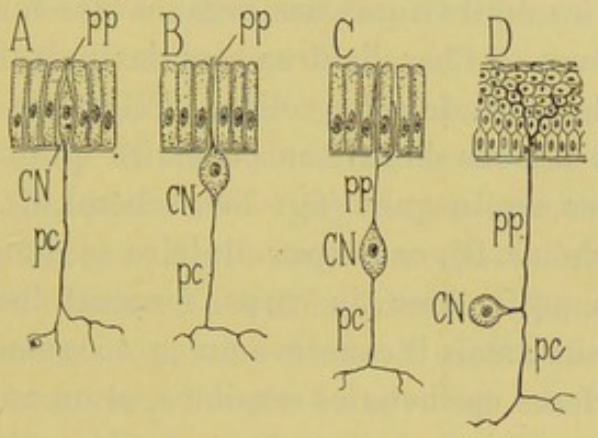


Fig. 339. — Schéma de la dérivation ectodermique de la cellule nerveuse.

En A. La cellule neuro-épithéliale des méduses et des vers oligochètes. — En B. La cellule nerveuse sous-épithéliale des vers polychètes. — En C. La cellule nerveuse des mollusques ; son corps cellulaire est dans la profondeur, loin de l'épithélium, dont elle dérive. — En D. La cellule nerveuse sensitive des vertébrés (cellule unipolaire, à prolongement en T, des ganglions spinaux des mammifères).

CN. Corps de la cellule nerveuse (corps cellulaire du *neurone ;* voir chap. XXXVII). — *pp*, Prolongement de protoplasma, ou prolongement périphérique. — *pc*. Prolongement cylindre-axe ou prolongement central. — Ces diverses parties sont ici désignées conformément à la conception dite théorie du neurone (ci-après, chap. XXXVII).

particularités morphologiques qui rappellent leur parenté blastodermique avec les cellules nerveuses, celles-ci se distinguant non par l'existence de prolongements, mais par la longueur extrême (prolongement cylindre-axile) ou par la dichotomie multiple (dendrites) que présentent ces prolongements.

Morphologie de la cellule nerveuse dans la série animale.

La dérivation ectodermique des cellules nerveuses est encore mise en évidence, d'une manière particulièrement intéressante, par l'étude de l'évolution du système nerveux dans la série animale. — Ainsi, chez les méduses et certains vers, le système nerveux est représenté (fig. 339, A) par des cellules

épidermiques qui, de place en place, sans quitter l'épiderme, se sont différenciées (CN) d'entre leurs voisines, par ce fait qu'elles émettent deux prolongements, l'un (*pp*) qui va vers la surface libre de l'épiderme y recevoir les impressions extérieures, l'autre (*pc*) qui plonge dans la profondeur du corps pour aller au contact d'éléments musculaires auxquels il transmet l'excitation reçue par la cellule. Ce sont là des cellules *neuro-épithéliales* (voir ci-dessus, p. 325, leurs rapports avec les cellules *myo-épithéliales*); nous en retrouverons de très analogues dans les épithéliums des organes des sens, même chez les mammifères. — Chez d'autres vers (les polychètes, fig. 339, schéma B), le corps de cette cellule (CN) quitte l'épiderme, se réfugiant au-dessous de lui; on peut dire qu'il s'*internise*. — Enfin chez les mollusques (fig. 339, schéma C), puis chez les vertébrés (schéma D), ce corps cellulaire se réfugie de plus en plus dans la profondeur du corps, formant les ganglions et centres nerveux; mais il conserve un prolongement (*pp*) qui le relie aux surfaces épithéliales sensibles, et un autre (*pc*) qui le met en communication avec d'autres éléments, auxquels il transmet les excitations qu'il a ainsi recueillies sur les surfaces sensibles. Cette disposition, qui a pour origine première la cellule *neuro-épithéliale*, nous schématise, sous sa forme la plus simple, le rôle physiologique de la cellule nerveuse et de ses prolongements; il est donc temps de passer à l'étude complète de l'un de ceux-ci, le prolongement cylindre-axile, en examinant la constitution des fibres nerveuses.

Cellules neuro-épithéliales.

CHAPITRE XXXVI

LES FIBRES NERVEUSES

En anatomie descriptive, on distingue déjà, d'après leur aspect extérieur, deux ordres différents de nerfs : les uns, blancs, opaques, à aspect souvent moiré (s'ils ne sont pas tendus), sont propres au *système cérébro-spinal;* les autres, gris, plus ou

moins rosés, transparents, caractérisent le *système du grand sympathique*.

Or, à cet aspect extérieur correspond une constitution histologique différente. Les premiers nerfs, dits aussi de la vie animale, de la vie de relation, sont composés de fibres blanches remarquables par la présence d'une gaine de substance graisseuse (*myéline*), et par suite appelées *fibres à myéline*. Les seconds, dits encore nerfs de la vie organique ou végétative, sont formés de fibres à peu près nues, sans gaine de myéline, et nommées *fibres de Remak* ou *fibres sans myéline* (amyéliniques).

Fibres à myéline et fibres sans myéline.

Les fibres de Remak sont d'une constitution plus simple que les fibres à myéline; elles représentent celles-ci arrêtées à un stade primitif de leur développement (p. 815); on peut dire qu'elles sont aux fibres à myéline ce que les fibres musculaires lisses sont aux fibres musculaires striées. Il semblerait donc naturel d'étudier d'abord les fibres de Remak. Cependant nous commencerons par les fibres à myéline, de même que nous avons commencé l'étude du système musculaire par les fibres striées, et pour les mêmes raisons. C'est que les fibres à myéline ont été mieux étudiées, et que leur connaissance facilitera singulièrement celle des fibres de Remak, lesquelles, vu leur état rudimentaire, ont été longtemps méconnues, à ce point que naguère encore on discutait sur la réalité de leur nature nerveuse.

1° FIBRES NERVEUSES A MYÉLINE

Aspect général des fibres nerveuses (*fibres isolées par dissociation*). — Les *fibres nerveuses à myéline* sont dites aussi *fibres à moelle*, *fibres à double contour*, *fibres foncées*, dénominations que leur description va justifier, ainsi que celle de *tubes nerveux* (tubes nerveux à myéline, à double contour).

Quand on dissocie un nerf, par exemple le sciatique de la grenouille, dans une goutte d'eau, on isole des fibres qui ont tout d'abord l'aspect de fins cylindres réfringents et transparents, avec une partie centrale moins brillante; la fibre apparaît donc avec un *double contour*, l'un la limitant extérieurement, l'autre

Aspect dit à *double contour*.

limitant sa partie axiale, et elle rappelle assez bien l'aspect d'un tube de verre avec son canal axial, tube dont la paroi serait précisément représentée par le double contour; aussi Leeuwenhoeck avait-il attribué aux éléments des nerfs une constitution tubulaire, d'où le nom de *tubes nerveux* qui est encore employé au-

Apparence tubulaire (*tubes nerveux*).

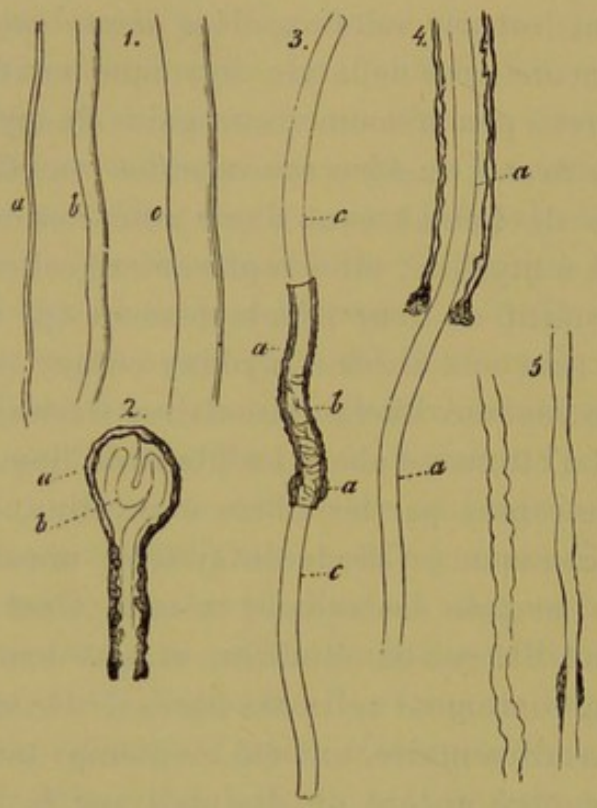


Fig. 340. — Fibres nerveuses obtenues par dissociation.

1. Fibres du lapin à l'état frais, avant l'action d'aucun réactif. — *a*. Fibre très fine. — *b*. Fibre de calibre moyen. — *c*. Fibre large.
2. Fibre nerveuse de la grenouille, examinée dans le sérum. — *a*. Goutte de myéline sortie de la fibre ou tube nerveux. — *b*. Bout de cylindre-axe sortant du tube et enroulé dans la goutte de myéline.
3. Fibres de la moelle épinière de l'homme. — *a*, *b*. Gaine de myéline. — *c*. Cylindre-axe.
4. Grosse fibre nerveuse de l'homme. — *a*, *a*. Cylindre-axe, à nu dans la partie inférieure de la figure, enveloppé d'une gaine de myéline dans la partie supérieure.
5. Deux cylindres-axes, isolés, tirés de la moelle épinière ; l'un a pris des contours onduleux ; l'autre présente, sous forme de petits renflements, un peu de myéline adhérente à sa surface. — Grossissement de 350 diamètres (Kölliker).

jourd'hui comme synonyme de fibre nerveuse. Mais comme la dissociation brise un certain nombre de fibres, il est facile de constater que, au niveau d'une brisure, on voit souvent la partie axiale (fig. 640 ; 3, en *c* ; 4, en *a*) se poursuivre en dehors de la fibre sous la forme d'un prolongement très finement granuleux, d'aspect protoplasmique : le centre de la fibre n'est donc

pas occupé par un canal, mais bien par un filament solide, que Remak décrivit en 1836 sous le nom de *ruban primitif*, et que Purkinje, qui reconnut sa forme cylindrique, nomma, en 1838, le *cylindre-axe* (*cylinder axis*), nom qui lui a été conservé. Cylindre-axe.

En continuant à examiner la préparation des fibres dissociées dans une goutte d'eau, sans autre réactif, on voit bientôt, au niveau d'une extrémité brisée, la substance réfringente, qui dessine le double contour, s'échapper de cette extrémité sous forme de prolongements vermiculés, de boudins qui se gonflent (fig. 340, 2), deviennent variqueux, s'enroulent, et se transforment en boules très réfringentes, avec apparence de striation concentrique; cette substance est la *moelle nerveuse* ou *myéline* qui s'est échappée par la brisure. Il est donc probable que cette myéline, dans le tube intact, est maintenue par une enveloppe. Et en effet, si sur un point quelconque de son trajet la fibre nerveuse a été entamée par les aiguilles, dans les manœuvres de dissociation, on voit parfaitement qu'en ce point existe un orifice par lequel la myéline s'échappe semblablement sous forme de fusées vermiculaires qui donnent, en dehors et à côté de la fibre, des boules réfringentes semblables à celle de son extrémité brisée. Moelle nerveuse ou myéline.

Enfin, en continuant toujours l'observation, on constate un peu plus tard que, sur tout le trajet de la fibre demeurée intacte, la substance qui dessine son double contour, prend, sur place, un aspect grenu, opaque et foncé (*fibres foncées*); elle forme des grumeaux irréguliers tassés les uns contre les autres, et ayant le même aspect que les boules de myéline extravasée (fig. 340, en 2, 3, 4). En même temps se dessine nettement une fine membrane enveloppante; dans les régions où la fibre nerveuse a été comprimée, sans être brisée ni lésée, cette membrane, vide de la myéline refoulée de chaque côté, apparaît plus nettement encore, de même qu'aux extrémités brisées, où la myéline est sortie. Il n'y a donc plus de doute : autour du cylindre-axe, il y a une *gaine de myéline*, et celle-ci est maintenue extérieurement par une enveloppe, dite *membrane de Schwann*, parce que son existence a été mise hors de doute par cet auteur en 1839. Enfin, sur ces mêmes préparations par dissociation Aspect dit *fibres foncées*. Membrane de Schwann.

dans l'eau, on peut déjà entrevoir de place en place des noyaux ovalaires, disposés à la face interne de la membrane de Schwann, dans une dépression de la gaine de myéline, et dits *noyaux de la membrane de Schwann*.

Nous avons donc à étudier, comme parties constituantes de la fibre nerveuse : le cylindre-axe, la gaine de myéline, la membrane de Schwann et les noyaux. Nous allons retrouver ces mêmes parties sur les fibres nerveuses examinées en coupe transversale; mais auparavant quelques indications sur les dimensions de ces fibres.

Dimensions très variables.

Les *dimensions* des fibres nerveuses sont assez variables et permettent de les classer (fig. 340, en 1) en fibres fines, fibres moyennes et fibres larges. Les fibres fines (*a*) ont en moyenne 3 μ de diamètre; les fibres moyennes oscillent entre 4 et 9 μ (moyenne 6 μ; *b*, fig. 340 en 1); enfin les fibres larges vont (*c*) de 9 à 12 μ, mais on en rencontre dont le diamètre va jusqu'à 15 et même 20 μ. Ces différences de volumes dépendent de l'âge (chez l'adulte, les fibres du nerf moteur oculaire commun ont été trouvées de 6 à 8 fois plus larges que chez le nouveau-né) et de l'espèce animale (les nerfs de la torpille présentent les plus larges fibres connues); enfin, d'une manière générale, mais non absolue, les nerfs moteurs renferment des fibres plus larges que les nerfs sensitifs.

Modes de durcissement pour les coupes.

Aspect sur les coupes transversales. — Les coupes transversales se pratiquent surtout sur des nerfs durcis par un long séjour dans la solution d'acide chromique (3 p. 1 000) ou de chromate d'ammoniaque (2 p. 100); on colore les coupes par le carmin. Alors chaque fibre nerveuse apparaît (fig. 341) sous la forme d'un cercle très régulier, limité par la membrane de Schwann, et présentant en son centre un point coloré, c'est le cylindre-axe, qui, sur les pièces durcies par l'acide chromique, a d'ordinaire une forme irrégulière, étoilée (*b*, fig. 341), parce qu'il a été comprimé et déformé par les boules qu'a formées la myéline en se coagulant. Sur les pièces durcies par le bichromate d'ammoniaque, le cylindre-axe n'est pas déformé et se présente (fig. 363, p. 835), après action du carmin, sous la forme d'un petit disque rouge, entouré d'un anneau mince, incolore

(gaine de Mauthner, ci-après), qui le sépare de la myéline. La myéline, qui occupe tout l'espace entre la gaine de Schwann et le cylindre-axe, se montre comme formée de couches concentriques, aspect qu'on avait cru artificiel, dû à l'action du réactif durcissant, et qui, comme nous le verrons plus loin (incisures de Lantermann et segments cylindro-coniques, ci-après p. 803), répond à des dispositions réelles et normales (fig. 351).

Myéline en couches concentriques.

Selon les hasards de la coupe, on peut apercevoir un noyau

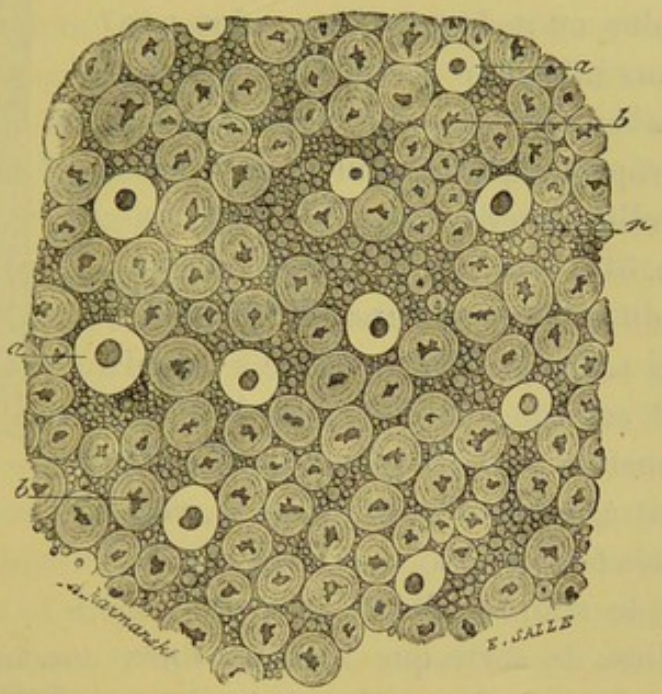


Fig. 341. — Fibres nerveuses vues en coupe.

Coupe transversale du sciatique du chien. — *a*. Fibres nerveuses sectionnées dans le voisinage immédiat d'un étranglement annulaire. — *b*. Fibres nerveuses sectionnées dans divers points de la longueur des segments interannulaires. — *r*. Fibres de Remak. — Grossissement de 460 diamètres (Ranvier).

en dedans de la membrane de Schwann, noyau logé dans une dépression de la surface de la gaine ou manchon de myéline.

Parties constituantes de la fibre nerveuse. — La fibre nerveuse se compose donc, avons-nous dit (p. 790), d'un *cylindre-axe* central, enveloppé dans une *gaine de myéline*, laquelle est soutenue extérieurement par la *membrane de Schwann;* enfin des *noyaux*, assez distants, sont disposés entre la membrane de Schwann et la gaine de myéline.

Cylindre-axe. — Le cylindre-axe, dit aussi *ruban primitif*

Le cylindre-axe est le prolongement d'une cellule nerveuse.

(Remak)[1], fibre de l'axe, ou filament axial, représente le prolongement d'une cellule nerveuse (prolongement cylindre-axile, p. 777). C'est donc évidemment la partie la plus essentielle de la fibre nerveuse, ainsi que nous en donnerons plus loin la preuve. Il a les réactions des substances protéiques, se colore comme le protoplasma ; il est formé de protoplasma. Comme le protoplasma, en effet, il n'a pas une constitution homogène ; il est composé de fines fibrilles juxtaposées (fig. 342), plus ou moins visibles, selon que l'hyaloplasma interposé entre elles est plus ou moins abondant, comme nous l'avons déjà dit à propos du prolongement cylindre-axilede la cellule nerveuse (p. 778). Cet hyaloplasma (p. 31), dit aussi *axoplasma*, forme à la surface du cylindre-axe une mince couche hyaline, qui correspond sans doute à ce qui a été décrit sous le nom de gaine de Mauthner. La constitution fibrillaire du cylindre-axe nous fait comprendre qu'il puisse, vers ses extrémités terminales, se diviser et subdiviser, par le simple fait de la séparation de ses fibrilles, de sorte que les plus fines ramifications terminales arrivent à n'être constituées chacune que par une fibrille élémentaire (fig. 343, en E).

Sa constitution fibrillaire.

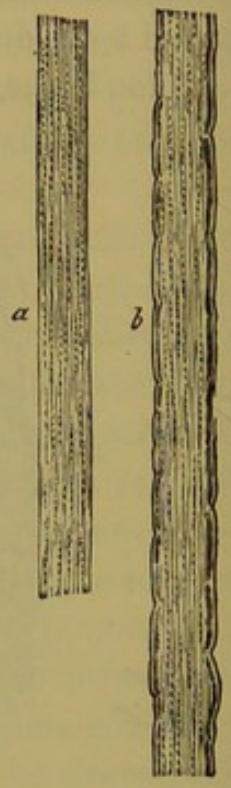


Fig. 342. — Structure fibrillaire du cylindre-axe.

a. Cylindre-axe de la moelle épinière du bœuf. — *b*. Fibre nerveuse (cylindre-axe avec une mince couche de myéline) du cerveau de la torpille (Frey).

Action de divers réactifs sur le cylindre-axe.

Le cylindre-axe est coloré en violet foncé par le chlorure d'or, et c'est en effet par ce réactif que l'on rend visibles ses fines divisions terminales, ainsi que nous l'avons déjà indiqué à propos des terminaisons des nerfs dans les muscles (p. 572). Il est coloré par le carmin et les diverses substances qui colorent le protoplasma. Le nitrate d'argent le colore en noir en y dessinant une série de bandes transversales alternativement claires et noires (stries de Frommann), aspect que ce réactif donne aussi

1. Remak, *Mikroskop. Beobachtungen uber den inneren Bau der cerebrospinalen Nerven* (Archives de Muller, 1836).

parfois au corps protoplasmique des cellules nerveuses. On avait voulu attacher une grande importance à cet aspect; il semble prouvé aujourd'hui qu'il ne répond à rien de particulier dans la structure du filament nerveux, car on obtient parfois des striations semblables avec n'importe quel filament de substance albuminoïde traité par le nitrate d'argent.

Anciennes erreurs et hypothèses.

Myéline. — La myéline est la substance qui forme la plus grosse masse des fibres nerveuses larges; en comprimant un gros nerf sectionné, il est facile de faire sourdre, au niveau de la section, une quantité relativement notable de myéline, échappée par fines gouttelettes de chacune des fibres nerveuses. Aussi les anciens anatomistes, de par cette grossière constatation, parlaient-ils de *substance médullaire* ou *moelle des nerfs*, et au XVIII^e^ siècle on discutait sur sa circulation dans les troncs nerveux, et sur son origine cérébrale, car on avait été frappé de son abondance dans la substance blanche de l'axe cérébro-spinal. Aujourd'hui nous ne pouvons la considérer que comme formant une gaine isolatrice autour du cylindre-axile.

Substance grasse phosphorée.

C'est une substance grasse phosphorée, formée de cérébrine et de lécithine. Sur le nerf vivant elle est transparente; mais elle devient bientôt, après la mort, et surtout en présence de l'eau, opaque et disposée en grumeaux. On a donné à ce phénomène, que nous avons ci-dessus décrit avec soin (fig. 340, en 2, 3, 4; et fig. 342, en *b*), le nom de *coagulation de la myéline;* mais cette expression paraît impropre. Ainsi que Ranvier l'a démontré, il s'agit ici plutôt d'une *hydratation;* la myéline a la propriété d'absorber de l'eau, et par suite de se gonfler; c'est pour cela qu'elle s'échappe en vermiculations de l'extrémité brisée de la fibre nerveuse (p. 789). En passant à l'état de grumeaux, la myéline ne subit donc pas une véritable coagulation, mais plutôt un *processus émulsif.*

Prétendue coagulation.

La myéline, comme toutes les substances de nature graisseuse, est colorée en noir par l'acide osmique (fig. 347), qui devient ainsi un précieux réactif pour caractériser les fibres nerveuses à myéline, et pour étudier les détails de la répartition de celle-ci, ainsi que nous le verrons plus loin.

Synonymie.

Gaine de Schwann. — La gaine de Schwann, dite aussi

membrane limitante de Valentin, névrilème de Schultze, gaine primitive de Kölliker, est une membrane extrêmement mince, souple, hyaline, transparente. Elle résiste aux acides et aux alcalis, ce qui la distingue de la substance conjonctive. Nous verrons ultérieurement qu'elle représente une *membrane cellulaire* et qu'elle est à cet égard comparable au myolemme ou sarcolemme de la fibre musculaire striée.

Les *noyaux* sont contre la face interne de la membrane de Schwann.

Noyaux. — Quoique appelés noyaux de la gaine de Schwann, ces noyaux ne sont pas placés dans l'épaisseur de cette gaine; ils sont appliqués à sa face interne, et appartiennent en réalité à une mince lame de protoplasma qui tapisse la face interne de la membrane de Schwann. Ces noyaux (*n*, fig. 347) sont ovalaires, à grand axe longitudinal et munis d'un nucléole brillant. — La lame de protoplasma (*p*, fig. 347) est extrêmement mince et souvent méconnaissable sur la plus grande partie de son étendue; elle est plus visible au niveau du noyau, qu'elle enveloppe, et particulièrement au-dessous de lui et à ses extrémités. Nous aurons à revenir plus loin sur cette lame de protoplasma et sur les prolongements qu'elle forme (fig. 348).

Dans du protoplasma.

Variétés de constitution des fibres nerveuses à myéline. — Nous avons étudié jusqu'ici la fibre à myéline typique, complète, c'est-à-dire présentant toutes les parties constituantes qu'elle peut posséder. C'est ainsi que sont composées les fibres des nerfs cérébro-spinaux (fig. 347) dans tout leur trajet depuis leur émergence des centres nerveux, jusqu'au voisinage de leurs terminaisons. Mais leur structure se simplifie en entrant dans les centres nerveux d'une part et, d'autre part, au niveau de leurs terminaisons.

Fibres sans membrane de Schwann (substance blanche des centres).

Dans la substance blanche (SB, fig. 343) de l'axe cérébro-spinal, les fibres nerveuses, qu'elles appartiennent aux cordons blancs de ces centres ou aux racines nerveuses qui traversent ces cordons (B, B, fig. 343), ont une constitution plus simple que celle que nous venons de décrire; *elles ne possèdent pas de membrane de Schwann.* On trouve donc au centre de la fibre le cylindre-axe, autour de celui-ci une gaine de myéline, et à la surface de cette dernière des noyaux disposés de place en place (avec un peu de protoplasma (fig. 355); mais il n'y a pas de mem-

brane enveloppante faisant suite à la gaine de Schwann des fibres périphériques. Il en résulte que ces fibres blanches des centres, par le fait que leur myéline n'est pas soutenue extérieurement, prennent, sur les préparations par dissociation des contours irréguliers, un aspect variqueux, dû aux déformations du manchon de myéline; on les nomme *fibres variqueuses* (fig. 340, en 5 et fig. 342, *b*).

Fibres variqueuses.

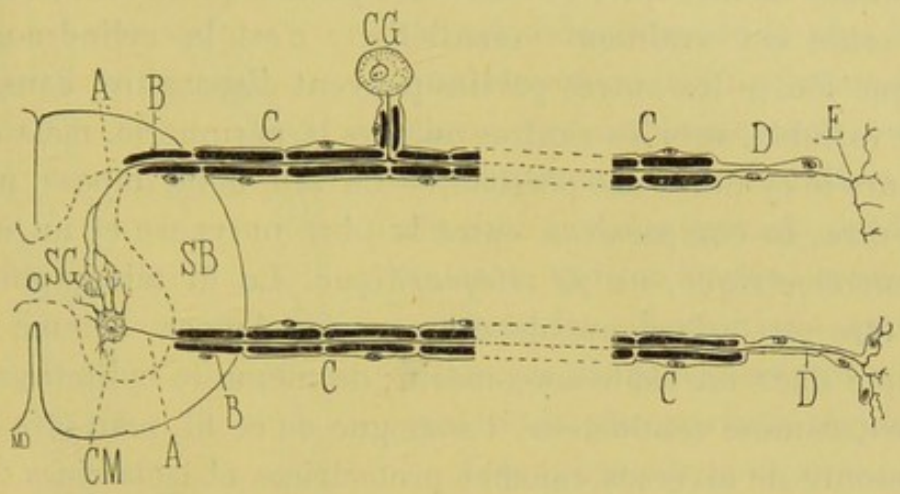


Fig. 343. — Schéma des variations régulières de constitution que présente, selon les régions, la fibre nerveuse à myéline.

Dans cette figure sont déjà indiqués quelques détails de constitution (segments inter-annulaires) et de connexions (cellule motrice CM, et cellule ganglionnaire CG), qui ne seront expliqués que plus loin. — La fibre placée à la partie inférieure est une fibre motrice, en connexion avec la cellule CM de la corne antérieure de la moelle épinière; la fibre placée au-dessus est une fibre sensitive, en connexion avec la cellule ganglionnaire CG du ganglion spinal.

En A. La fibre nerveuse, dans la substance grise de la moelle, est réduite au cylindre-axe nu.

En B. Dans la substance blanche de la moelle, le cylindre-axe est revêtu d'une gaine de myéline (en noir).

En C. Dans le tronc nerveux, le cylindre-axe est revêtu d'une gaine de myéline et d'une membrane de Schwann (voir la fig. 347).

En D. En approchant de sa terminaison, la fibre nerveuse perd sa gaine de myéline, mais conserve encore sa membrane de Schwann (voir la fig. 257, p. 574).

Enfin en E, vers ses ramifications terminales, la fibre nerveuse se réduit encore à l'état de cylindre-axe nu.

Enfin, après avoir fait partie de la substance blanche, et en entrant dans la substance grise (SG, fig. 343), pour se mettre en rapport avec les cellules nerveuses, comme nous le verrons plus loin, la fibre nerveuse (A, A, fig. 343), déjà dépourvue de membrane de Schwann, se dépouille de sa gaine de myéline et se réduit à l'état de *cylindre-axe nu*.

Cylindres-axes nus.

Fibres sans myéline.

Vers leurs extrémités périphériques, les fibres nerveuses prennent aussi une constitution plus simple : elles perdent

d'abord leur gaine de myéline, et sont alors formées (D, D, fig. 343) par le cylindre-axe enveloppé directement par la membrane de Schwann (avec les noyaux) ; puis, en approchant davantage de sa terminaison, la fibre peut se dépouiller de la membrane de Schwann (et de ses noyaux) et se réduire de nouveau à un cylindre-axe nu (E, E, fig. 343 et fig. 257, p. 574).

Le cylindre-axe est donc la seule partie essentielle.

Cette simplification de la fibre nerveuse à ses deux extrémités nous montre que, de toutes les parties qui la constituent, une seule est vraiment essentielle : c'est le cylindre-axe; puisque toutes les autres parties peuvent disparaître, dans un ordre variable, vers les centres ou vers la périphérie, mais que toujours le cylindre-axe persiste. — Ce fait nous impose, pour ainsi dire, la comparaison entre la fibre nerveuse et un conducteur électrique, un *fil télégraphique*. Le fil télégraphique peut être nu ou entouré de diverses enveloppes, comme par exemple dans un câble sous-marin; de même le cylindre-axe, qui est, comme conducteur, l'analogue de ce fil, peut être nu, ou entouré de diverses couches protectrices et isolatrices : les cordons nerveux, qu'étudie l'anatomie descriptive, sont à ce point de vue de véritables câbles nerveux. — Cette comparaison nous rend compte, au point de vue *physiologique*, de la signification des diverses parties constituantes de la fibre nerveuse à myéline, en nous montrant un fil conducteur essentiel, et des enveloppes protectrices surajoutées. Mais, au point de vue *histologique*, il nous reste à déterminer la signification morphologique de ces parties.

Problème de morphologie cellulaire.

Nous savons que tout, en histologie, doit être ramené à la cellule, à la constitution ou dérivation cellulaire. Or, le cylindre-axe, nous l'avons indiqué en passant, et nous y insisterons plus loin, est un prolongement de cellule nerveuse; mais que signifient et la myéline, et la membrane de Schwann, et les noyaux avec le protoplasma qui les environne? Ces parties seraient-elles élaborées par le cylindre-axe, ou bien résulteraient-elles de la transformation de cellules indépendantes, comme peut le faire rationnellement supposer la présence de noyaux avec lame de protoplasma? Cette question a été résolue par la découverte, due à Ranvier, de dispositions particulières (étranglements annu-

laires et segments interannulaires), et l'interprétation a été complétée par l'étude du développement des fibres nerveuses à myéline

Étranglements annulaires et segments interannulaires. — Dans une série de travaux publiés à partir de 1871[1], Ranvier a fait connaître l'existence, sur le trajet des fibres nerveuses à myéline, de parties rétrécies dites *étranglements annulaires*, et ce fait a été le point de départ de notions de la plus haute importance sur la constitution de ces fibres. Ces rétrécissements avaient été entrevus et même parfois figurés, sans mention spéciale, par divers auteurs, qui les avaient considérés comme des dispositions accidentelles. Or, ils sont constants et présentent la plus parfaite régularité.

Importante découverte de Ranvier.

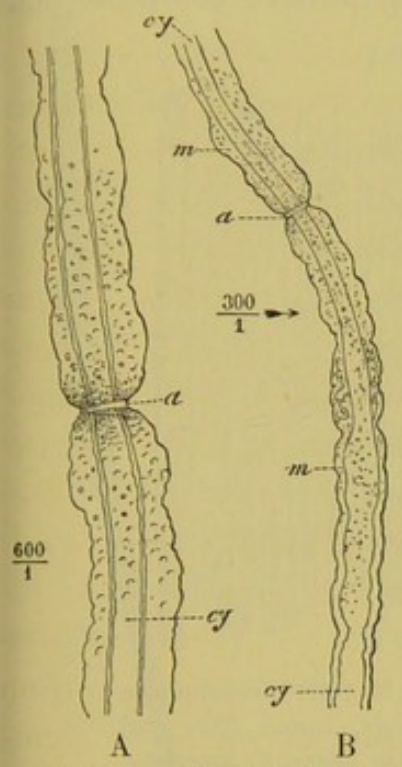


Fig. 344. — Étranglements annulaires.

Fibre nerveuse à myéline du nerf sciatique du lapin adulte, obtenue par dissociation dans une solution de picrocarminate à 1 p. 100. — La figure A est à un grossissement de 600 diamètres ; la figure B à un grossissement de 300. — *a*. Étranglement annulaire. — *m*. Gaine de myéline. — *cy*. Cylindre-axe (Ranvier).

Étranglements annulaires.—Sur une fibre nerveuse simplement dissociée, avant l'action de tout réactif, l'*étranglement annulaire* ou *étranglement de Ranvier* se présente comme un rétrécissement brusque de la gaine ou membrane de Schwann; à ce niveau le diamètre de la fibre est diminué de moitié environ; on voit la membrane de Schwann former une sorte d'anneau (*a*, fig. 344) que traverse le cylindre-axe. Déjà dans ces conditions, mais surtout après action de l'acide osmique, qui colore en noir et délimite bien la myéline, on constate que celle-ci s'arrête de chaque côté de l'étranglement (*my*, fig. 345). c'est-à-dire que sa continuité est interrompue au niveau de

Anneau de la membrane de Schwann et interruption de la myéline.

1. L. Ranvier, *Contributions à l'histologie et à la physiologie des nerfs périphériques* (Compt. rend. Acad. des sciences, novembre 1871). — *Recherches sur l'histologie et la physiologie des nerfs* (Ibid., mars 1872). — *Leçons sur l'histologie du système nerveux.* Paris, 1878.

celui-ci, tandis que le cylindre-axe, qui franchit l'étranglement, est parfaitement continu, mais qu'il n'est pas enveloppé de myéline à ce niveau (fig. 348). C'est pourquoi, lorsqu'on soumet la fibre nerveuse à l'action des réactifs colorants, c'est au niveau de chaque étranglement que le cylindre-axe se colore tout d'abord, puisque à ce niveau la matière colorante peut

Fig. 345. — Étranglement annulaire.

Fibre nerveuse du sciatique du lapin, traitée par l'acide osmique à 1 p. 100. — Les deux renflements de myéline sont écartés et les détails de l'étranglement sont mis en évidence. — *ca*. Cylindre-axe. — *my*. Gaine de myéline. — *a*. Étranglement annulaire. — *b*. Renflement biconique. — Grossissement de 350 diamètres (Ranvier).

Fig. 346. — Nerf thoracique de la souris, formé d'un seul fascicule nerveux, imprégné par le nitrate d'argent (la gaine de Henle a été enlevée).

Les étranglements annulaires sont déssinés, par l'argent, sous la forme de petites croix. — Grossissement de 200 diamètres (Ranvier).

arriver directement sur lui, sans avoir à traverser l'épaisse gaine de myéline (fig. 345; et fig. 368, C, p. 863).

Dessin de *croix* produit par l'argentation.

Aussi, en traitant un tout petit nerf (branches des intercostaux du rat par exemple) par le nitrate d'argent (solution à 3 p. 1000) on voit se dessiner sur son trajet une série de petites croix qui lui donnent un aspect tout particulier (fig. 346) : Dans chacune de ces croix, la branche verticale représente la portion de cylindre-axe colorée par le nitrate d'argent (avec les stries de Frommann, indiquées ci-dessus p. 792), et la branche horizontale représente la substance de l'étranglement lui-

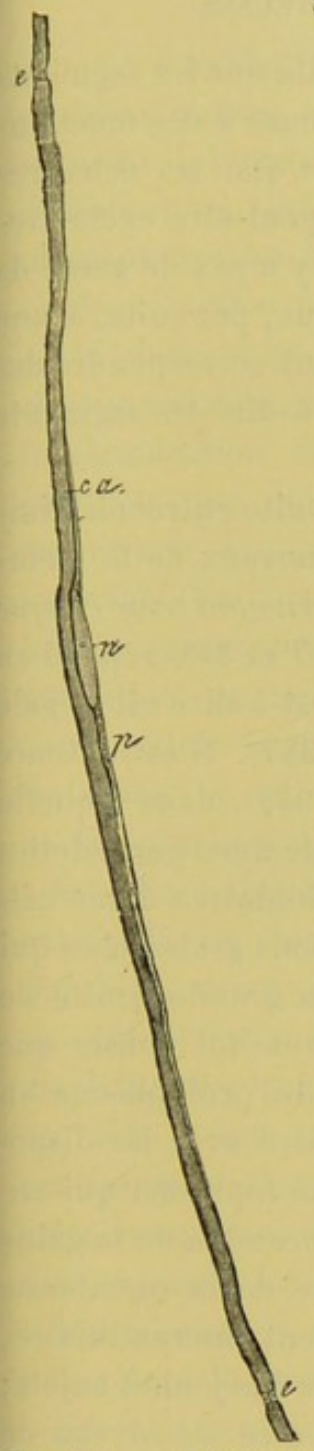


Fig. 347. — Fibre nerveuse du sciatique du lapin nouveau-né, isolée après traitement par l'acide osmique à 1 p. 100.

e, *e*. Étranglements annulaires. — *n*. Noyau du segment interannulaire. — *p*. Protoplasma qui entoure le noyau. — *ca*. Portion centrale claire de la fibre nerveuse, correspondant au cylindre-axe. — Grossiss. de 400 diamètres (Ranvier).

même (*ba*, fig. 345); par substance de l'étranglement, nous entendons une sorte de diaphragme qui l'occupe, qui présente la forme d'une lentille biconvexe (*renflement biconique* de Ranvier) et sur la nature probable duquel nous reviendrons plus loin (p. 802).

Segments interannulaires. — Mais le fait essentiel, c'est que non seulement tous les nerfs à myéline présentent des étranglements annulaires, mais que ces étranglements sont régulièrement disposés, échelonnés à des distances toujours égales pour une même fibre nerveuse. Cette fibre est ainsi décomposée en une série de segments mis bout à bout et dits *segments interannulaires* ou *segments de Ranvier*. Ces segments ont une longueur qui varie d'un dixième de millimètre à 1 millimètre et plus. Ils sont d'autant plus longs que la fibre nerveuse est plus large : ainsi chez l'homme et les mammifères, pour les tubes larges de 5 μ les segments interannulaires sont longs de 180 à 700 μ; pour les tubes larges de 15 μ, les segments sont longs de 800 à 1 000 μ (1 millimètre); ils sont plus longs sur les sujets âgés que sur les jeunes; plus longs chez la raie et la torpille (6 à 7 millimètres) que chez tout autre vertébré, et nous avons vu en effet (p. 790) que ces poissons possèdent les fibres nerveuses les plus larges. — Cependant, sur la torpille, il faut distinguer à cet égard les nerfs mixtes en général, et les nerfs de l'organe électrique, ces derniers ayant des segments relativement courts; et ce fait n'est pas une simple

Notion des segments de Ranvier (*segments interannulaires*).

Conditions qui font varier la longueur de ces segments.

curiosité ; il se rattache à cette notion générale que les segments sont d'autant plus courts que la fibre nerveuse a des fonctions plus actives, rapport qui s'explique parce que les échanges nutritifs du cylindre-axe se font surtout, peut-être exclusivement, au niveau des étranglements (là il n'y a pas de gaine de myéline non perméable aux échanges), et que, par suite, à une grande activité, à des échanges actifs doivent correspondre des étranglements nombreux, rapprochés, c'est-à-dire des segments courts.

Un seul noyau pour chaque segment interannulaire.

Une seconde disposition, dont on va de suite entrevoir l'importance, est relative à la distribution des noyaux de la membrane de Schwann. *Il n'y a jamais qu'un seul noyau pour chaque segment interannulaire*. Ce noyau (*n*, fig. 347 et 348) répond en général à la partie moyenne du segment, c'est-à-dire est à égale distance de deux étranglements (*e*, *e*, fig. 347). Il est entouré d'une petite masse de protoplasma (*p*, fig. 347), dans laquelle l'acide osmique révèle souvent la présence de fines gouttelettes de myéline, absolument comme dans le protoplasma d'une cellule adipeuse on trouve quelques granulations graisseuses qui ne sont pas encore allées se fusionner à la grande goutte de graisse centrale. — Cette disposition fait aussitôt penser que peut-être la myéline est une élaboration du protoplasma en question, hypothèse qui n'est pas en désaccord avec les dispositions que présente celui-ci. En effet le protoplasma qui entoure le noyau, et qui est logé dans une dépression de la gaine de myéline, se poursuit, à la face interne de la membrane de Schwann, sur toute l'étendue du segment interannulaire, en une mince lame, bien visible surtout chez les jeunes sujets; arrivée aux extrémités du segment, c'est-à-dire au niveau de chaque étranglement annulaire, cette lame de protoplasma se replie, prenant part à la formation du renflement biconique, selon la description de Ranvier, puis se réfléchissant sur le cylindre-axe pour lui former une enveloppe distincte. C'est peut-être cette enveloppe distincte qui a été décrite sous le nom de *gaine de Mauthner ;* mais à cet égard il existe encore une certaine indécision, puisque, par gaine de Mauthner, on a pu aussi entendre la couche périphérique, non fibrillaire, hya-

Dispositions du protoplasma d'un segment.

line ou d'hyaloplasma du cylindre-axe (p. 792). « Les choses ainsi comprises, dit Ranvier, la lame protoplasmique d'un segment interannulaire circonscrit une cavité close, et le cylindre-axe, bien qu'il soit libre dans cette cavité, y est simplement contenu, à la manière d'un organe dans un sac séreux. »

Chaque segment annulaire représente une cellule.

Signification cellulaire de chaque segment interannulaire. — Si donc nous prenons pour point de repère le noyau de chaque segment interannulaire, ce segment nous apparaît avec la signification morphologique *d'une cellule complète*, aussi complète que puisse l'être une cellule, car elle possède une membrane d'enveloppe (membrane de Schwann de chaque segment), un corps protoplasmique (lame de protoplasma susindiquée, comparable à l'utricule primordial de la cellule végétale), et un contenu élaboré par le protoplasma (myéline). Cette cellule contient en plus un filament qui ne fait que la traverser, le cylindre-axe.

Morphologie cellulaire du nerf. Cellule adipeuse très allongée.

Un nerf à myéline est donc formé par la disposition bout à bout de cellules semblables (c, c, fig. 343, p. 795), dont les extrémités en contact dessinent les étranglements annulaires, (fig. 348), et sans doute au niveau de ces points de soudure est un ciment intercellulaire qui prend part à la formation d'un diaphragme séparant les deux cellules (disque biconique, *ba*, fig. 245) et que traverse le cylindre-axe (*ca*, fig. 345) dont la continuité n'est nulle part interrompue (fig. 348). A quelles cellules connues d'un organisme animal comparer cette cellule dite segment interannulaire? Si nous faisons abstraction du cylindre-axe, la comparaison s'impose avec une *cellule adipeuse* dont la graisse serait représentée par de la myéline, le segment annulaire possédant ainsi toutes les mêmes parties et dans les mêmes dispositions que la cellule adipeuse (voir p. 78 et 411). — C'est seulement une cellule adipeuse qui, au lieu de la forme sphérique, a une forme très allongée (fig. 348). Ses dimensions en *longueur* sont devenues extrêmes (de *e* à *e*, fig. 347); mais nous savons que les cellules adipeuses sont elles-mêmes très volumineuses, et que, d'une manière générale, toute cellule qui élabore des substances grasses peut acquérir un volume énorme, comme par exemple l'ovule qui

Questions encore obscures :

arrive à prendre les dimensions qu'il présente lorsqu'il forme le jaune de l'œuf de l'oiseau (p. 108). Et si parfois on a signalé, chez les poissons par exemple, la présence de deux noyaux dans un même segment interannulaire, cela n'est pas pour nous surprendre, puisque nous savons qu'une cellule adipeuse peut présenter aussi deux noyaux et plus (p. 411).

Dans la disposition de ces segments et leur comparaison à une cellule adipeuse, deux détails seulement sont encore in-

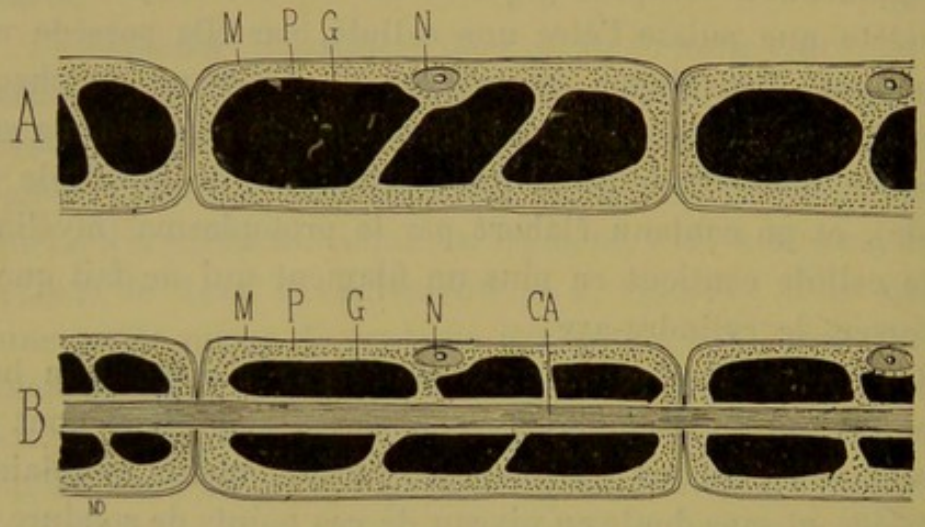


Fig. 348. — Schéma de la comparaison du segment annulaire à une cellule adipeuse.

En A. Trois cellules adipeuses de forme allongée et placées bout à bout ; la cellule moyenne est seule représentée dans toute son étendue. — M. Membrane cellulaire. — P. Protoplasma. — G. Graisse. — N. Noyau.

En B. Trois segments interannulaires, dont le moyen est seul représenté dans toute son étendue. — M. Membrane cellulaire, c'est-à-dire gaine de Schwann. — P. Protoplasma. — G. Graisse, c'est-à-dire myéline. — N. Noyau. — CA. Cylindre-axe.

complètement interprétés. — C'est, d'une part, les parties qu'on trouve au niveau de l'étranglement, c'est-à-dire au niveau de la soudure des extrémités de deux cellules, au niveau du *renflement biconique* (*ba*, fig. 345). La membrane de Schwann, c'est-à-dire la membrane cellulaire, se réfléchit-elle à ce niveau et, se juxtaposant d'une cellule à la cellule qui lui succède, prend-elle part à la formation de ce diaphragme (fig. 348)? Un ciment intercellulaire est-il interposé à ce niveau aux deux membranes cellulaires adossées? Y a-t-il simplement adossement des lames de protoplasma appartenant à chaque cellule? Ces questions ne sont pas encore résolues, et nous n'y

Le renflement biconique.

insisterons pas davantage. Quelle que soit la solution qu'elles pourront recevoir, celle-ci ne pourra qu'être d'accord avec la théorie cellulaire. — D'autre part, on n'est pas d'accord sur la nature de la prétendue gaine de Mauthner, dont l'existence n'est même pas considérée comme constante. Lorsqu'elle existe, elle paraît subsister au niveau même de l'étranglement, c'est-à-dire entourer le cylindre-axe, alors même qu'il traverse le diaphragme dit renflement biconique; ce fait nous porterait à admettre qu'elle est indépendante de la lame de protoplasma se réfléchissant, d'après Ranvier, sur le cylindre-axe, et qu'elle appartient en propre au cylindre-axe (couche corticale d'hyaloplasma; voir p. 792).

La gaine de Mauthner.

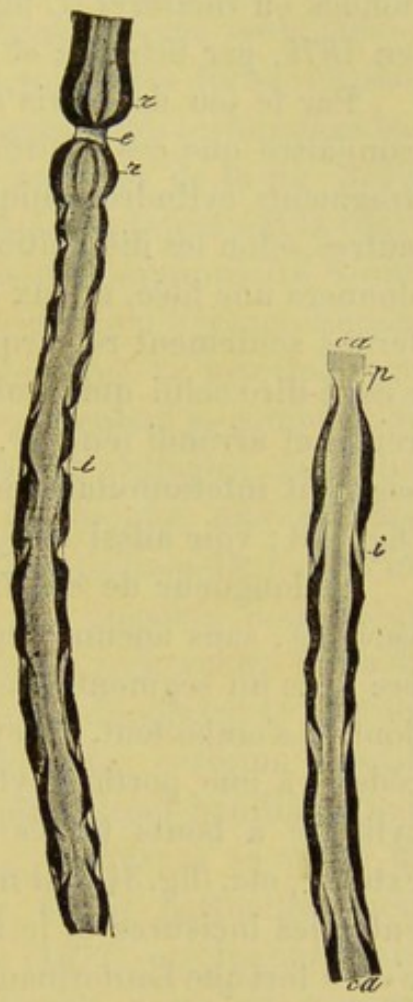


Fig. 349. — Incisures de Schmidt et de Lantermann.

Tubes nerveux du sciatique de la grenouille, dissociés dans l'acide osmique à 1 p. 100. — *e*. Étranglement annulaire. — *r*, *r*. Renflements terminaux des segments inter-annulaires. — *i*. Incisures obliques. — *ca*. Cylindre-axe. — *p*. Extrémité amincie d'un segment cylindro-conique de myéline. — Grossissement de 350 diamètres (Ranvier).

Par contre, il est, dans la constitution des nerfs à myéline, des détails particuliers dont nous avons réservé l'étude pour le moment où nous voici arrivés, et dont les dispositions sont faciles à comprendre en partant de l'analogie admise entre la cellule segment inter-annulaire et la cellule adipeuse. Ce sont les *incisures* de Schmidt et de Lantermann.

Incisures de Schmidt et Lantermann. — Sur les fibres nerveuses soigneusement fixées par l'acide osmique, dans des conditions telles qu'aucune espèce de dislocation n'ait pu se produire, on remarque cependant que la gaine de myéline d'un segment interannulaire n'est pas homogène, d'une seule coulée, mais divisée en fragments imbriqués ou, pour mieux

La gaine de myéline est fragmentée.

dire, invaginés les uns dans les autres (fig. 349); les zones de séparation de ces fragments se traduisent, en coupe optique sur la fibre examinée selon sa longueur, par des lignes obliques qui coupent la myéline sous la forme d'encoches profondes ou *incisures* (*i*, fig. 349). Ces incisures ont été décrites, en 1874, par Schmidt et puis par Lantermann [1].

Emboîtement de ces fragments.

Par le jeu de la vis de mise au point, il est facile de reconnaître que ces incisures divisent la gaine de myéline en fragments cylindro-coniques qui s'emboîtent les uns dans les autres, selon les dispositions les plus diverses, dont la figure 349 donnera une idée, mieux que ne le ferait une description. Nous ferons seulement remarquer que le dernier de ces fragments, c'est-à-dire celui qui avoisine un étranglement annulaire, est renflé et arrondi (en *r*, *r*, fig. 349), de sorte que le bout d'un segment interannulaire est configuré en baguettes de tambour (fig. 351; voir aussi la fig. 368 C, p. 863).

Leur nombre et longueur très variables.

La longueur de ces fragments cylindro-coniques est très variable, sans aucune règle précise, de même que leur nombre dans un segment interannulaire, de même que la manière dont ils s'emboîtent, un cylindre évidé par ses deux bouts succédant à une portion cylindro-conique, ou bien à un autre cylindre à bouts taillés en biseau aux dépens de leur face externe, etc. (fig. 349). Il n'y a non plus aucun rapport constant entre les incisures et le noyau du segment interannulaire, et c'est à tort que Lantermann avait pensé qu'il y aurait un noyau pour chaque intervalle qui sépare chaque incisure.

Signification de ces dispositions (comparaison avec la *cellule adipeuse*).

La signification de ces incisures a donné lieu à des interprétations diverses qu'il n'y a pas lieu de rappeler ici. La seule interprétation admissible est celle proposée par Ranvier, et déduite de la comparaison du segment interannulaire à une longue cellule adipeuse (fig. 348), mais dans laquelle la graisse, au lieu d'être réunie en une seule grosse goutte centrale, serait répartie en plusieurs gouttes distinctes, séparées par des cloisons de protoplasma. « Si, dit Ranvier, nous supposons que, lors de la

1. Schmidt, *On the construction of the dark or double bordered nerve-fibre* (Monthly microscop. Journal, 1894). — Lantermann, *Ueber den feineren Bau der markhaltigen Nervenfaser* (Arch. f. mikr. Anat., 1876).

formation de la myéline, il se soit conservé des prolongements de protoplasma allant de la lame protoplasmique superficielle (sous-jacente à la membrane de Schwann) à la lame protoplasmique qui entoure le cylindre-axe, nous concevrons que la myéline, au lieu de se réunir en une seule masse dans tout le segment, soit restée divisée en plusieurs cylindro-cônes emboîtés les uns dans les autres. » (Voir les schémas de la fig. 348.)

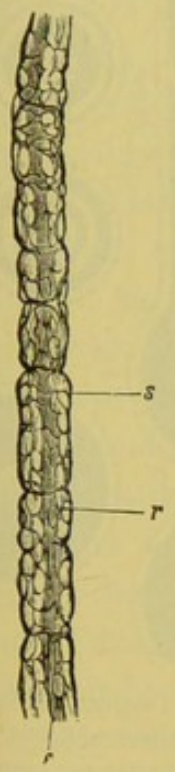


Fig. 350. — Tube nerveux du sciatique du chien adulte, durci par le bichromate d'ammoniaque, isolé par dissociation et coloré par l'hématoxyline.

c. Cylindre-axe. — *s*. Membrane de Schwann. — *r*. Réticulum dit de neuro-kératine (Ranvier).

Question de la *neuro-kératine*.

Cependant, si satisfaisante que soit la comparaison d'un segment interannulaire à une cellule adipeuse, il est une différence importante à signaler; c'est que la myéline, non seulement n'a pas exactement la composition chimique d'une graisse ordinaire, mais que de plus elle paraît présenter une certaine structure sur les détails de laquelle nous n'insisterons pas, car cette question nous paraît demander de nouvelles recherches. Nous dirons seulement que, en dissolvant la myéline d'une fibre nerveuse par certains réactifs (alcool ordinaire, puis alcool bouillant, puis éther), on arrive à trouver à sa place un réticule particulier, étudié particulièrement par Ewald et Kuhne (1877), qui lui ont donné le nom de *neuro-kératine*, parce que ce squelette de la myéline aurait les propriétés de la kératine ou substance cornée des cellules épidermiques. — La neuro-kératine formerait une charpente soutenant toute la gaine de myéline, charpente représentée par une gaine cornée externe, une gaine cornée interne, et des travées ramifiées tendues de l'une à l'autre de ces gaines (fig. 350). Il est facile de trouver des aspects de ce genre, par exemple sur des fibres nerveuses durcies par un long séjour dans le bichromate d'ammoniaque, puis éclaircies par l'essence de girofle ou la térébenthine, mais il est probable qu'on a alors sous les yeux non une disposition préexistante, mais un produit artificiel résul-

Dispositions probablement artificielles.

tant de l'action des réactifs (fig. 350) ; c'est l'opinion à laquelle se rattachent aujourd'hui la plupart des auteurs, et notamment Ranvier, qui explique cet aspect de la manière suivante : la myéline a formé des boules (état d'émulsion grossière, ci-dessus p. 793), et la substance laissée entre elles, fixée par le réactif, donne nécessairement l'apparence d'un réseau [1].

Divers aspects des coupes transversales des fibres nerveuses.

Les incisures de Schmidt et Lantermann nous permettent d'expliquer les divers aspects que peut présenter une coupe transversale de fibre nerveuse à myéline selon la région du segment interannulaire par laquelle elle passe. Nous avons déjà dit (p. 791 et fig. 341) que la myéline s'y montre disposée en couches concentriques ; mais cette disposition n'est pas constante et, quand elle existe, présente des aspects très divers. Sur de fines coupes de fibres nerveuses fixées par l'acide osmique, on peut déterminer exactement les détails de ces variétés d'aspect (fig. 341, p. 791), et se rendre compte de leur

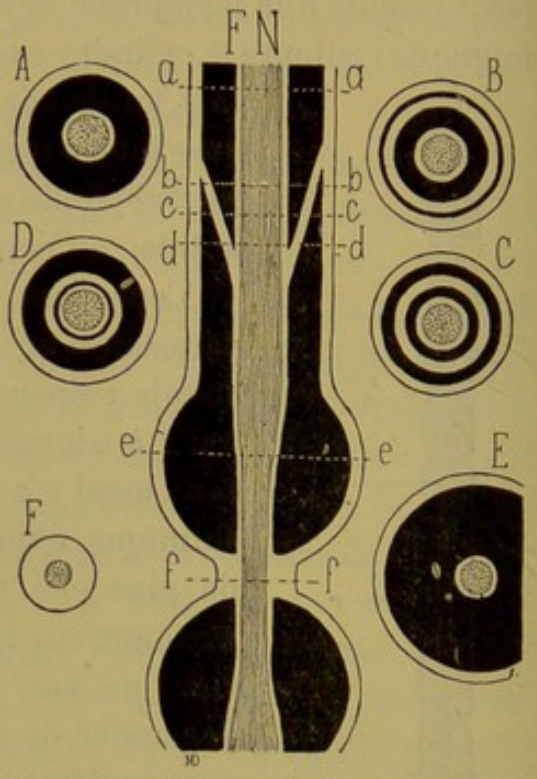


Fig. 351. — Schéma de l'aspect que présentent les coupes transversales d'une fibre à myéline selon la partie sur laquelle porte la coupe.

La figure centrale (FN) représente, vue en longueur, les diverses régions caractéristiques de la fibre nerveuse, et porte, au niveau de chacune de ses régions, une ligne transversale indiquée par la même lettre que celle qui désigne la figure de la coupe faite à ce niveau.

A. Coupe selon la ligne *aa*, c'est-à-dire entre deux incisures de Lantermann.

B. Coupe selon la ligne *bb*, c'est-à-dire au niveau d'une incisure, de telle sorte que la myéline dessine deux anneaux concentriques, dont l'externe mince, et l'interne épais.

C et D. Deux coupes passant également par une incisure (voir les lignes *cc* et *dd*), mais de telle sorte que dans la coupe C la myéline dessine deux anneaux concentriques d'épaisseur égale, tandis que dans la coupe D elle dessine un anneau externe épais, et un anneau interne mince.

E. Coupe selon la ligne *ee* ; la myéline ne présente donc pas de stratification et le diamètre de la coupe est relativement considérable.

F. Coupe selon la ligne *ff*, c'est-à-dire au niveau de l'étranglement annulaire (pas de myéline).

1. Pour l'histoire et la discussion de cette question, voir : Waldstein et Weber, *Études histochimiques sur les tubes nerveux à myéline* (Arch. de Physiolog., 1882 2e série, tome X).

cause, en se reportant à ce que nous connaissons de la constitution de la fibre vue selon sa longueur. — Ainsi la myéline pourra, sur la coupe transversale, ne pas présenter de stratification, ne dessiner qu'un seul large anneau (A et E, fig. 351); c'est que la coupe passe entre deux incisures de Lantermann (en *a a*, fig. 351), ou près de l'étranglement annulaire (en *ee*, fig. 251) et, dans ce dernier cas, l'anneau sera remarquablement épais, vu la forme renflée en baguette de tambour de cette extrémité du segment interannulaire. — Si la myéline, par contre, est stratifiée, dessine deux anneaux concentriques (B, C, D, fig. 351), c'est que la coupe passe au niveau d'une incisure et, comme les deux fragments cylindro-coniques qu'elle sépare s'invaginent par des extrémités taillées en bec de flûte, on comprend facilement, comme le montre la figure 351, que ces deux anneaux pourront être d'épaisseur égale (C) , ou bien que l'un d'eux, tantôt l'interne (B), tantôt l'externe (D), pourra se montrer beaucoup plus épais que l'autre. — Enfin, pour terminer l'étude de ces divers aspects des coupes, notons encore le cas où la coupe passera par l'étranglement annulaire (*f*, *f*, fig. 351); alors le diamètre de la fibre sera très réduit, et on n'apercevra aucun anneau de myéline entre le cylindre-axe et le contour extérieur de la fibre (F, fig. 351; voir aussi la fig. 341, p. 791).

Un seul anneau de myéline.

Deux anneaux concentriques.

Pas de myéline.

Développement des fibres nerveuses à myéline. — La comparaison du segment interannulaire à une cellule adipeuse, ou du moins à une cellule qui aurait sécrété intérieurement de la myéline et extérieurement une membrane cellulaire (membrane de Schwann), ne saurait être légitime que si elle est confirmée par le développement, c'est-à-dire si l'histogénèse nous fait assister en effet à ces transformations et productions. Il faut de plus que nous expliquions les rapports du cylindre-axe avec ces cellules adipeuses : il passe sans interruption de l'une à l'autre, et les enfile en chapelet; mais que représente morphologiquement cette disposition? Le cylindre-axe, qui, nous le savons (p. 784), végète du centre (cellule nerveuse) vers la périphérie, enfile-t-il réellement des cellules à myéline disposées en séries pour le recevoir ; ou bien le cylindre-axe est-il sim-

Problèmes que doit résoudre l'histogénèse.

plement enveloppé par des cellules à myéline qui se disposent autour de lui et s'étendent sur lui jusqu'à ce qu'elles arrivent au contact par leurs extrémités? C'est l'étude du développement des fibres à myéline qui peut seule répondre à ces questions, et elle est aujourd'hui en état de le faire.

Cellule de Vignal. — Les recherches de Rouget (1875) avaient montré que les fibres nerveuses poussent du centre vers la périphérie, et celles de Kölliker ont fait voir que, sur ces cylindres-axes nus, dans la queue du têtard, des cellules migratrices viennent s'appliquer, lui formant une sorte d'adventice comparable à celle des capillaires sanguins (p. 673). Mais c'est aux études de Vignal (1889[1]) que nous devons une connaissance complète de tous les stades de ce développement. Sur de très jeunes embryons de veau il a constaté qu'un cordon ou fascicule nerveux (futur *nerf* étudié en anatomie descriptive) est d'abord formé, d'une manière homogène, uniquement de cylindres-axes nus juxtaposés, émanés de cellules nerveuses (cônes d'accroissement, ci-dessus p. 784); autour de ce faisceau de cylindres-axes sont de nombreuses cellules migratrices, c'est-à-dire mésenchymateuses (fig. 352). Vers le 70e jour, ces cellules pénètrent irrégulièrement dans le faisceau, entre les cylindres-axes, et s'y multiplient activement. Il en résulte que vers l'âge de 108 jours, en dissociant ce fascicule nerveux, on trouve que sur chacun de ses cylindres-axes sont disposées, de place en place, des cellules mésenchymateuses (ou cellules conjonctives embryonnaires), qui bientôt prennent une forme et des dispositions particulières (fig. 353).

État primitif de fascicule de cylindres-axes.

Cellules mésenchymateuses pénétrant le fascicule.

Ces *cellules de Vignal* s'allongent dans le sens du cylindre-axe sur lequel elles reposent: en même temps, elles s'appliquent de plus en plus exactement sur celui-ci (fig. 353), se modelant sur lui, s'incurvant pour l'envelopper, comme ferait la main appliquée sur une baguette et se fermant graduellement pour la saisir (*b*, *b*, fig. 363); elles affectent donc la forme de demi-gouttières, de tuiles creuses (*c*, fig. 353), puis de gouttière complète, dont les bords longitudinaux se rapprochent, se tou-

Cellules de Vignal enveloppant les cylindres-axes.

1. W. Vignal, *Développement des éléments du système nerveux cérébro-spinal*, 1889.

chent, se soudent. Dès lors la cellule de Vignal est devenue *cellule de segment interannulaire;* elle entoure d'un manchon complet de protoplasma la portion du cylindre-axe où elle s'est appliquée; elle contient dans la partie moyenne de sa longueur un beau noyau ovalaire. En examinant le cylindre-axe suivant sa longueur, on y voit de place en place des cellules sembla-

Chaque cellule de Vignal devient un segment interannulaire.

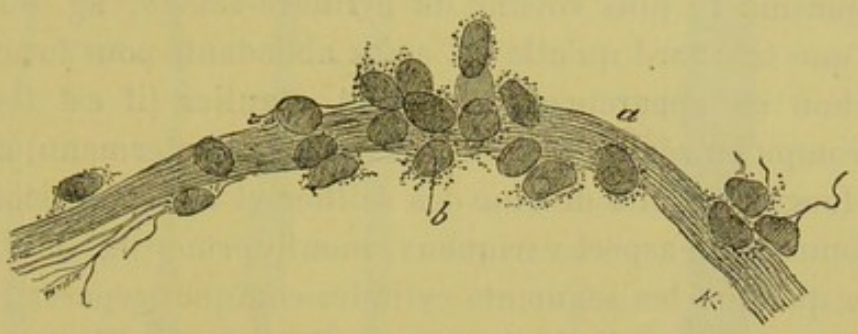


Fig. 352. — Un faisceau du sciatique d'un embryon de veau de 25 millimètres de long.

a. Fibrilles noyées dans une substance homogène. — *b*. Cellules conjonctives embryonnaires recouvrant la périphérie du faisceau. — Grossissement de 470 diamètres (W. Vignal).

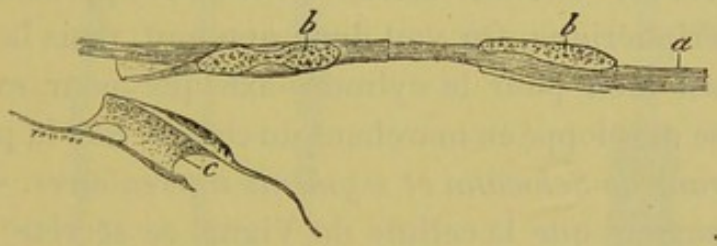


Fig. 353. — Une fibre nerveuse d'un embryon de mouton de 28 centimètres de long.

a. Fibre nerveuse. — *b*. Cellules conjonctives enveloppant les trois quarts de la fibre; l'une de ces cellules a son noyau en voie de division. — *c*. Cellule détachée du faisceau (W. Vignal).

bles, séparées par des intervalles où il est nu; par leur très grand accroissement en longueur (*a*, fig. 354) les cellules de Vignal viendront peu à peu recouvrir ces intervalles, et lorsque deux cellules voisines seront au contact par leurs extrémités, l'intervalle correspondant se trouvera réduit à n'être plus qu'un étranglement annulaire.

Production de myéline. — Mais pendant que se fait cet allongement des cellules de Vignal, et avant qu'il soit achevé, le

La cellule de Vignal élabore la myéline.

protoplasma de ces éléments commence à sécréter ce qu'il doit produire pour que le segment interannulaire présente toutes les parties caractéristiques d'une fibre nerveuse à myéline. C'est en effet la myéline qui apparaît d'abord, chez les fœtus âgés d'environ quatre mois. Elle apparaît comme la graisse dans la cellule adipeuse, c'est-à-dire sous la forme de boules plus ou moins allongées, parfois de minces lames, dans la portion de protoplasma la plus voisine du cylindre-axe (*b*, fig. 354); ce n'est que très tard qu'elle est assez abondante pour former un manchon en apparence complet et régulier (il est toujours interrompu en réalité par les incisures de Lantermann) et pendant longtemps elle dessine des saillies et des dépressions qui lui donnent un aspect variqueux, moniliforme (fig. 354), c'est-à-dire qu'alors les segments cylindro-coniques séparés par les incisures sont très distincts et irrégulièrement calibrés.

Production du centre vers la périphérie.

Chose singulière, cette myélinisation n'est pas également avancée sur tout le trajet d'un même nerf; alors qu'elle est presque achevée vers la partie la plus voisine du centre nerveux, elle l'est d'autant moins qu'on se rapproche de l'extrémité périphérique. On voit donc que tout, dans la fibre nerveuse, aussi bien pour le cylindre-axe que pour sa gaine de myéline, se développe en marchant du centre vers la périphérie.

La cellule de Vignal se secrète une membrane (membrane de Schwann).

Membrane de Schwann et segments intercalaires. — Ce n'est que tardivement que la cellule de Vignal se sécrète une *membrane cellulaire* à sa surface extérieure. Par l'apparition de cette membrane de Schwann le développement de la fibre nerveuse à myéline est achevé; mais à ce moment les cellules de Vignal ne se touchent pas encore toutes par leurs extrémités; il faut que ces cellules s'allongent encore pour que l'étranglement annulaire se dessine avec son aspect définitif. Parfois il semble que deux cellules interannulaires sont impuissantes à combler l'intervalle qui les sépare, et qu'un nouvel élément mésenchymateux vient revêtir cet intervalle, car on trouve des cellules de Vignal, encore courtes et à leur premier état de développement, interposées entre deux cellules déjà longues et contenant de la myéline; ces jeunes cellules forment un segment interannulaire dit *segment intercalaire*. L'accroissement des nerfs en

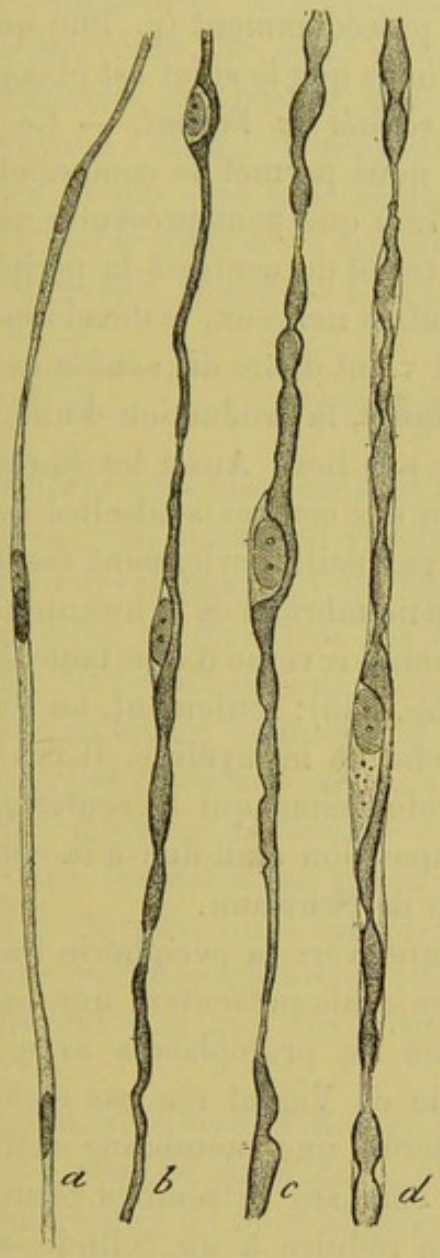


Fig. 354. — Quatre tubes nerveux du sciatique d'un embryon de brebis long de 34 centimètres.

a. Fibre sans myéline, à la surface de laquelle on voit des noyaux. — *b* et *c*. Deux fibres sur lesquelles la myéline a fait son apparition le long du cylindre-axe ; le protoplasma est peu développé et ne se voit qu'au voisinage du noyau. — *d*. Une fibre dans laquelle la myéline s'est également développée le long du cylindre-axe ; le protoplasma est plus abondant, et de plus il y a des granulations de myéline dans la masse de protoplasma située au voisinage du noyau. — Grossissement de 250 diamètres (W. Vignal).

Fig. 355. — Fibre nerveuse de la portion intra-médullaire d'une racine de nerf rachidien.

cy. Cylindre-axe. — *m*. Gaine de myéline. — *n*. Noyau logé dans une couche de protoplasma superficielle, et faisant saillie au dehors, vu l'absence de gaine de Schwann (Ranvier).

Cellules intercalaires.

longueur se fait par allongement des divers segments interannulaires, aussi avons-nous vu précédemment (p. 799) que ces segments sont d'autant moins longs que le sujet est plus jeune.

Variétés d'évolution de la cellule de Vignal. — Ce développement des nerfs à myéline nous permet de comprendre les variations de constitution (p. 794) que peut présenter une pareille fibre nerveuse dans son trajet du centre à la périphérie.

Cas des fibres nerveuses variqueuses.

Dans les cordons blancs des centres nerveux, le développement se passe entièrement comme il vient d'être dit, sauf la dernière élaboration de la cellule de Vignal, la production d'une membrane cellulaire, laquelle n'a pas lieu. Aussi les fibres nerveuses de la substance blanche des centres sont-elles dépourvues de gaine de Schwann, et par suite deviennent facilement variqueuses (p. 795); mais si la membrane de Schwann n'existe pas, la myéline n'en est pas moins revêtue d'une lame de protoplasma, avec un noyau (*n*, fig. 355); seulement, au lieu que le noyau réponde à une encoche de la myéline, il fait saillie au dehors, avec l'amas de protoplasma qui le renferme (fig. 355), comme si la première disposition était due à la compression exercée par la membrane de Schwann.

Cas des fibres sans myéline.

D'autre part, nous savons que vers la périphérie les fibres nerveuses perdent leur myéline, mais présentent une gaine de Schwann, doublée d'une lame de protoplasma avec noyau (p. 796); c'est qu'ici la cellule de Vignal n'a pas élaboré de myéline, mais a cependant sécrété une membrane cellulaire.

Enfin lorsque, tout à fait vers ses extrémités terminales, la fibre nerveuse arrive à se réduire à un cylindre-axe nu (p. 796), c'est que cette fibre est demeurée dans son état embryonnaire le plus primitif, n'a pas été abordée par des éléments mésenchymateux destinés à y devenir cellules de Vignal.

Résumé de la morphologie de la fibre nerveuse.

En résumé, l'étude du développement des fibres à myéline confirme et complète la comparaison faite entre un segment interannulaire et une cellule adipeuse. Il en résulte que la fibre nerveuse n'est pas, par toutes ses parties constituantes, une unité anatomique. Elle ne l'est pas quant à ses segments interannulaires, dont chacun est une individualité cellulaire indépendante; elle paraît l'être quant à son cylindre-axe, lequel

est continu sur toute sa longueur; mais ce cylindre-axe est lui-même l'émanation, le prolongement d'une cellule spéciale, la cellule nerveuse, de sorte que, à mesure que nous avançons dans l'analyse des parties si complexes du système nerveux, nous voyons s'établir de plus en plus cette notion simple, déjà indiquée et qui sera plus amplement encore confirmée par la suite, à savoir qu'il n'y a qu'une seule espèce d'élément anatomique nerveux, la cellule nerveuse, munie de prolongements.

2° FIBRES DE REMAK

Fibres nerveuses sans myéline.

Les fibres nerveuses sans myéline, ou fibres pâles, ou fibres de Remak, sont d'une interprétation très facile à la suite de l'étude du développement des fibres à myéline; on peut dire en effet qu'elles représentent ces dernières demeurées aux tout premiers stades de leur développement, alors que des cellules mésenchymateuses viennent de se disposer irrégulièrement à la surface des cylindres-axes nus (fig. 352, 353).

Nature des fibres de Remak. — C'est en 1838 que Remak[1] décrivit dans les nerfs du grand sympathique des fibres pâles, semées de noyaux, qu'il considéra comme des fibres nerveuses de nature spéciale, mais dans lesquelles nombre d'histologistes ne voulurent voir que des faisceaux de fibrilles du tissu conjonctif.

Prises à tort pour du tissu conjonctif.

En effet ces fibres de Remak sont finement striées en long, ce qui n'a rien de surprenant, puisque toujours les cylindres-axes sont formés de fines fibrilles juxtaposées. Mais leurs réactions n'ont rien de commun avec celles des éléments conjonctifs, car elles ne donnent pas de gélatine par la coction, et, au lieu d'être dissoutes par les acides, elles sont durcies par eux, et notamment par l'acide nitrique, qui est employé dans les dissections pour rendre plus facile la préparation des ramuscules du sympathique. Enfin il existe des filets sympathiques qui, par leurs connexions ganglionnaires, par leur distribution, sont incontestablement des nerfs, et qui sont composés unique-

1. Remak, *Observationes anatomicæ et microscopicæ de systematis nervosi structura*. Berlin, 1838.

ment de fibres de Remak; celles-ci sont donc bien une forme spéciale de fibre nerveuse, ce qui, aujourd'hui, n'est plus l'objet d'aucune contestation.

Erreur de certaines descriptions.

Constitution des fibres de Remak. — On décrit d'ordinaire les fibres de Remak comme de fins rubans, pâles, longitudinalement striés (fig. 356), et présentant des noyaux dans leur intérieur; c'est sur ce dernier détail (situation des noyaux) que Ranvier a particulièrement porté son attention, pour montrer qu'il est inexact et que bien plus simple, bien plus en rapport avec la morphologie des fibres nerveuses en général, est la disposition des noyaux; ceux-ci ne sont pas dans l'intérieur, mais bien *à la surface* de la fibre de Remak (fig. 357). Quand ils paraissent dans l'épaisseur de celle-ci, c'est qu'en réalité on est en présence de deux fibres juxtaposées et que le noyau est dans leur intervalle. — Du reste ces fibres présentent cette particularité de se diviser et de s'anastomoser entre elles, de sorte qu'elles forment des filets nerveux qui sont déjà de véritables plexus; il en résulte qu'un noyau peut réellement se montrer comme situé en pleine fibre; mais alors, dit Ranvier, une observation attentive conduit à reconnaître que ce noyau est en un point où deux fibres de Remak viennent de s'unir ou sont près de se séparer, de sorte que, situé au milieu d'une travée formée de deux fibres, il appartient en réalité à la surface de l'une d'elles.

Les noyaux sont à la *surface* de la fibre.

Fig. 356. — Fibres de Remak.

Ramification du nerf sympathique d'un mammifère. — *a*. Deux fibres nerveuses à bords sombres, c'est-à-dire à gaine de myéline. — *b*. Masse de fibres de Remak qui les enveloppe (Frey).

Ces noyaux, ovalaires, à grand axe longitudinal (*n*, fig. 357), sont entourés d'une petite masse de protoplasma, qui s'étend, à la surface de la fibre, en une mince couche, souvent peu visible (*p*, fig. 357), difficile à suivre, et qui forme une enveloppe très incomplète. En un mot, et ainsi que nous l'avons indiqué dès le début, sur la fibre de Remak sont appliquées des *cellules de Vignal* qui demeurent à l'état de simples lames de

Cellule de Vignal.

protoplasma (*a*, fig. 354), et n'élaborent ni myéline, ni membrane de Schwann.

Fig. 357. — Portion du réseau des fibres de Remak du pneumogastrique du chien, isolées par dissociation directe du nerf dans une solution osmique à 1 p. 100.

n. Noyau. — *p*. Protoplasma qui l'entoure. — *b*. Stries qui correspondent à des fibrilles. — Grossissement de 400 diamètres (Ranvier).

Fibres demeurées à l'état embryonnaire.

Les fibres de Remak sont des fibres nerveuses demeurées à un état embryonnaire. Une preuve en est donnée par ce fait intéressant qu'on peut voir une fibre à myéline se transformer, sur un point de son trajet, en fibre de Remak et inversement. Ainsi en dissociant, comme l'a montré Ranvier, le cordon sympathique abdominal du lapin, après l'avoir soumis à l'action de l'acide osmique, on trouve telle fibre à myéline qui, suivie selon sa longueur, montre, après un étranglement annulaire, la disparition de sa gaine de myéline; la gaine de Schwann et le protoplasma qui la double se poursuivent seuls; puis la gaine de Schwann disparaît à son tour, et la fibre nerveuse, réduite à un cylindre-axe fibrillaire avec noyau et protoplasma à sa surface, se perd dans le système plexiforme des fibres de Remak.

Aspect en coupe transversale.

Sur les coupes, les fibres de Remak apparaissent chacune sous la forme d'un petit disque rouge (r, fig. 341); après coloration par le carmin, à un fort grossissement ce disque rouge présente un pointillé fin et serré qui correspond à la constitution fibrillaire de l'élément.

Distribution.

Les fibres de Remak n'existent pas seulement dans les nerfs du grand sympathique; elles sont, dans les nerfs cérébro-spinaux, mêlées aux fibres à myéline; et, d'autre part, elles ne constituent pas exclusivement les rameaux du sympathique, dans lesquels on trouve aussi quelques fibres à myéline (fig. 356). On sait que, chez le chien,

le pneumogastrique et le cordon cervical du sympathique se confondent, sur une grande partie de leur trajet, en une même gaine et semblent ne former qu'un seul nerf; mais, sur une coupe transversale, on distingue parfaitement le sympathique et le pneumogastrique qui ne sont qu'accolés.

Chez les invertébrés, les fibres nerveuses n'acquièrent pas de myéline et tous les nerfs sont formés exclusivement de fibres de Remak.

CHAPITRE XXXVII

RAPPORTS (CONTINUITÉ) DES CELLULES ET DES FIBRES NERVEUSES — LES NEURONES

Les éléments nerveux (cellules et fibres) sont entre eux dans des connexions que nous avons déjà fait pressentir en partie, et dont il s'agit maintenant de préciser et compléter les détails; de plus, ces éléments nerveux proprement dits sont associés à d'autres, soit pour former les nerfs (tissu conjonctif, vaisseaux des nerfs), soit pour former les masses centrales (névroglie, vaisseaux des centres). Nous allons donc examiner successivement la manière dont les éléments nerveux sont en rapport les uns avec les autres (à cette étude nous rattacherons celle de la *dégénérescence* des fibres nerveuses dont on a sectionné les connexions), et la manière selon laquelle ils sont environnés par d'autres éléments, dits de soutien.

Éléments dits de *soutien*.

Nous commencerons par l'étude des connexions (continuité) entre les fibres et les cellules nerveuses, étude qui nous amènera à exposer la théorie récente des *neurones*. L'examen des connexions des éléments nerveux entre eux conduit à la solution de problèmes d'ordre physiologique aussi bien que d'ordre histologique. C'est en partant des notions fondamentales de la physiologie du système nerveux que nous devons faire cette étude. On peut dire que ces notions sont au nombre de deux : 1° la connaissance de *nerfs moteurs et de nerfs sensitifs distincts*, établie par les immortelles découvertes de Magendie en 1822; 2° la notion

Questions physiologiques fondamentales.

de l'*acte réflexe*, c'est-à-dire de la transformation des impressions sensitives en excitations motrices. — De par ces deux ordres de faits physiologiques, deux ordres de questions histologiques se trouvent posées : 1° où sont les cellules nerveuses des nerfs moteurs et les cellules nerveuses des nerfs sensitifs; 2° quelles sont, dans les centres, les relations histologiques entre les éléments sensitifs et les éléments moteurs. Les réponses à ces questions sont les bases de ce qu'on appelle aujourd'hui la *théorie des neurones;* nous aurons à examiner toute une série de propositions qui se déduisent de cette théorie.

Neurones moteurs.

Nerfs moteurs et cellules motrices (*neurones moteurs*). — Les connexions des nerfs moteurs avec des cellules dites motrices est une des plus simples et des premières connues; elle date des travaux de Deiters. Depuis cette époque, nous savons que la grande cellule nerveuse (fig. 832, p. 774), caractéristique de la corne antérieure de la substance grise de la moelle épinière, donne naissance à un prolongement dit cylindre-axile ou de Deiters (p. 777), lequel se détache de la cellule, gagne la substance blanche, la traverse en se revêtant d'une gaine de myéline (fibre nerveuse variqueuse, en B, fig. 343, p. 795), sort de la moelle par la racine antérieure en ajoutant une membrane de Schwann à sa gaine de myéline (fig. 348) et dès lors suit le trajet d'un nerf sans éprouver de modification dans sa constitution (cylindre-axe continu, enveloppé par la série des cellules dites segments interannulaires), jusque vers sa terminaison (fig. 343), où il se dépouille plus ou moins complètement de ses enveloppes pour se terminer par des ramifications libres (buisson terminal des plaques motrices, p. 574). Ainsi, depuis la corne antérieure de la moelle, jusqu'au muscle, l'élément nerveux moteur est continu, c'est la cellule multipolaire avec son cylindre-axe. Pour désigner d'un seul mot tout cet ensemble, cellule et long prolongement cylindre-axile, on lui donne aujourd'hui le nom de *neurone*. Le *neurone moteur* (dit aussi *neurone moteur médullaire* ou *neurone moteur périphérique*, nous verrons plus loin qu'il y a des neurones moteurs *centraux*) est donc l'élément histologique essentiel des nerfs moteurs; son corps cellulaire est placé dans la corne grise antérieure de la moelle.

Neurone moteur périphérique : un seul élément, continu.

Nerfs sensitifs et cellules sensitives (*neurones sensitifs*). — Les connexions des nerfs sensitifs avec des cellules nerveuses auxquelles on peut donner le nom de sensitives sont également simples.

Cellule des ganglions rachidiens.

Le cylindre-axe des fibres sensitives des nerfs spinaux ou rachidiens est le prolongement périphérique de la cellule nerveuse des ganglions rachidiens, que cette cellule soit bipolaire, comme chez les poissons, ou unipolaire, mais avec une branche en T, comme c'est le cas chez les mammifères (fig. 337). Depuis ses ramifications terminales, au niveau de surfaces où elle reçoit les impressions, jusqu'au ganglion rachidien, cette fibre nerveuse ne rencontre pas d'autre cellule nerveuse que celle de ce ganglion (CG, fig. 343, p. 795), cellule vers laquelle elle conduit les impressions reçues à la périphérie.

Mais de cette cellule part un autre prolongement, l'autre branche de la bifurcation en T, lequel, conduisant les impressions vers la moelle épinière, devient cylindre-axe d'une fibre nerveuse de la racine postérieure. Ce cylindre-axe est, pendant son trajet dans la racine, revêtu d'une gaine de myéline et d'une membrane de Schwann (fig. 343, en C, B); arrivé dans la moelle, il se dépouille de la membrane de Schwann, ne conserve que la gaine de myéline (fibre variqueuse, fig. 355) et après avoir traversé la substance blanche de la moelle ou avoir fait partie de ses cordons blancs pendant un trajet plus ou moins long, que nous préciserons plus tard, arrive dans la substance grise, où il se dépouille de toute enveloppe et se ramifie à l'état de cylindre-axe nu (A, fig. 343). — Ces dispositions sont les mêmes pour les nerfs sensitifs craniens, seulement le ganglion rachidien y est remplacé par le ganglion propre à chacun de ces nerfs, par le ganglion de Gasser, par exemple, pour le nerf trijumeau.

L'élément nerveux sensitif est donc, comme le moteur, un et continu dans tout son trajet; c'est la cellule ganglionnaire avec ses deux prolongements, l'un périphérique, l'autre central. On désigne également cet ensemble sous le nom de *neurone;* c'est le *neurone sensitif périphérique*. Seulement ce neurone sensitif diffère du neurone moteur correspondant, d'une

Neurone sensitif périphérique.

part en ce que son corps cellulaire n'est pas placé dans la moelle, mais en dehors d'elle, dans le ganglion, et, d'autre part, en ce que ce corps cellulaire (CG, fig. 343), au lieu de ne donner qu'un seul prolongement cylindre-axile, paraît en donner deux, un central et un périphérique. Nous disons qu'il *paraît* en donner deux, car, en réalité, un seul de ces prolongements a la signification morphologique et physiologique d'un prolongement cylindre-axile, l'autre représentant un prolongement de protoplasma. C'est ce que nous montrerons dans un instant (p. 825).

Connexions (contiguïté) du neurone sensitif et du neurone moteur. — En établissant l'existence de neurones *moteurs périphériques* et de neurones *sensitifs périphériques*, nous venons d'esquisser les dispositions histologiques qui sont en rapport avec les données physiologiques établies par les expériences de Magendie, à savoir que les racines antérieures des nerfs cérébro-spinaux sont motrices ou centrifuges, et les postérieures sensitives ou centripètes. Mais, nous savons de plus, d'après les données de la physiologie sur les *actes réflexes*, qu'une excitation apportée à la moelle par une racine postérieure ou sensitive peut être, par la substance grise de la moelle, réfléchie dans la racine antérieure ou motrice correspondante, de façon à produire la contraction des muscles correspondants. C'est la forme la plus simple, la plus élémentaire de l'acte réflexe. Il y a donc, dans la substance grise, des rapports quelconques entre les nerfs sensitifs qui y arrivent, et les nerfs moteurs qui en partent, et, puisque nous savons que chacun de ces ordres de nerfs fait partie d'un neurone spécial, la question de ces connexions ou rapports quelconques se réduit pour nous à chercher par quelles dispositions s'établissent des relations entre le neurone seusitif et le neurone moteur.

Actes réflexes.

Ancienne théorie dite du réseau de Gerlach. — La cellule multipolaire des cornes antérieures, laquelle est le corps cellulaire du neurone moteur (CM, fig. 358), a des prolongements de protoplasma qui se ramifient dans la substance grise; d'autres cellules nerveuses, dont nous préciserons plus tard la signifi-

Complexité des ramifications nerveuses de la *substance grise.*

cation, sont disposées dans les diverses régions de cette substance grise, et y ramifient également leurs prolongements; enfin, nous avons vu que le prolongement central du neurone sensitif arrive aussi jusque dans cette substance grise, et y forme des ramifications. Il en résulte que cette substance présente un fouillis inextricable de prolongements ramifiés de cellules nerveuses.

Ancienne conception d'un réseau de *Gerlach.*

Il y a peu de temps encore, on pensait que ces diverses fibrilles s'anastomosaient entre elles et formaient un véritable réseau; c'est ce qu'on appelait le *réseau de Gerlach;* dans la superposition multiple de ces innombrables ramifications, il semblait en effet que les fibrilles s'uniraient les unes aux autres, et que de leur continuité résulterait un réseau anastomotique; c'est dans ce réseau, par continuité de substance d'une cellule à l'autre, que se serait opéré le passage, la réflexion des excitations sensitives ou centripètes, en excitations centrifuges ou motrices.

Nouvelles conceptions. — Les conceptions à cet égard ont été singulièrement changées et, disons-le de suite, simplifiées par les études faites avec la *méthode de Golgi*[1]. A l'époque où on croyait au réseau anastomotique de Gerlach, on mettait ce réseau en évidence par la coloration au carmin ou au chlorure d'or; mais par ce procédé on colorait toutes les fibrilles du réseau, et le nombre en apparaissait si grand, si intriqué, en superpositions si multiples, qu'il était impossible de suivre un prolongement de cellule nerveuse depuis son origine jusqu'à l'extrémité de toutes ses branches, parce que celles-ci se mêlaient aussitôt d'une manière inextricable aux ramifications venues de toutes les autres cellules voisines.

Anciens procédés d'étude.

On aurait à peine osé espérer l'emploi d'un procédé de coloration qui, parmi ces nombreuses cellules, n'en aurait coloré qu'une ou deux, chacune avec tous ses prolongements, de manière que ceux-ci pussent être suivis dans toute leur étendue,

1. Golgi, *Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso,* Milan, 1886. — Ramon y Cajal, *Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux* (Trad. franc., par Azoulay, Paris, 1894). — Van Gehuchten, *Le système nerveux de l'homme.* Lierre, 1893. — J. Déjerine, *Anatomie des centres nerveux,* Paris, 1895. — Ch. Pupin, *Le neurone et les hypothèses histologiques sur son fonctionnement,* Thèse méd., Paris, 1896.

n'étant pas voilés par d'autres, si ces autres, non colorés, étaient demeurés par cela même invisibles.

Méthode de Golgi (chromate d'argent).

C'est cependant ce qu'a donné la nouvelle méthode d'investigation introduite en histologie par Golgi (1875-1885). Cette méthode consiste à imprégner les cellules nerveuses et leurs prolongements par du chromate d'argent; à cet effet, on fait macérer des fragments de masses nerveuses dans une solution de bichromate de potasse additionnée d'un peu d'acide osmique, puis on place ces fragments dans une solution de nitrate d'argent. Il se produit une réaction (précipité de chromate d'argent), qui colore en noir intense les cellules nerveuses et tous leurs prolongements; mais, par suite de conditions que nous ignorons encore, ce ne sont pas toutes les cellules nerveuses présentes sur un point donné, mais seulement quelques-unes, un très petit nombre d'entre elles qui sont ainsi colorées. Si donc on fait, sur la pièce ayant subi la manipulation susindiquée, des coupes *épaisses*, qu'on éclaircit en les montant dans le baume du Canada, on pourra distinguer très exactement tous les prolongements des quelques cellules nerveuses que le chromate d'argent aura imprégnées en noir, et les suivre jusqu'à leurs ramifications les plus ultimes, alors même que ces ramifications seraient dans des plans différents, puisque la coupe, par le fait de son *épaisseur*, comprend plusieurs plans. En multipliant ces coupes, on arrive à compléter les détails de l'une par ceux de l'autre, c'est-à-dire à trouver sur une coupe telle espèce de cellule qui n'était pas visible sur l'autre.

Précieux résultats.

Nombreuses recherches.

Ce mode de recherches a donné les plus précieux résultats entre les mains de Golgi en Italie, de Ramon y Cajal en Espagne, de Kölliker en Allemagne, de van Gehuchten en Belgique, d'Azoulay en France, etc., résultats dont nous donnerons divers exemples en étudiant les terminaisons nerveuses dans les organes des sens; pour le moment, nous avons à voir quels sont ces résultats relativement au prétendu réseau de Gerlach en général, et en particulier relativement aux rapports existant dans la substance grise entre le neurone sensitif et le neurone moteur.

Les résultats obtenus par la méthode de Golgi, surtout pour

Confirmation par la méthode d'Ehrlich (*Bleu de méthylène*).

les dispositions périphériques des éléments nerveux, ont été confirmés plus récemment grâce à un nouveau procédé d'investigation introduit par Ehrlich. En 1886, cet auteur découvrit que l'injection intra-veineuse de bleu de méthylène, chez un animal vivant, détermine la coloration exclusive des éléments nerveux, dès que, l'animal étant sacrifié, ses tissus sont exposés au contact de l'air[1]. On obtient le même résultat en plaçant des tissus tout à fait frais, c'est-à-dire qui viennent d'être enlevés à un animal, dans une solution de méthylène, et en les laissant s'y imbiber. Les préparations ainsi obtenues peuvent être rendues persistantes en les fixant par l'action de divers réactifs, et notamment par le picrate d'ammoniaque.

La méthode de Golgi, au chromate d'argent, et la méthode d'Ehrlich, au bleu de méthylène, dit avec raison van Gehuchten, constituent pour l'anatomie du système nerveux les deux découvertes techniques les plus importantes de ces dix dernières années.

Articulation des neurones par contiguïté et non par continuité. — La conclusion la plus générale résultant de l'application de la méthode de Golgi est que le réseau de Gerlach n'existe pas, en tant que représentant des anastomoses par continuité des fibrilles ou ramifications des prolongements de cellules nerveuses. Ces prolongements se dichotomisent avec une richesse de subdivision qu'on ne soupçonnait pas avant l'emploi de la méthode de Golgi (fig. 334) ; c'est un chevelu merveilleux de fines ramifications ; mais celles-ci restent toujours libres, et jamais ne s'anastomosent avec les fibrilles venues d'une cellule voisine.

Le réseau de Gerlach n'existe pas.

Le neurone, c'est-à-dire la cellule avec ses prolongements, est un tout qui demeure indépendant ; les ramifications terminales de ces prolongements arrivent au voisinage des ramifications d'un autre neurone, mais ne s'anastomosent pas, ne se continuent pas avec celles-ci ; il y a des rapports de *contiguïté, et non de continuité*. Le prétendu réseau de Gerlach est une sorte de forêt vierge dont les fourrés, en apparence impénétrables, sont formés de branches et de rameaux qui, pour être étroitement

Ramifications nerveuses avec extrémités libres, *contiguës* et non *continues* (articulations).

1. Ehrlich, *Ueber die Methylinblaureaktion der lebenden nervensubstanz* (Deutsche med. Wochenschr, 1886, n° 4).

entrelacés, n'en sont pas moins distincts, et rattachés chacun uniquement à un corps cellulaire indépendant, comme l'est le tronc de chaque arbre ou arbuste du fourré. Si donc l'excitation, l'acte de conduction passe d'un neurone à un autre, ce n'est pas, pour ainsi dire à plein canal, mais par influence à distance, à très courte distance il est vrai, du chevelu des ramifications de l'un sur le chevelu de l'autre. On exprime ces rapports en disant que les neurones *s'articulent* entre eux (et non se continuent).

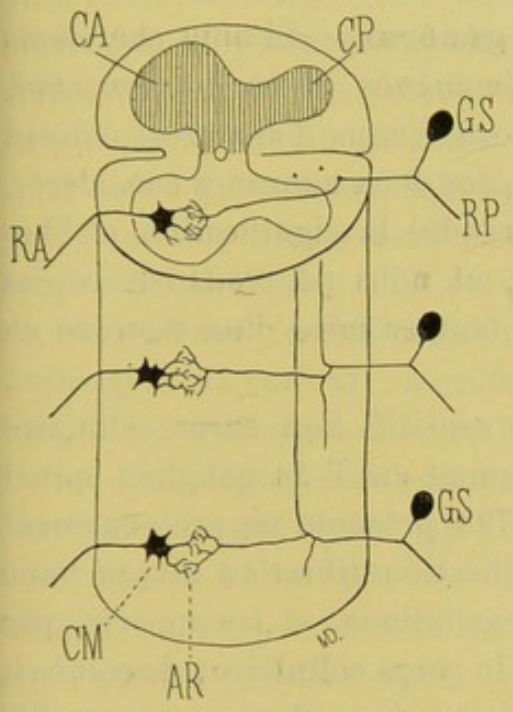


Fig. 358. — Schéma du mode d'articulation des neurones sensitifs périphériques avec les neurones moteurs périphériques, dans la substance grise de la moelle épinière.

CA. Corne antérieure de la substance grise de la moelle. — CP. Corne postérieure. — GS. Cellule nerveuse du ganglion spinal (corps cellulaire du neurone sensitif périphérique). CM. Grande cellule (radiculaire) des cornes antérieures (corps cellulaire du neurone moteur périphérique). — RA, racines antérieures, RP, racines postérieures des nerfs rachidiens. — AR, lieu d'articulation des ramifications du cylindre-axe du neurone sensitif avec les prolongements de protoplasma du neurone moteur.

Si donc nous revenons au cas particulier du neurone sensitif et du neurone moteur, les seuls que nous ayons étudiés jusqu'ici, voici ce que nous révèlent, sur leurs rapports, les préparations par la méthode de Golgi. Ces deux neurones s'articulent directement, sans interposition d'autres neurones, pour ce qui est du moins de l'acte réflexe simple et élémentaire que nous avons pour le moment en vue. Le prolongement centripète (racine postérieure), qui, du corps du neurone sensitif (cellule du ganglion rachidien, GS, fig. 358), est arrivé dans la moelle, y émet une série de ramifications qui, traversant d'arrière en avant la substance grise, viennent se terminer en arborisations *au contact* (mais sans anastomose, sans continuité de substance, en AR, fig. 358) des fines ramifications des prolongements de protoplasma de la cellule motrice des cornes antérieures (neurone moteur, CM,

Articulation directe des neurones sensitif et moteur périphériques.

fig. 358). C'est au niveau de *cette articulation* de ces deux neurones que se fait le passage de l'excitation de l'un à l'autre, c'est-à-dire la transformation de l'excitation sensitive ou centripète en excitation centrifuge ou motrice, l'acte réflexe, en un mot (*impressionum sensoriarum in motorias reflexio,* comme le définissait Prochaska).

Lieu de l'acte réflexe.

Théorie des neurones en général. — Si nous cherchons à nous rendre compte des phénomènes de conduction, qui, dans l'acte réflexe simple que nous venons d'analyser, doivent se passer dans toutes les parties des deux neurones considérés, nous arriverons à mieux comprendre la signification et l'homologie de ces deux neurones, et nous pourrons, de ce cas particulier, déduire l'idée qu'il faut se faire d'un neurone en général.

Prolongements cellulipète et cellulifuge du neurone sensitif.

Prenons d'abord le neurone sensitif. Son corps cellulaire (cellule bipolaire ou à prolongement en T du ganglion spinal GS, fig. 358, et CG fig. 343, p. 793) présente un prolongement périphérique qui va, par ses ramifications libres au niveau d'une surface sensible, recevoir des excitations, et les apporte, par une *conduction cellulipète*, vers le corps cellulaire; de celui-ci, part un prolongement central (c'est-à-dire allant vers la moelle épinière) qui, par une *conduction cellulifuge* porte cette même excitation jusque dans la corne grise antérieure de la moelle (CA, AR, fig. 358; voir aussi la fig. 360, p. 829).

Alors intervient le neurone moteur, ou cellule motrice de la corne antérieure (CM, fig. 358 et 360) ; les fines ramifications de ses prolongements de protoplasma recueillent (en AR, fig. 358) les impressions apportées à leur contact ou voisinage immédiat, et, par une *conduction cellulipète*, les amènent vers le corps cellulaire (CM); de celui-ci les excitations passent dans le prolongement cylindre-axile ou de Deiters (RA, fig. 358; A, B, C, D, fig. 343, p. 795), et, par *conduction cellulifuge*, sont transmises jusqu'au muscle dont elles provoquent la contraction.

Mêmes prolongements pour le neurone moteur.

Prolongement cellulipète et prolongement cellulifuge. — Nous voyons donc que, au point de vue fonctionnel, chaque neurone a deux ordres de prolongement : le ou les prolongements cel-

lulipètes et le prolongement cellulifuge; le corps cellulaire est interposé entre ces deux ordres de conducteurs. — Pour le neurone moteur, le prolongement cellulipète est représenté par les prolongements dits de protoplasma (p. 776) et le cellulifuge par le prolongement cylindre-axile ou de Deiters. — Mais pour le neurone sensitif, si on se reporte à l'étude qui en a été faite dans tout ce qui précède, on voit que son prolongement cellulipète, comme son prolongement cellulifuge seraient représentés par des prolongements cylindre-axiles (p. 795 et 819).

Différence apparente entre ces deux neurones,

Mais en ayant égard à la signification fonctionnelle, on voit aussi que le prolongement périphérique ou cellulipète du neurone sensitif (C, fig. 359) est l'homologue des prolongements de protoplasma (cellulipètes) du neurone moteur, et que son prolongement central ou cellulifuge est l'homologue du prolongement cylindre-axile (cellulifuge) du neurone moteur. Or ces homologies sont exactes non seulement au point de vue fonctionnel, mais encore au point de vue morphologique pur. Ceci revient à dire que des deux prolongements du neurone sensitif, un seul, le central ou cellulifuge, mérite d'être appelé *prolongement cylindre-axile;* l'autre, le périphérique ou cellulipète, est, en dépit des apparences, un *prolongement de protoplasma.* C'est ce qu'il est facile de démontrer, par les faits empruntés soit à l'histologie des animaux inférieurs (fig. 339, p. 785), soit à l'histologie, chez les mammifères, de nerfs sensitifs autres que ceux des racines spinales (fig. 359).

Et cependant homologie très étroite.

Les vers possèdent une chaîne ganglionnaire axiale qui est l'homologue de l'axe médullaire des vertébrés; elle contient le corps cellulaire du neurone moteur, lequel est disposé à peu près comme celui des vertébrés; le neurone sensitif, au contraire, a son corps cellulaire non dans cette chaîne ganglionnaire, mais loin d'elle, tout à fait à la périphérie (B, fig. 359), au dessous des cellules ectodermiques dont il dérive (ci-dessus p. 785, fig. 339 B) : à ce corps de forme bipolaire, appartiennent d'une part de courts prolongements qui se ramifient entre les cellules de l'épiderme, reçoivent les impressions extérieures, et les amènent, par conduction cellulipète, vers le corps du neurone, et d'autre part un très long prolongement qui,

Cas du neurone sensitif des vers.

par conduction cellulifuge, va conduire ces excitations vers les ganglions axiaux, vers les neurones moteurs; les premiers prolongements sont donc bien, et physiologiquement et morphologiquement, des prolongements de protoplasma; le second seul représente un prolongement cylindre-axile.

Cas du neurone auditif.

Chez les vertébrés, certains nerfs de sensibilité nous présentent des dispositions non moins significatives. Ainsi le nerf acoustique présente un ganglion, homologue du ganglion rachidien des nerfs spinaux; mais au lieu d'être situé au niveau de l'émergence du nerf, sur sa portion radiculaire, ce ganglion (ganglion de Corti, ganglion de Scarpa) est placé tout près des terminaisons du nerf dans l'oreille interne (schéma B, fig. 359). Ses cellules sont bipolaires, et, des deux prolongements de chaque cellule de ce ganglion, l'un périphérique, à conduction cellulipète, est relativement court, ramifié presque dès son origine, et nous apparaît ainsi avec des caractères qui le rendent identique à un prolongement de protoplasma, tandis que l'autre, dirigé vers les centres (le bulbe rachidien), à conduction cellulifuge, est long, demeure indivis sur tout son trajet depuis le ganglion jusqu'au bulbe, et par suite présente seul les dispositions caractéristiques d'un prolongement cylindre-axile.

Cas du neurone olfactif.

Mais ce n'est pas tout : chez les vertébrés, le neurone sensitif des fibres nerveuses olfactives (A, fig. 359) est situé au milieu même de l'épithélium de la muqueuse olfactive. Son prolongement périphérique, très court, s'insinue entre ces cellules pour arriver jusqu'à la surface; il est cellulipète; il ne saurait être considéré autrement que comme un prolongement de protoplasma. Son prolongement central, qui va gagner, en conduction cellulifuge, le bulbe olfactif, est long et cette fois mérite bien seul le nom de prolongement cylindre-axile.

Nous voyons donc, par ces exemples, que si le corps cellulaire du neurone moteur a une situation fixe dans la substance grise centrale, avec des prolongements de protoplasma ou cellulipètes toujours relativement courts et un prolongement cylindre-axile ou cellulifuge extrêmement long, au contraire le corps du neurone sensitif, toujours placé en dehors de l'axe

cérébro-spinal, peut affecter des situations très diverses, tantôt tout près de cet axe (ganglions spinaux, schéma C, fig. 359), tantôt assez loin de lui (ganglions acoustiques, B, fig. 359, et neurone sensitif des vers), tantôt extrêmement loin de lui, au-dessous ou au milieu des épithéliums des surfaces sensibles (A, fig. 359, neurone sensitif de l'olfaction), de sorte que la longueur relative de ses deux prolongements est très variable, et que, par exemple, son prolongement cellulipète peut arriver à

Le corps du neurone sensitif peut occuper des places très diverses.

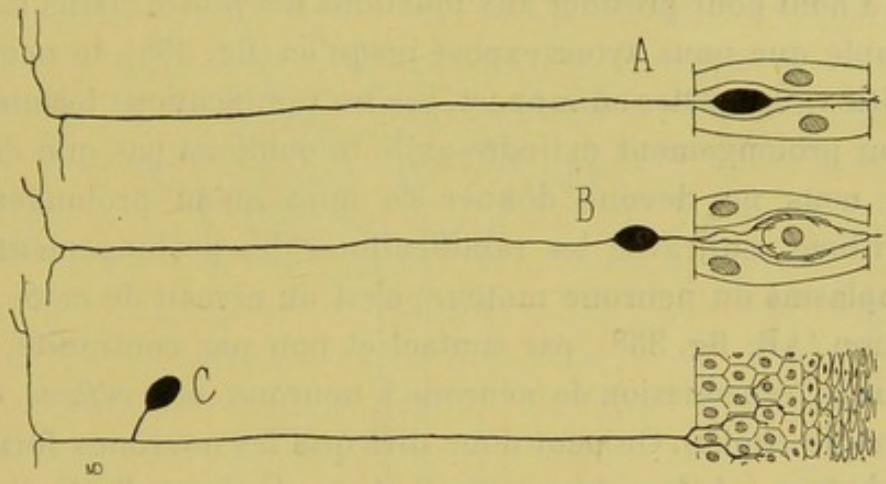


Fig. 359. — Schéma des variétés du neurone sensitif, quant à sa forme et quant à la place occupée par son corps cellulaire (comparer avec la fig. 339, p. 785).

A. Le neurone de la sensibilité olfactive ; son corps cellulaire est au milieu de l'épithélium. — B. Le neurone de la sensibilité acoustique ; son corps cellulaire est placé dans le voisinage de l'épithélium (ce schéma B représente également les dispositions du neurone sensitif des vers ; voir le texte). — C. Le neurone de la sensibilité générale (racines postérieures des nerfs rachidiens) ; son corps cellulaire est très loin des surfaces sensibles épithéliales, et très près du centre nerveux ; ce corps cellulaire affecte, chez les mammifères, la forme de cellule unipolaire, à prolongement en T.

présenter une longueur égale et même supérieure à celle de son prolongement cellulifuge (fig. 359). Mais il n'en reste pas moins évident que l'un de ces prolongements, le cellulipète, est homologue des prolongements de protoplasma du neurone moteur, et que l'autre, le cellulifuge, est l'homologue du prolongement cylindre-axile.

Définition très générale du neurone.

On arrive donc à définir le neurone en général, qu'il soit moteur ou sensitif, de la manière suivante : une cellule nerveuse avec un ou des prolongements cellulipètes, et un prolongement cellulifuge ; le ou les prolongements cellulipètes sont dits, quelles que soient et leur longueur et leurs dispositions,

prolongements de protoplasma; le prolongement cellulifuge est dit *prolongement cylindre-axile*. Quant au fait que le prolongement de protoplasma est simple ou multiple, cela résulte simplement de sa longueur; si ce prolongement est long, il ne se ramifie que vers son extrémité terminale, il est simple, unique à son origine; si, au contraire, il est court, il se ramifie dès son origine, il peut partir de la cellule sous la forme de plusieurs prolongements distincts; il est multiple (fig. 359, et fig. 339).

Les neurones sont associés bout à bout.

Chaînes de neurones. — Les neurones sont associés bout à bout pour présider aux fonctions nerveuses. Dans le seul exemple que nous ayons exposé jusqu'ici (fig. 358), le neurone sensitif va se mettre en rapport, par les ramifications terminales de son prolongement cylindre-axile (n'oublions pas que désormais nous ne devons donner ce nom qu'au prolongement cellulifuge seul) avec les ramifications des prolongements de protoplasma du neurone moteur; c'est au niveau de cette articulation (AR, fig. 358), par contact et non par continuité, que se fait la transmission de neurone à neurone (*acte réflexe*, dans l'exemple choisi). On peut donc dire que les neurones forment

Chaînes de neurones.

des chaînes (*chaînes de neurones*) et que toujours l'articulation de deux éléments de la chaîne se fait entre le prolongement cylindre-axile (cellulifuge) de l'un, et le prolongement de protoplasma (cellulipète) de l'autre.

La chaîne de l'acte réflexe est la plus simple.

Chaîne de l'arc réflexe. — Jusqu'à présent nous n'avons vu qu'une chaîne très simple, composée de deux neurones seulement (fig. 358 et 360), le sensitif périphérique (cellule du ganglion spinal, GS) et le moteur périphérique (cellule motrice de la corne antérieure, CM); cette chaîne représente l'arc réflexe simple (articulation en AR_1, fig. 360). Mais l'enchaînement des neurones peut présenter un bien plus grand nombre d'éléments. Ainsi une impression, qui provoque dans la moelle un réflexe simple, peut aussi être conduite jusqu'au cerveau et être l'origine d'un mouvement volontaire. Indiquer dès maintenant la chaîne de neurones qui effectue ces actes complexes, ce sera donner l'idée la plus générale des connexions des éléments nerveux entre eux, d'une manière schématique sans doute, mais qui, pour répondre à la réalité, n'aura qu'à être

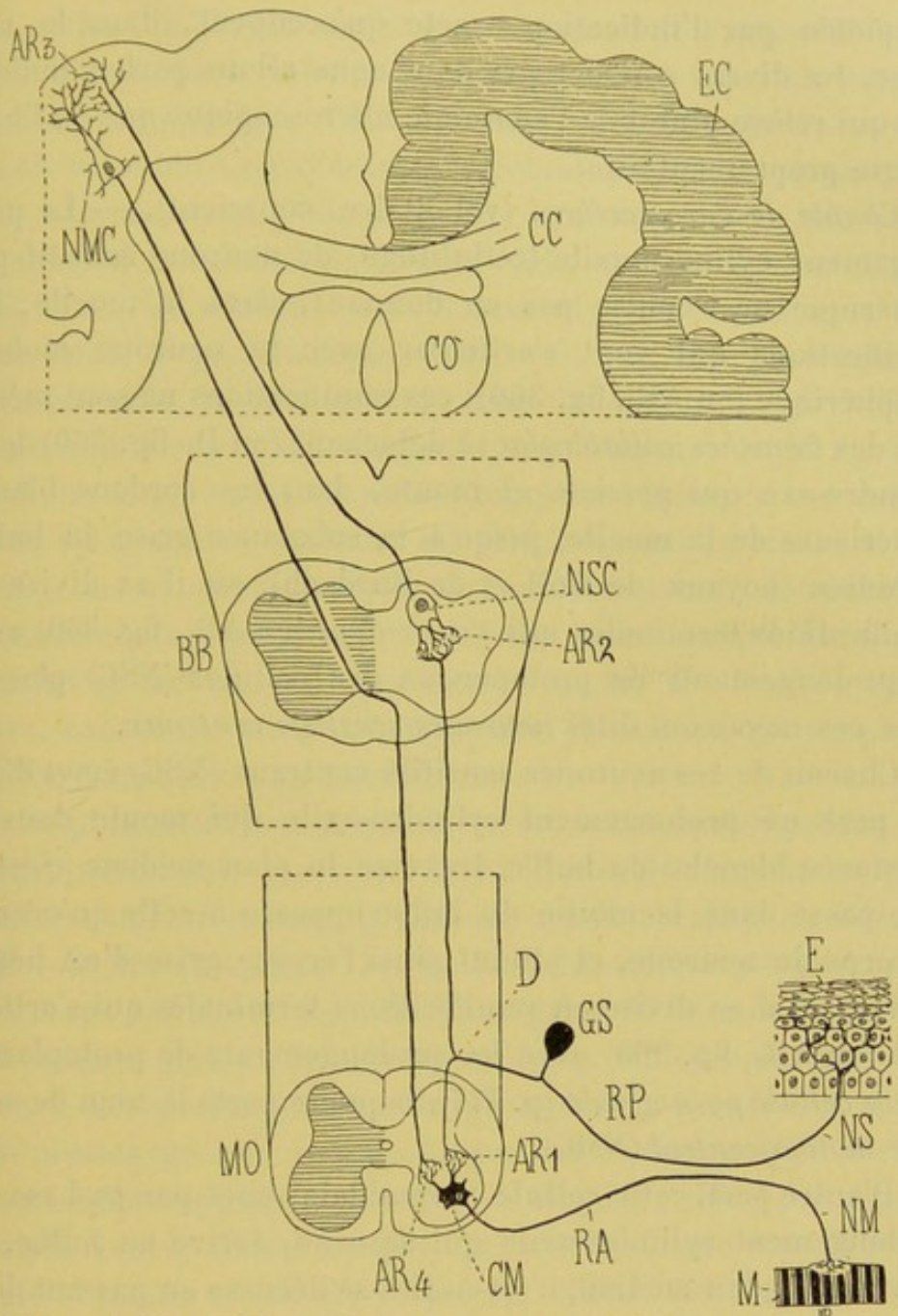


Fig. 360. — Schéma de l'arc réflexe (comparer avec la fig. 358, p. 823) et de l'arc cérébral ; les neurones périphériques (sensitif et moteur) sont en noir ; les neurones centraux (sensitif et moteur) sont en blanc (simple contour).

E. Surface épithéliale sensible. — NS. Nerf de sensibilité. — RP. Racine postérieure des nerfs rachidiens ou spinaux. — GS. Cellule de ganglion spinal (corps du neurone sensitif périphérique). — D. Lieu où le prolongement cylindre-axe de ce neurone émet la collatérale allant s'articuler (en AR^1) avec le neurone moteur périphérique (CM), d'où part le cylindre-axe qui fait partie d'une racine antérieure (RA), c'est-à-dire qui va, comme nerf moteur (NM), à un muscle (M). — Tout cet ensemble constitue l'arc nerveux réflexe.

NSC. Neurone sensitif central. — AR^2. Articulation de ses prolongements de protoplasma avec les ramifications terminales du cylindre-axe du neurone sensitif périphérique. — NMC. Neurone moteur central (cellule pyramidale). — AR^3. Articulation de ses prolongements de protoplasma avec les ramifications terminales du cylindre-axe du neurone sensitif central. — AR^4 (dans la moelle, MO). Articulation des ramifications terminales du cylindre-axe du neurone moteur central avec le moteur périphérique. — Tout cet ensemble constitue l'arc cérébral.

MO. Moelle épinière. — BB. Région du bulbe rachidien. — EC. Écorce grise des hémisphères cérébraux. — CO. Couches optiques. — CC. Corps calleux.

complétée par l'indication exacte qu'occupent, dans le névraxe, les divers conducteurs dont nous allons parler, indication qui relève plutôt de l'anatomie microscopique que de l'histologie proprement dite.

Chaîne de l'arc cérébral (volontaire, conscient). — Le prolongement cylindre-axile (cellulifuge) de neurone sensitif périphérique ne s'épuise pas en donnant, dans la moelle, les ramifications qui vont s'articuler avec le neurone moteur périphérique (en AR_1, fig. 360) ; ces ramifications ne sont même que des *branches collatérales* se détachant (en D, fig. 360) de ce cylindre-axe qui persiste et monte, dans les cordons blancs postérieurs de la moelle, jusqu'à la substance grise du bulbe rachidien (noyaux de Goll et de Burdach), où il se divise en ramifications terminales qui *s'articulent* (en AR_2, fig. 360) avec les prolongements de protoplasma des cellules (NSC) placées dans ces noyaux et dites ***neurones sensitifs centraux***.

Neurone sensitif *central.*

Chacun de ces neurones sensitifs centraux (NSC) émet d'autre part un prolongement cylindre-axile qui monte dans la substance blanche du bulbe, traverse le plan médian, c'est-à-dire passe dans la moitié du bulbe opposée à celle qu'occupe le corps du neurone, et atteint ainsi l'écorce grise d'un hémisphère, où il se divise en ramifications terminales qui s'articulent (en AR_3, fig. 360) avec les prolongements de protoplasma d'une *cellule pyramidale* (p. 777), laquelle porte le nom de *neurone moteur central* (NMC).

Neurone moteur *central.*

D'autre part, cette cellule pyramidale émet par sa base un prolongement cylindre-axile qui descend, arrive au bulbe, en traverse le plan médian, c'est-à-dire se décusse en passant dans la moitié du bulbe opposée à l'hémisphère cérébral où est situé le corps du neurone (cellule pyramidale), puis descend dans les cordons blancs de la moelle pour gagner, à un niveau variable, la corne grise antérieure, où il se divise en ramifications terminales s'articulant (en AR_4) avec les prolongements de protoplasma d'une grande cellule de cette corne, c'est-à-dire d'un neurone moteur périphérique (CM, fig. 360).

Nous voyons donc que si l'excitation, portée sur une surface sensible (E, fig. 360), peut, pour produire un réflexe sim-

ple, suivre la chaîne composée seulement de l'articulation (en AR_1) d'un neurone sensitif périphérique (GS) avec un neurone moteur périphérique (CM), elle doit, pour amener un mouvement volontaire ou d'origine cérébrale, suivre la chaîne bien plus complexe composée de quatre neurones successifs, savoir : le neurone sensitif périphérique (GS), le neurone sensitif central (NSC), le neurone moteur central (NMC) et enfin le neurone moteur périphérique (CM), qui, par son prolongement cylindre-axile la transmettra, dans le cas de simple réflexe, comme dans celui d'acte cérébral, jusqu'à un muscle (M, fig. 360). — Nous comprenons en même temps la valeur de ces expressions de neurones centraux ou périphériques (moteurs et sensitifs) ; les neurones centraux, sensitif et moteur, forment une seconde chaîne, greffée sur celle des neurones périphériques, sensitif et moteur, et représentent un *arc cérébral* (ou volontaire, conscient) qui est comme une dérivation du simple *arc réflexe* (médullaire ou inconscient).

Chaîne de quatre neurones.

L'arc cérébral est une dérivation de l'arc réflexe.

De plus, nous voyons que les neurones périphériques et centraux présentent, par leurs dispositions, des caractères qu'on peut considérer comme généraux, ayant la valeur de lois. Ces lois sont les suivantes : — Le *neurone moteur périphérique* a son corps cellulaire dans la corne grise de la moelle ou dans des masses grises équivalentes (noyaux moteurs des nerfs craniens) ; ses prolongements de protoplasma ne sortent pas de ces masses grises ; son prolongement cylindre-axile sort de l'axe cérébro-spinal pour aller se terminer dans des organes périphériques ; toutes les parties de ce neurone sont dans une seule et même moitié du corps (fig. 358 et 360). — Le *neurone moteur central* a son corps cellulaire dans l'écorce grise d'un hémisphère ; ses prolongements de protoplasma ne sortent pas de cette écorce ; son prolongement cylindre-axile en sort, et va, par un trajet descendant, à des noyaux moteurs situés dans la moitié opposée de l'axe cérébro-spinal ; la voie motrice centrale est donc croisée (fig. 360). — Le *neurone sensitif périphérique* a son corps cellulaire en dehors de l'axe cérébro-spinal ; son prolongement de protoplasma est plus ou moins long (fig. 359), toujours situé en dehors de l'axe cérébro-spinal, et

Lois des neurones.

en apparence semblable à un prolongement cylindre-axile; son prolongement cylindre-axile, de longueur variable (fig. 359), va se ramifier par des collatérales au contact du neurone moteur périphérique (fig. 358), et par ses fibrilles terminales au contact du neurone sensitif central (fig. 360); toutes ces parties restent dans la même moitié du corps que celle où est situé le corps cellulaire. — Le *neurone sensitif central* a son corps cellulaire dans la substance grise du bulbe; ses prolongements de protoplasma restent confinés dans cette substance grise; son prolongement cylindre-axile sort de cette substance, et, par un trajet ascendant, va dans l'écorce grise de l'hémisphère cérébral du côté opposé; la voie sensitive centrale est donc croisée, comme la voie motrice centrale (fig. 360).

Voies centrales croisées.

Divers neurones. — La substance grise des centres nerveux renferme encore d'autres cellules nerveuses que celles appartenant aux neurones moteurs périphériques et centraux, ou aux neurones sensitifs centraux. Ces cellules représentent des *neurones d'association*, qui établissent des relations entre les divers étages de la moelle, entre les diverses régions de la substance grise corticale des hémisphères, et enfin entre toutes les parties médullaires et cérébrales d'une part, et d'autre part le cervelet. Nous en parlerons plus loin avec quelques détails (voir le chapitre XLI); pour le moment nous dirons seulement que ces neurones ont tous des prolongements protoplasmiques ou cellulipètes, par lesquels ils reçoivent des excitations, et un prolongement cellulifuge ou cylindre-axile, par lequel ils les transmettent. — Les premiers prolongements sont en général confinés dans la substance grise, où est placé le corps cellulaire, et *articulés* avec des ramifications terminales de branches collatérales des cylindre-axes des divers neurones sensitifs et moteurs périphériques ou centraux. — Le second prolongement, ou cylindre-axe, est de longueur variable; s'il est court, il ne sort pas de la substance grise, et se termine presque aussitôt en se ramifiant au voisinage de prolongements de protoplasma de neurones moteurs périphériques ou centraux; s'il est long, il sort de la substance grise, prend part à la constitution des cordons blancs des centres, et va établir des relations à longue

Neurones d'association.

Articulations de leurs prolongements.

distance entre divers neurones : ces neurones d'association en s'articulant entre eux peuvent former des *chaînes d'association* plus ou moins complexes (p. 865).

Chaînes d'association.

Les cellules nerveuses des *ganglions du sympathique* sont des neurones semblables à ceux du système cérébro-spinal (fig. 361). On avait cru d'abord que tous les prolongements de ces cellules se continueraient avec des fibres de Remak. Les recherches de Kölliker et de Cajal, par l'emploi de la méthode de Golgi, montrent que ces cellules (A, B, fig. 361) n'ont chacune qu'un seul prolongement cylindre-axile, qui devient fibre de Remak, et un grand nombre de prolongements de protoplasma (E. F), qui se terminent librement dans l'épaisseur même de chaque ganglion, et s'articulent avec les arborisations terminales (H, fig. 361) de fibres nerveuses venues soit de la moelle épinière (*rami communicantes*), soit d'un autre ganglion de la chaîne sympathique. Le sympathique est donc aussi formé par des *chaînes de neurones*.

Neurones ganglionnaires.

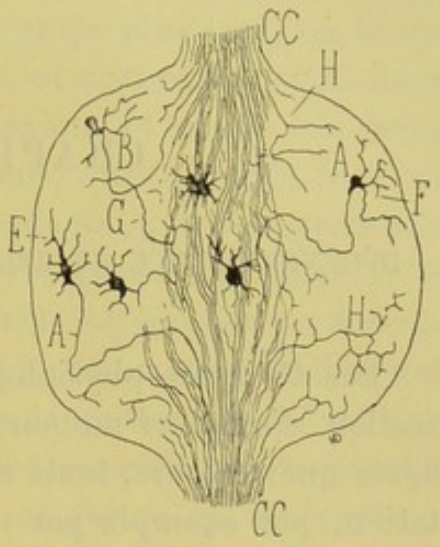


Fig. 361. — Neurones d'un ganglion thoracique du sympathique (embryon de poulet, d'après Cajal).

CC, CC. Cordon longitudinal du grand sympathique, sur le trajet duquel est interposé le ganglion. — A, A. Cellules sympathiques dont le prolongement cylindre-axe va dans ce cordon longitudinal. — B. Autre cellule du même genre, mais moins volumineuse. — E, F. Prolongements protoplasmiques des cellules sympathiques. — G. Collatérales des fibres du cordon longitudinal. — H. Fibres nerveuses à terminaisons libres dans le ganglion.

Nous arrêterons ici, pour le moment, ces considérations générales sur les neurones et leur association en chaînes; cette question sera reprise au chapitre XLI. Mais nous devons revenir sur le neurone pris à part, pour en compléter la morphologie et la physiologie générale. N'oublions pas en effet que notre point de départ a été l'étude de la cellule nerveuse, puis celle de la fibre nerveuse. Or, nous venons de dire que la fibre nerveuse n'existe pas en tant que partie indépendante; elle est toujours une émanation de la cellule nerveuse, et forme avec celle-ci une unité, le neurone. Ceci doit nous amener à recher-

cher ce qu'il advient d'un tel prolongement lorsqu'il est sectionné, c'est-à-dire séparé de la cellule dont il émane. Nous allons donc rapidement exposer l'étude histologique de la *dégénérescence et de la régénération des nerfs sectionnés*. En nous faisant reconnaître que le corps cellulaire du neurone est un *centre trophique*, cette étude nous conduira à rechercher ce qui doit être considéré comme *centre fonctionnel*.

Solidarité de la fibre nerveuse avec la cellule nerveuse dont elle émane.

CHAPITRE XXXVIII

DÉGÉNERESCENCE ET RÉGÉNÉRATION DES NERFS SECTIONNÉS

Dès 1841, les physiologistes (Longet) ont établi que, après section d'un nerf moteur, son bout périphérique perd, déjà après quatre jours, toute excitabilité, c'est-à-dire que son excitation, par exemple par un courant électrique, ne provoque plus la contraction du muscle auquel il se distribue, alors que cependant ce muscle lui-même est encore directement excitable par ce même courant électrique appliqué sur lui. Les recherches de Aug. Waller, en 1852, montrèrent que si le nerf moteur n'est plus excitable c'est qu'il a subi une dégénérescence particulière (*dégénérescence wallérienne*) et que tous les nerfs, sensitifs ou moteurs, présentent ce processus dégénératif après qu'ils ont été *séparés de leurs centres*. — Puis on constata que, après un intervalle variable, mais toujours long (plusieurs mois), le nerf peut de nouveau se montrer excitable et doué de toutes ses propriétés physiologiques; il y a donc eu *régénération*.

Un nerf moteur séparé des centres perd ses propriétés.

C'est qu'il dégénère.

Avant d'entrer dans l'analyse des processus histologiques de dégénérescence et de régénération, disons de suite que ces phénomènes se conçoivent parfaitement *a priori*, de par les rapports ou connexions des fibres nerveuses avec les centres (avec les cellules nerveuses), et c'est pour cela que nous les exposons ici et pas ailleurs. En effet, les fibres nerveuses émanent de ces cellules, comme les branches d'un arbre en espalier émanent du tronc de cet arbre. — Qu'on coupe une de ce

Dégénérescence conçue *a priori*.

branches, elle se flétrira et mourra (*dégénérescence*); mais au bout d'une année ou deux une branche normale se retrouvera à la place de celle qui avait péri; ce ne sera pas celle-ci restaurée et ayant repris ses connexions, ce sera une nouvelle pousse émanée du tronc et ayant pris la place de l'ancienne (*régénération*). — De même, les recherches expérimentales montrent que toute fibre nerveuse séparée de sa cellule originelle périt fatalement; et si, longtemps plus tard, on trouve que le nerf a recouvré ses propriétés, ce n'est pas que l'ancienne fibre dégénérée ait repris ses connexions et se soit elle-même régénérée; c'est que, nous le verrons, une nouvelle fibre est née de la cellule nerveuse correspondante, a poussé graduellement vers la périphérie, et est venue prendre la place et les fonctions de l'ancienne fibre. Le terme *régénération* a donc pu s'employer en parlant de l'ensemble du nerf ou cordon nerveux de l'anatomie descriptive, car ce cordon, formé de nouvelles fibres, occupe la même place et semble être toujours le même; mais nous allons voir que ce terme est impropre en parlant de la fibre nerveuse elle-même, c'est-à-dire de sa partie essentielle le cylindre-axe; pour celui-ci ce n'est pas une régénération, mais une production nouvelle qui a lieu.

Ce qu'il faut entendre par régénération.

Il est vrai que les chirurgiens ont observé divers cas dans lesquels, après section accidentelle du nerf médian, par exemple, chez l'homme, l'affrontement exact et la suture des deux bouts avait paru donner un rétablissement immédiat des fonctions, une restauration pour ainsi dire instantanée du bout périphérique, comme si, dans l'arbre en espalier pris ci-dessus comme comparaison, on réunissait par greffe la branche coupée et que cette greffe réussît à empêcher la mort de la partie séparée, mais aussitôt ressoudée. On a donc parlé, chez l'homme, de réunion immédiate et de restauration immédiate des nerfs. Mais ces observations n'ont jamais été faites dans des conditions qui autorisent à coup sûr une pareille interprétation, et elles peuvent en recevoir d'autres, pour lesquelles nous renvoyons aux traités de physiologie (sensibilité récurrente, suppléances nerveuses, etc.). — Nous dirons seulement que jamais, dans les recherches expérimentales, sur les animaux, on n'a observé

Question douteuse d'une *restauration* immédiate.

Précision des faits expérimentaux.

une réunion et restauration immédiate : il y a toujours dégénérescence des fibres du bout périphérique du nerf coupé, et le rétablissement de la fonction ne se fait que par végétation des fibres du bout central.

Nous bornant à l'analyse histologique de ces faits, nous avons donc à étudier : la dégénérescence, la régénération des fibres nerveuses, et enfin, comme notion générale et résultante, le *rôle trophique* de la cellule nerveuse (corps cellulaire du neurone).

Dégénérescence des nerfs sectionnés.— C'est surtout sur les fibres nerveuses à myéline qu'on a étudié la dégénérescence du bout périphérique d'un nerf sectionné. *A priori*, et cette vue est confirmée par l'analyse des faits, c'est le cylindre-axe qui doit être frappé de mort, dans ce bout périphérique, puisqu'il est séparé de la cellule dont il fait partie ; mais ce cylindre-axe joue alors, dans les segments interannulaires qu'il traverse, le rôle de corps étranger, et détermine une irritation qui se traduit par un travail de prolifération de la cellule du segment interannulaire ; ce sont ces modifications des gaines du cylindre-axe qui ont frappé tout d'abord les yeux des histologistes, de sorte que longtemps on a décrit, comme phénomène essentiel de la dégénérescence, la *segmentation de la myéline*. Nous connaissons aujourd'hui, grâce aux recherches de Ranvier, la filiation exacte de ces phénomènes et nous savons que cette segmentation de la myéline, tout en étant la modification la plus frappante qu'on observe, n'est cependant qu'un processus secondaire, sinon accessoire. Voici en effet comment se déroulent, jour par jour, les phénomènes qui se passent dans le bout périphérique du nerf sectionné, en prenant le lapin pour exemple[1].

Complexité du processus.

Son interprétation.

Déjà au bout de *vingt-quatre heures*, on remarque que le noyau du segment interannulaire est gonflé, avec un nucléole plus brillant ; que le protoplasma qui l'entoure a également un peu augmenté de masse et se creuse, à la surface de la gaine de myéline, une loge un peu plus profonde qu'à l'état normal. Après quarante-huit heures, ce protoplasma est très nettement accru ; il

Hypertrophie du protoplasma.

1. L. Ranvier, *Leçons sur l'histologie du système nerveux*. Paris, 1878.

forme, sur toute la face interne de la membrane de Schwann, une lame continue facile à suivre sur toute son étendue. Au niveau du noyau, la masse de protoplasma est telle qu'elle déprime fortement la gaine de myéline, l'entame et arrive jusqu'au contact du cylindre-axe. — Du *troisième au huitième jour*, semblable hypertrophie du protoplasma se produit au niveau de chaque incisure de Lantermann (p. 803) et là aussi le protoplasma coupe le manchon de myéline et arrive jusqu'au contact du cylindre-axe; le cylindre-axe est bientôt entamé lui-même et coupé par ces poussées du protoplasma.

Segmentation de la myéline, fragmentation du cylindre-axe, prolifération nucléaire.

Il en résulte que, au *huitième jour* (chez le lapin), la myéline est débitée en boules de volumes inégaux (*segmentation de la myéline*) et que le cylindre-axe est réduit en fragments qui se rétractent et prennent une disposition ondulée. Mais en même temps s'est produite une division du noyau, puis des noyaux résultants; le protoplasma, qui reste indivis, se trouve bientôt parsemé de jeunes noyaux; la cellule segment interannulaire est devenue une *cellule à noyaux multiples*, ainsi que le fait tout d'abord la cellule adipeuse soumise à une influence inflammatoire (p. 415). De même que dans cette cellule adipeuse la graisse est peu à peu résorbée, de même dans le segment interannulaire, la myéline, d'abord fragmentée, puis réduite en gouttelettes de plus en plus fines, disparaît peu à peu, transformée et utilisée par le protoplasma hypertrophié. — Du reste, Ranvier a constaté que, à cette phase du processus, toutes les masses protoplasmiques voisines de la fibre nerveuse, cellules lymphatiques, cellules conjonctives, cellules endothéliales des vaisseaux, cellules de la gaine lamelleuse (p. 849) présentent, aussi bien que le protoplasma du segment interannulaire, une infiltration granulo-graisseuse, qui est sans doute le résultat d'une digestion de la myéline et d'une absorption de la graisse de cette substance à l'état de savon soluble.

Résorption de la myéline.

Après le *dixième jour*, ce processus a atteint à peu près sa période d'état, et il ne reste plus, comme représentant les fibres nerveuses dans le bout périphérique, que des gaines de Schwann, non pas vides, comme on l'avait prétendu, mais contenant une masse de protoplasma riche en noyaux et en granulations grais-

Conservation de la gaine de Schwann.

seuses, et parfois, çà et là, encore quelques groupes ovoïdes de boules de myéline.

Cependant le protoplasma ayant absorbé tout ce qui pouvait lui servir de pâture (cylindre-axe et myéline) cesse de s'accroître, commence même à s'atrophier, et, vers le *trentième jour* après la section, on ne trouve plus que des gaines de Schwann semées de noyaux qu'entoure un protoplasma d'aspect desséché (Ranvier). Ces modifications s'étendent sur toute la longueur du segment périphérique, depuis le niveau de la section jusqu'aux dernières terminaisons périphériques du nerf et de ses rameaux. Sur les ramifications périphériques, lesquelles sont dépourvues de myéline, le processus dégénératif consiste simplement en une prolifération des noyaux et une hypertrophie du protoplasma qui double la membrane de Schwann, protoplasma qui coupe et détruit le cylindre-axe. Il en est de même pour les fibres de Remak, et ceci confirme bien l'interprétation donnée des parties constituantes de ces fibres (p. 815); leurs noyaux se divisent et tout marche comme-ci-dessus.

Avec nombreux noyaux inclus.

Régénération. — Pendant que dégénère le bout périphérique, le bout central est demeuré à peu près intact; le cylindre-axe est conservé dans toutes les fibres jusqu'au niveau de la section, excepté dans quelques-unes d'entre elles où, sous l'influence des cellules migratrices, il est détruit dans le voisinage immédiat de la plaie. Il est probable, dit Ranvier, que les parties de cylindre-axe qui sont ainsi rongées par les cellules lymphatiques sont celles qui ont été soumises à un certain degré de traumatisme lors de la section.

État intact du bout central.

Mais dès les deux ou trois premiers jours après la section, les cylindres-axes intacts du bout central se gonflent légèrement, s'hypertrophient, c'est-à-dire forment un *cône d'accroissement* (p. 784) semblable à celui qui préside à l'extension vers la périphérie des cylindres-axes chez l'embryon. En effet, ces extrémités renflées vont être le point de départ d'une *végétation cylindre-axile*. Souvent, à cet effet, le cône d'accroissement se fend longitudinalement, se bifurque et donne naissance à deux nouveaux cylindres-axes qui s'étendent en s'allongeant vers la périphérie.

Végétation du cylindre-axe (*cône d'accroissement*).

Segment intermédiaire.

Comme après section du nerf les deux bouts se rétractent, s'éloignent toujours plus ou moins l'un de l'autre, il y a, entre le bout central intact donnant naissance à des expansions cylindre-axiles et le bout périphérique dégénéré, un espace que doivent franchir ces expansions ou végétations nouvelles. Il se forme alors, entre les deux bouts, un *segment intermédiaire*, cicatriciel, dans lequel on trouve des cylindres-axes nus, sans myéline, mais autour desquels les jeunes cellules de tissu conjonctif forment des *cellules de Vignal* (p. 809), lesquelles évolueront ultérieurement en cellules-segments interannulaires, pour transformer en fibres à myéline ces cylindres-axes du segment intermédiaire. — Enfin, après avoir franchi cet espace, les cylindres-axes en voie de végétation par expansion périphérique, atteignent le bout dégénéré. Là ils s'insinuent entre les vieilles gaines de Schwann, et même le plus souvent pénètrent en elles, et les prennent comme guides pour arriver jusque tout à la périphérie. Ces cylindres-axes nouveaux, en rapport avec les vieilles gaines de Schwann, c'est-à-dire avec les anciens segments interannulaires, semblent exercer sur ceux-ci une sorte d'influence régulatrice par laquelle ils les ramènent à leur état primitif, c'est-à-dire arrivent à se constituer les gaines successives (myéline et membrane de Schwann) qui, dans une fibre à myéline normale, entourent le cylindre-axe.

Entrée des jeunes cylindres-axes dans les vieilles gaines de Schwann.

Nous voudrions pouvoir insister sur la série de ces derniers processus; mais cela nous entraînerait trop loin, d'autant qu'il y a là encore quelques faits qui exigent de nouvelles recherches et dont l'interprétation demanderait de trop longues discussions. Disons seulement que, d'après les importantes recherches de Vanlair[1] sur ces questions, cette régénération, cette végétation par expansion périphérique du cylindre-axe se fait avec une vitesse moyenne de un millimètre par jour, lorsque les jeunes cylindres-axes sont arrivés dans les vieilles gaines de Schwann qui leur servent de guides; mais elle marche bien moins vite,

Vitesse de cette régénération.

1. C. Vanlair, *Déterminations chronométriques relatives à la régénération des nerfs* (Arch. de Biologie de van Beneden, 1893, t, XXIII). — *Suture nerveuse et restauration fonctionnelle* (Revue Scientifique, 4 août 1894).

au début surtout, pour franchir l'espace qui résulte de l'écartement des deux bouts du nerf (segment intermédiaire).

L'essentiel est que les jeunes cylindres-axes atteignent le bout périphérique.

Il semble que le principal obstacle à la régénération, ce qui la retarde le plus, c'est la difficulté qu'éprouvent les cylindres-axes dans leur trajet à travers le tissu cicatriciel étendu entre ces deux bouts, et le manque de dispositions pour les guider sûrement vers le bout périphérique. C'est pourquoi toutes les interventions opératoires qui rapprochent ces deux bouts (suture au contact) ou qui établissent entre eux des connexions capables de former des voies conductrices, hâtent et assurent la régénération : on obtient ce résultat par l'interposition de drains en osséine (les cylindres-axes suivent les canaux de Havers), par la transplantation d'un fragment de nerf (il dégénère, mais ses gaines de Schwann servent de guides à la végétation cylindre-axile du bout central), ou simplement par la suture à distance, les fils tendus d'un segment à l'autre suffisant alors pour guider l'expansion exodique des cylindres-axes. Il va sans dire que, dans ce cas, on emploie des fils qui, comme les drains d'osséine, peuvent être résorbés par le travail des cellules migratrices, après avoir rempli leur rôle conducteur.

Interventions pour les y aider.

Nous voyons donc que toujours la production des fibres nerveuses, aussi bien lors de leur formation embryonnaire (p. 784) que lors de leur régénération, se fait en marchant du centre à la périphérie; nous avons même signalé ce fait (p. 810) que la myélinisation se fait encore dans ce même sens.

Centres trophiques. Direction de la dégénérescence. — Mais en disant que la dégénérescence se fait dans le bout périphérique, que la régénération marche du centre à la périphérie, il faut ici déterminer exactement la valeur de ces expressions *centre* et *périphérie*. Il est bien évident qu'il ne s'agit pas ici des centres nerveux en général, selon le sens donné à ce terme en anatomie descriptive, mais bien de la cellule de laquelle émane le cylindre-axe. Ainsi quand on coupe une racine antérieure d'un nerf spinal, c'est dans le bout séparé de la moelle que les fibres dégénèrent, c'est dans le bout central qu'elles demeurent intactes, puisque en effet les cylindres-axes de ce bout sont encore en connexion avec leur

Il faut entendre par *centre* le lieu où est le *corps* du neurone.

corps cellulaire, avec la cellule multipolaire de la corne grise antérieure (fig. 358, p. 823). Mais pour la racine postérieure, comme le corps du neurone sensitif n'est pas dans la moelle, mais bien dans le ganglion rachidien (GS, fig. 358 et 360), c'est toujours et uniquement le bout resté en connexion avec ce ganglion qui demeurera intact; si donc on sectionne le nerf sensitif en dehors du ganglion (entre le ganglion et la périphérie), c'est le bout qui va se distribuer à la périphérie qui dégénère; mais si la section est faite en dedans du ganglion, entre le ganglion et la moelle, la dégénérescence atteint le bout resté adhérent à la moelle, et qui, dans le langage de l'anatomie descriptive, serait dit bout central; en réalité, pour l'histologiste, c'est un bout périphérique, puisque sa cellule d'origine (son centre) est en dehors de la moelle, dans le ganglion lui-même.

Cas très explicite des racines postérieures rachidiennes.

C'est pourquoi il faut bien spécifier la valeur du mot *centre nerveux*, selon qu'il est employé dans le sens de l'anatomie descriptive et même de la physiologie, ou dans le sens proprement histologique : dans le premier sens, l'axe gris encéphalo-médullaire est le *centre fonctionnel*, le lieu de production des réflexes; dans le sens histologique, le vrai centre de la fibre nerveuse est son *centre trophique*, c'est-à-dire la cellule dont elle émane; et nous venons de voir que, pour les nerfs sensitifs, le centre trophique n'est pas dans la moelle, mais bien dans le ganglion rachidien.

Centre fonctionnel et centre trophique.

Ces phénomènes de dégénérescence et de régénération, ce rôle de centre trophique joué par le corps cellulaire du neurone, vis-à-vis des prolongements de celui-ci, ne sont pas des particularités propres aux éléments nerveux. Ces faits rentrent dans la série de ceux que nous avons exposés, relativement au rôle du noyau et du protoplasma de la cellule en général, lorsque nous avons parlé des expériences de mérotomie pratiquées sur les infusoires ou les amibes (p. 85). Nous avons vu que, quand on coupe une amibe, de manière que le noyau reste dans un des fragments, ce fragment seul continue à vivre, et répare la perte de substance, tandis que l'autre devient inerte et se désagrège bientôt dans le milieu ambiant. Un neurone est comparable au

Rappel des expériences de mérotomie; physiologie générale de la cellule.

corps protoplasmique d'une amibe; les prolongements auxquels il donne naissance ne peuvent vivre que s'ils demeurent en continuité avec le corps cellulaire qui renferme le noyau; séparés de ce corps cellulaire, ils périssent, et le neurone répare cette perte par la végétation d'un nouveau prolongement.

Importance en anatomie de l'étude des dégénérescences.

Il est donc essentiel, en histologie, de connaître le siège du corps cellulaire auquel appartient un prolongement cylindre-axile; on peut, par suite, en coupant ce cylindre-axe, acquérir des notions très précises sur sa distribution périphérique, en suivant la dégénérescence de la fibre nerveuse. Cette étude des dégénérescences devient un précieux moyen pour établir la topographie, le trajet des divers systèmes de fibres et cordons nerveux, soit dans les nerfs périphériques, soit dans les centres. C'est une méthode de recherches anatomiques à laquelle on donne le nom de *méthode wallérienne*, puisqu'elle a pour principe la dégénérescence wallérienne (p. 834) des fibres nerveuses. Quelques exemples le feront comprendre.

Exemple du nerf spinal et de sa branche interne.

On sait que le nerf spinal, à sa sortie du crâne, se divise en deux branches, une externe et une interne, et que cette dernière se jette dans le pneumogastrique; mais il n'est pas de si habile scalpel qui puisse espérer de poursuivre ensuite cette branche interne dans sa distribution ultérieure, tant ses fibres nerveuses se mêlent intimement au pneumogastrique. Or coupons cette branche interne; ses parties périphériques, séparées de leur centre trophique, dégénéreront, et si alors, au bout d'un mois environ, nous faisons l'examen du pneumogastrique, partout où nous trouverons en lui des fibres dégénérées nous reconnaîtrons des fibres venues du spinal; nous verrons notamment que, dans le nerf récurrent, qui se détache du pneumogastrique, les fibres dégénérées prédominent, et nous en conclurons que la branche interne du spinal (ou au moins une grande partie de cette branche), après s'être mêlée au pneumogastrique et en avoir suivi le trajet, se sépare de lui pour former le nerf récurrent. Grâce à cette dégénérescence, nous aurons fait l'anatomie microscopique du pneumogastrique, en distinguant en lui ce qui lui appartient en propre et ce qu'il emprunte au spinal.

Anatomie des centres nerveux éclaircie par l'étude des dégénérescences.

Pour les centres nerveux, l'étude des dégénérescences est plus importante encore, et on peut dire que sans ce procédé d'investigation nous ne saurions rien de l'anatomie microscopique de la moelle et du cerveau. Partant de ce fait que le neurone moteur central a son corps cellulaire (cellules pyramidales) dans l'écorce grise de l'hémisphère, et que de là son prolongement cylindre-axile descend vers la moelle épinière (p. 829), faisons une section d'un pédoncule cérébral : parmi les fibres nerveuses que contient ce pédoncule, celles qui sont les cylindres-axes des cellules pyramidales dégénéreront au-dessous de la section, et cette *dégénérescence descendante* s'étendra aussi loin que s'étend la distribution de ces fibres représentant les voies motrices centrales (p. 830) ou cortico-médullaire; nous pourrons donc très exactement reconnaître, dans chaque étage de la moelle, la topographie exacte et la distribution de ces fibres cortico-médullaires, qui sont les conducteurs des incitations volontaires. Ces conducteurs forment dans la moelle ce qu'on nomme les *faisceaux pyramidaux*, non parce qu'ils sont formés de cylindres-axes venus des cellules pyramidales (notion relativement récente), mais parce que ces faisceaux sont, au-dessous des pédoncules cérébraux, contenus dans les *pyramides du bulbe rachidien* (cordon antérieur du bulbe; notion relativement ancienne).

Dégénérescences *descendantes*.

Si nous coupons, dans une autre expérience, une racine sensitive postérieure entre le ganglion rachidien et la moelle, nous pourrons, par la recherche des fibres dégénérées dans la moelle, suivre la distribution des prolongements cylindre-axiles du neurone sensitif périphérique; la dégénérescence sera cette fois surtout *ascendante*, et nous montrera quelle est la topographie exacte des conducteurs de la sensibilité dans la moelle, pendant leur ascension pour aller s'articuler avec le neurone sensitif central, selon les schémas précédemment figurés (p. 829, fig. 360). C'est ainsi que par l'étude des dégénérescences ascendantes et descendantes on a pu aujourd'hui déterminer la nature de presque tous les faisceaux nerveux de la substance grise de la moelle; c'est là la principale base de l'anatomie microscopique de la moelle épinière et des centres nerveux en général.

Dégénérescences *ascendantes*.

Centres trophiques et centres fonctionnels.

Centres fonctionnels. — Par l'étude des dégénérescences des fibres nerveuses, nous avons pu déterminer rigoureusement ce qu'il faut entendre par *centre trophique;* c'est le corps cellulaire du neurone. Nous avons aussi fait allusion (p. 841) à sa distinction d'avec le *centre fonctionnel.* Celui-ci, qui, par exemple pour l'acte réflexe, est le lieu de transformation des excitations sensitives en excitations motrices, ne peut être que l'endroit où se fait l'articulation du neurone sensitif périphérique avec le neurone moteur périphérique, c'est-à-dire l'endroit où les prolongements cellulifuges du premier arrivent au contact (contact à distance, par contiguïté et non continuité) avec les prolongements cellulipètes du second (en A R, fig. 358 et 360). Le centre fonctionnel n'est donc pas représenté, comme on le pensait naguère, par les cellules nerveuses elles-mêmes, mais bien par leurs articulations à distance (Morat, 1894). Quand un neurone a reçu une excitation, il écoule cette excitation par les ramifications de son prolongement cylindre-axile; s'il s'agit du neurone moteur, cet écoulement se fait sur une fibre musculaire (arborisation des plaques motrices); si c'est un neurone sensitif, cet écoulement se fait sur des prolongements de protoplasma d'un autre neurone (moteur, ou d'association, ou sensitif central); c'est cette transmission de neurone à neurone qui constitue les *actes fonctionnels centraux* du système nerveux, actes dont le plus simple est représenté par un réflexe élémentaire, et c'est, nous le répétons, au niveau des *articulations* entre neurones que se passe cet acte fonctionnel *central.*

Le centre fonctionnel est représenté par l'*articulation* des neurones.

Nouvelles conceptions sur la physiologie des centres. — Ces idées nouvelles sur le siège des actes fonctionnels centraux, sur la nature réelle (articulations sans continuité) des centres fonctionnels, ont provoqué de divers côtés des conceptions intéressantes, des hypothèses très plausibles sur la physiologie générale (histo-physiologie) du système nerveux, sur la nature intime des phénomènes dont il doit être le siège. Nous devons dire ici quelques mots de ces hypothèses, car elles sont essentiellement histologiques.

En effet, comme ce qui se passe pour l'acte réflexe se reproduit pour tous les autres actes nerveux centraux (passage des

excitations d'un neurone à un autre au niveau de l'articulation à distance de leurs prolongements), il semble que nous pouvons aujourd'hui bien mieux comprendre les conditions anatomiques, les *processus histologiques* des phénomènes tels que la mémoire, l'association des idées, l'imagination, et de même comprendre histologiquement les résultats de l'habitude, de l'éducation.

Processus *histologiques* des actes nerveux.

C'est ainsi que E. Tanzi (1893)[1] a fait remarquer que, comme tout acte fonctionnel réitéré hypertrophie l'organe qui en est le siège, le passage répété des courants nerveux doit provoquer l'hypertrophie des prolongements des neurones en fonction ; si cette hypertrophie a lieu par exemple dans le sens de la longueur du prolongement, elle diminuera la distance entre les parties qui doivent communiquer, multipliera l'étendue des articulations entre neurones ; de là la facilité avec laquelle arrivent à s'exécuter les mouvements auxquels on s'est longtemps exercé. Quand le passage de neurone à neurone devient très facile, par plus de proximité, il devient inconscient, automatique ; c'est pourquoi un si grand nombre d'actes habituels, professionnels, deviennent à la longue automatiques, inconscients ; mais ils n'ont pris ce caractère qu'après avoir été très longtemps laborieusement répétés.

Influence de l'exercice.

D'autre part on a pu se demander (Duval, 1895[2]), s'il s'agit là d'une proximité définitivement établie entre les ramifications terminales, ou d'une facilité acquise par ces ramifications de s'allonger à un moment donné, de se rétracter à un autre, par une véritable propriété amiboïde de leur protoplasma, ou même plus simplement d'osciller légèrement de façon à se rapprocher ou à s'éloigner légèrement des ramifications avec lesquelles elles s'articulent. Certaines observations de Wiedersheim (1890) sur le cerveau ou ganglion sus-œsophagien de la *Leptodera hyalina* (petit arthropode transparent), ont permis de constater que les cellules nerveuses de cet animal ne sont pas immobiles, mais présentent des changements de forme, des mouvements

Hypothèse de *mobilité* des extrémités des prolongements des neurones.

1. Tanzi, *I fatti e le induzioni nell' odierna istologia del sistema nervoso* (Rivista speriment. di frenatria e med. legale, 1893).

2. Mathias Duval. *Hypothèses sur la physiologie des centres nerveux ; théorie histologique du sommeil* (Soc. de biologie, 2 et 7 février 1895).

amiboïdes; il est donc permis de supposer que, d'une manière plus générale, les prolongements de ces cellules, au moins dans leurs arborisations terminales, peuvent présenter les mêmes propriétés *amiboïdes*, en entendant ici par amiboïsme soit de légers changements de forme, soit de légères oscillations, soit des raccourcissements et allongements alternatifs, enfin n'importe quel mouvement protoplasmique capable de modifier la proximité des contacts dans les articulations à distance, de rendre plus ou moins faciles les passages de neurone à neurone.

Amiboïsme.

Du reste, les *cellules olfactives* (voir organes des sens, chap. XLII) sont des neurones sensitifs et nous verrons que leurs prolongements périphériques, homologues des prolongements de protoplasma des autres neurones, sont doués de mouvements. Nous pouvons donc penser que, non seulement les connexions, les articulations des cellules nerveuses dans les centres fonctionnels sont de pure contiguïté, mais encore que cette contiguïté peut être, d'un moment à l'autre, plus ou moins intime, qu'elle présente une certaine *adventicité*, selon les circonstances. On conçoit qu'ainsi l'imagination, la mémoire, l'association des idées deviennent plus actives sous l'influence de divers agents (thé, café, alcool), qui auraient sans doute pour action d'exciter l'activité amiboïde quelconque des prolongements en contiguïté, de rapprocher leurs ramifications, de faciliter les passages.

Adventicité de la contiguïté des ramifications articulées.

Théorie histologique du sommeil. — Cette conception, qui ramène les actes cérébraux même les plus élevés à des processus histologiques, à des activités protoplasmiques semblables à celles que nous constatons sur les amibes ou les leucocytes, trouverait son application dans l'analyse du phénomène du sommeil et du réveil, et nous donnerait ce que j'ai proposé d'appeler la *théorie histologique du sommeil*.

Sommeil.

Chez l'homme qui dort, les ramifications soit protoplasmiques bulbaires (en AR_2, fig. 360, p. 829), soit cylindre-axiles cérébrales (en AR_3, fig. 360) du neurone sensitif central sont sans doute légèrement rétractées, comme le sont les pseudopodes d'un leucocyte anesthésié, sous le microscope, par l'ab-

sence d'oxygène ou l'excès d'acide carbonique (p. 36). Les excitations faibles portées sur les nerfs sensibles (neurone sensitif périphérique) provoquent, chez l'homme endormi, des réactions réflexes, mais ne passent pas dans les cellules de l'écorce cérébrale (NMC, fig. 360) ; des excitations plus fortes parviennent à passer du neurone sensitif périphérique (GS) au neurone sensitif central (NSC, fig. 360), amènent l'allongement des ramifications cérébrales de celui-ci, par suite le passage jusque dans les cellules de l'écorce, et par suite le *réveil*, dont les phases successives traduisent bien ces rétablissements d'une série de passages précédemment interrompus par rétraction et éloignement des ramifications pseudopodiques[1]. Réveil.

Mais de même que des excitations particulières, violentes ou non habituelles, amènent l'amibe à se rétracter, de même des excitations spéciales produiront la rétraction des pseudopodes nerveux, l'arrêt de la fonction nerveuse correspondante (actes d'inhibition, théorie de l'interférence nerveuse), et des excitations violentes, anormales, par le même mécanisme produiront les anesthésies et paralysies hystériques. Nous ne saurions insister ici sur ces interprétations, mais il est évident Inhibition.

1. Ch. Pupin, *Le neurone et les hypothèses histologiques sur son mode de fonctionnement; théorie histologique du sommeil.* Thèse, Faculté de médecine, Paris, 1895). — De ce mémoire, il nous paraît intéressant de reproduire ici les conclusions suivantes : — L'aspect variqueux, avec grains, renflements, chapelets, des prolongements de protoplasma des neurones, est sans doute en rapport avec la motilité de ces prolongements. Peut-être ces grains, si variables dans leur nombre et leurs dispositions, sont-ils, sur l'élément fixé par les réactifs, la manifestation visible de ces déformations amiboïdes. — A l'état d'activité, le neurone qui reçoit une excitation, va la recueillir en rapprochant ses ramifications de protoplasma des ramifications cylindre-axiles du neurone qui les lui transmet. L'état de repos consiste dans l'immobilité ou la rétraction de ces sortes de tentacules. — C'est cette immobilité qui constitue le sommeil. — Il n'y a pas un seul sommeil, il y a autant de sommeils partiels qu'il y a d'espèces de neurones. — Mais le sommeil d'ensemble, le sommeil bien établi consiste probablement dans l'immobilité ou la rétraction produite au niveau des zones d'articulation entre les neurones sensitifs périphériques et les neurones sensitifs centraux. — Le sommeil, c'est-à-dire l'état d'isolement, par rétraction des prolongements de protoplasma, des autres neurones, est partiel et contingent dans les centres cérébraux, témoin les rêves. — Le sommeil des neurones est comparable à l'état des leucocytes en asphyxie : l'arrivée de l'oxygène et le départ de l'acide carbonique réveillent ces leucocytes, c'est-à-dire leur donnent le mouvement.

Sur les mêmes questions, voir encore : Azoulay, *Psychologie histologique et texture du système nerveux* (*L'Année psychologique*, 1896).

qu'elles se prêtent merveilleusement à l'explication de la production comme de la disparition des troubles hystériques.

CHAPITRE XXXIX

ÉLÉMENTS DE SOUTIEN DES FIBRES ET CELLULES NERVEUSES; NÉVROGLIE

Nous n'avons étudié jusqu'ici que les éléments nerveux proprement dits, fibres nerveuses et cellules nerveuses, et les connexions de ces éléments (neurones, articulations des neurones); mais, dans les nerfs ou cordons nerveux qu'étudie l'anatomie descriptive, les fibres nerveuses sont unies entre elles et disposées en faisceaux par du tissu conjonctif, dans lequel se ramifient des vaisseaux; dans les centres, les fibres et cellules nerveuses sont soutenues à l'extérieur par des enveloppes conjonctives (méninges), à l'intérieur même des masses centrales par des éléments anatomiques particuliers dits *cellules de névroglie*. Nous avons donc à étudier : le tissu conjonctif et les vaisseaux des nerfs, les enveloppes (méninges) et les vaisseaux des centres nerveux, et enfin la *névroglie*.

Tissu conjonctif des nerfs. — Nous avons déjà fait, d'une manière presque complète, l'étude du tissu conjonctif des nerfs, lorsque, passant en revue les diverses formes du tissu conjonctif, nous avons décrit les *gaines lamelleuses* des nerfs, prises comme type du tissu conjonctif lamelleux (voir ci-dessus, p. 391 et fig. 176), et notamment la gaine de Henle (p. 392); il ne nous reste que quelques mots à ajouter sur le tissu *conjonctif périfasciculaire* (ou interfasciculaire) qui est en dehors de la gaine lamelleuse, et sur le tissu *conjonctif intra-fasciculaire*, qui est en dedans de cette gaine (fig. 362).

Gaine lamelleuse.

Le tissu *conjonctif périfasciculaire* (*névrilème* des anciens auteurs, *épinèvre* d'Axel Kay et Retzius) est du tissu conjonctif lâche, dans lequel sont plongés (fig. 392) les fascicules nerveux entourés chacun de sa gaine lamelleuse (périnèvre de

Robin); il englobe ces fascicules et les réunit pour former le cordon nerveux qu'étudie l'anatomie descriptive. Il renferme des fibres élastiques, dont la plupart sont dirigées longitudinalement, quelques cellules adipeuses, et parfois des cellules pigmentaires (fig. 186, p. 416) ; dans ses zones les plus voisines des fasciculès nerveux (*gl*, fig. 362), il se condense graduellement et se transforme en gaines lamelleuses ; dans ses couches les plus périphériques, les externes, il est très diffus, et se continue avec le tissu cellulaire lâche ambiant.

Tissu conjonctif lâche inter-fasciculaire.

Le tissu *conjonctif intra-fasciculaire* (*endonèvre* d'Axel Key

Tissu conjonctif intra-fasciculaire.

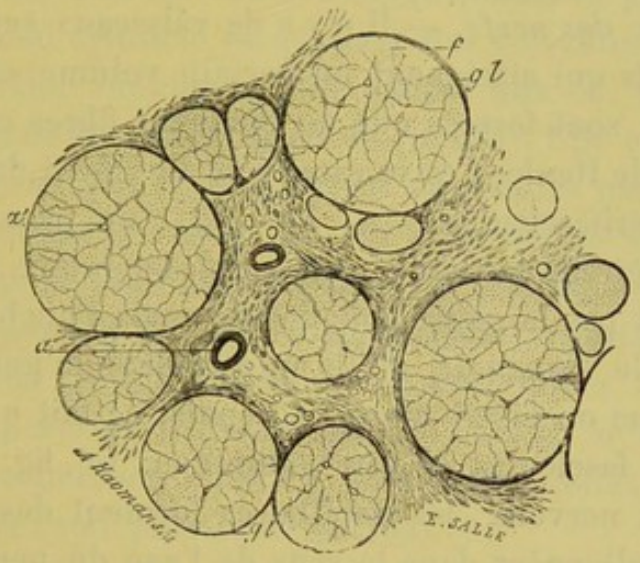


Fig. 362. — Tissu conjonctif des nerfs.

Coupe transversale du nerf sciatique de l'homme adulte. — *gl*. Gaine lamelleuse des faisceaux nerveux (*f*) ; voir aussi la fig. 176, p. 391. — *a*. Artère dans le tissu conjonctif périfasciculaire. — *a'*. Artériole dans le tissu conjonctif intra-fasciculaire. — Grossissement de 20 diamètres (Ranvier).

et Retzius) est formé (*f* et *a'*, fig. 362) de fins prolongements que la gaine lamelleuse (*gl*) envoie entre les fibres nerveuses, et qui se résolvent finalement en faisceaux de fibrilles conjonctives et cellules plates interposées aux fibres nerveuses ; ce tissu ne renferme pas de fibres élastiques.

Le tissu conjonctif des nerfs se développe en dérivant des éléments mésodermiques ou mésenchymateux qui entourent et pénètrent le nerf embryonnaire, formé de cylindres-axes nus (p. 808). De ces cellules, les unes deviennent cellules de Vignal (p. 809) et s'annexent d'une manière intime aux cylindres-axes,

puisqu'elles deviennent cellules segments inter-annulaires ; les autres évoluent selon le type du tissu conjonctif, pour former soit le tissu conjonctif intra-fasciculaire, soit le tissu conjonctif lâche périfasciculaire, soit enfin le tissu conjonctif lamelleux autour de chaque fascicule nerveux. On voit donc que le tissu conjonctif des nerfs et les cellules des segments interannulaires sont des éléments d'origine mésodermique, tandis que le cylindre-axe émané des cellules nerveuses est, par cela même, d'origine ectodermique; il est peu de tissus où se mêlent et s'associent d'une manière si intime des éléments anatomiques d'origines blastodermiques si différentes.

Récapitulation des éléments mésenchymateux des nerfs.

Vaisseaux des nerfs. — Il n'y a de vaisseaux sanguins que dans les nerfs qui atteignent un certain volume, et non dans ceux qui ne sont formés que de quelques fibres enveloppées d'une gaine de Henle. Ces vaisseaux se ramifient dans le tissu conjonctif périfasciculaire (*a*, fig. 362); on pensait d'abord qu'ils ne pénètrent pas dans les fascicules nerveux, c'est-à-dire ne traversent pas la gaine lamelleuse; mais Pouchet (1867) a montré, sur le Tamanoir, qu'ils entrent dans la gaine périnévrique, comme on disait alors, et depuis, ce fait a été vérifié pour tous les fascicules un peu volumineux (*a'*, fig. 362). Dans les faisceaux nerveux, les capillaires forment des réseaux à mailles très allongées dans le sens de l'axe du nerf.

Vaisseaux sanguins intra-fasciculaires.

On trouve des *capillaires lymphatiques* dans le tissu conjonctif périfasciculaire; c'est là qu'ils paraissent prendre naissance, en tant que voies lymphatiques closes et distinctes, (p. 737), car dans l'intérieur des gaines lamelleuses on ne trouve que des espaces interstitiels. De ces lymphatiques du tissu périfasciculaire, les uns s'écartent immédiatement du nerf et vont rejoindre les lymphatiques des organes voisins, les autres remontent assez longtemps le long du nerf lui-même et, par exemple pour le sciatique, vont ainsi se rendre directement à un ganglion de la cavité pelvienne.

Lymphatiques.

Sappey a signalé, dans le tissu conjonctif périfasciculaire des gros nerfs, la présence de fibres nerveuses qui accompagnent les vaisseaux; il les a nommées *nervi nervorum;* ce sont sans doute des nerfs vaso-moteurs.

Nervi nervorum.

Enveloppes des centres nerveux (*Méninges*). — Nous serons très brefs sur les méninges ; tous les traités d'anatomie descriptive étudient avec soin leurs dispositions ainsi que leur rapports, et quant à leur constitution histologique, comme toutes ces enveloppes sont de *tissu conjonctif*, nous avons déjà eu occasion d'indiquer cette constitution à propos du tissu conjonctif des séreuses pour l'arachnoïde, à propos du tissu fibreux pour la dure-mère, et enfin à propos du tissu cellulaire lâche pour la pie-mère.

Dure-mère.

Nous rappellerons donc seulement que la *dure-mère* est une membrane fibreuse (p. 396 et 403) qui, dans sa portion vertébrale, est bien distincte du périoste des vertèbres, tandis que, dans sa portion cranienne, elle adhère aux os, vis-à-vis desquels elle joue le rôle de périoste (p. 485). Elle est tapissée, à sa face interne, par un revêtement de cellules plates, endothéliales, mesurant en moyenne 12 μ de diamètre, lesquelles représentent le feuillet pariétal de la séreuse arachnoïde. La dure-mère possède des vaisseaux sanguins artériels et veineux (sinus), bien connus en anatomie descriptive. Elle possède ausssi des nerfs qui lui sont propres, car ils se terminent en elle. Les recherches récentes, notamment celles de Jacques, l'ont montré (voir plus loin : p. 882).

Arachnoïde.

L'*arachnoïde* est une séreuse dont nous avons précédemment (p. 376 et 380) signalé le mode de développement. — Son feuillet pariétal, isolable chez le fœtus, se confond chez l'adulte avec la dure-mère et se réduit à une fine couche de tissu conjonctif avec riche réseau élastique, revêtue d'un endothélium d'un seul rang de cellules plates (ci-dessus). — Son feuillet viscéral, seul connu des anciens, qui le comparaient, vu sa minceur, à une toile d'araignée (αραχνη), est formé de faisceaux conjonctifs, de fibres élastiques et de cellules conjonctives. Sa face externe est revêtue d'un endothélium semblable à celui du feuillet pariétal. Sa face interne est rattachée à la pie-mère par des tractus conjonctifs plus ou moins écartés, de sorte qu'il existe, entre la pie-mère et ce feuillet de l'arachnoïde, des *espaces sous-arachnoïdiens* que remplit le liquide céphalo-rachidien. L'anatomie descriptive étudie avec soin les dispositions

Liquide céphalo-rachidien.

de ces espaces (confluents de la surface de l'encéphale, vaste espace périmédullaire); nous ne saurions nous y arrêter ici. Les nerfs (racines nerveuses) et vaisseaux qui traversent la cavité de l'arachnoïde sont revêtus d'une gaine arachnoïdienne qui va du feuillet viscéral au feuillet pariétal.

Pie-mère.

La *pie-mère* a été suffisamment étudiée à propos du tissu conjonctif lâche (p. 364) et de ses vaisseaux (p. 366); nous avons indiqué les différences caractéristiques que présente la pie-mère cranienne ou cérébrale et la pie-mère médullaire ou rachidienne au point de vue de la vascularisation (p. 367). Les *plexus choroïdes*, la *toile choroïdienne* sont des dépendances de la pie-mère; leur étude est faite dans les traités d'anatomie descriptive. — Les formations connues, dans les méninges craniennes, sous le nom de *granulations de Pacchioni*, sont également des dépendances de la surface externe de la pie-mère, ou, pour mieux dire, du tissu conjonctif sous-arachnoïdien, intermédiaire à la pie-mère et à l'arachnoïde. Ce sont des végétations de ce tissu, lesquelles se développent vers les cavités des sinus de la dure-mère, en repoussant peu à peu les membranes qui les recouvrent, c'est-à-dire l'arachnoïde et la dure-mère (paroi profonde des sinus veineux).

Vaisseaux sanguins.

Vaisseaux des centres nerveux. — Les centres nerveux reçoivent de nombreux vaisseaux sanguins, qui forment des réseaux capillaires beaucoup plus serrés dans la substance grise que dans la substance blanche (p. 366). Ainsi dans la moelle épinière, les artérioles qui, émanées de la pie-mère, pénètrent le cordon médullaire par toute sa surface et par les sillons médians antérieur et postérieur, convergent vers la substance grise centrale, en donnant dans les cordons blancs des ramuscules qui forment un réseau à mailles relativement larges et allongées dans le sens de l'axe de la moelle; mais, arrivés dans la substance grise, ces vaisseaux se subdivisent en un réseau à *mailles étroites* dans tous les sens, et dont la richesse est telle que, sur la coupe d'une moelle bien injectée, la substance grise se dessine avec des limites bien définies par le seul fait de l'abondance de ses capillaires pleins d'injection colorée.

Prétendues gaines lymphatiques.

On a décrit, comme lymphatiques des centres nerveux, les *gaines périvasculaires* qui entourent les capillaires de la substance grise et surtout les plus petites artérioles ou veinules (p. 673). Nous avons déjà fait allusion à la constitution des parois de cette gaine, qui n'est autre chose que l'adventice des capillaires (p. 674) transformée en une membrane continue et écartée du vaisseau; cette gaine se termine en cul-de-sac au niveau des capillaires les plus fins.

Épaisse de 1 à 2 μ, semée de noyaux appartenant aux cellules conjonctives qui la constituent et qui sont réunies par de la substance amorphe, cette gaine de Ch. Robin et de His, limite, entre sa surface interne et la surface externe du vaisseau, un espace que remplit un liquide analogue à la lymphe et dans lequel on trouve des globules blancs; cependant ce liquide n'est pas de la lymphe, et ces gaines ne méritent pas le nom de gaines lymphatiques. En effet, on n'a jamais pu suivre ces gaines jusqu'à de véritables vaisseaux lymphatiques et à des ganglions; et d'autre part tout semble montrer que, terminées en cul-de-sac à leurs extrémités profondes, ces gaines, à leurs extrémités superficielles (à la surface de l'encéphale), s'ouvrent dans les espaces sous-arachnoïdiens, dont elles ne sont que des diverticules périvasculaires, et que, par suite, leur contenu communique avec le liquide céphalo-rachidien. — Elles paraissent, par leur contenu, avoir le même rôle mécanique que ce liquide; elles empêchent la compression de la substance nerveuse grise que produirait la dilatation du vaisseau au moment de l'afflux du sang; Jolyet a récemment insisté sur ce rôle (1893) et montré que la gaine se vide par un reflux de son contenu au moment où le vaisseau se remplit.

Elles font suite aux espaces sous-arachnoïdiens.

Éléments de soutien des *centres*.

Névroglie. — Les éléments nerveux sont mêlés, dans les centres, à des éléments de soutien, de même que dans les nerfs les fibres nerveuses sont mêlées à du tissu conjonctif qui les engaine. Mais les éléments de soutien dans les centres n'appartiennent pas au tissu conjonctif; ce sont des cellules étoilées, à longs prolongements, qui proviennent des cellules primitives de l'axe cérébro-spinal embryonnaire, c'est-à-dire dérivent de l'ectoderme (fig. 82 et 85). Tandis que, des cellules

ectodermiques du névraxe embryonnaire, les unes évoluent dans le sens de cellules nerveuses (p. 783), les autres évoluent dans le sens de simples éléments de soutien, de *cellules de la névroglie* en un mot. De sorte que cellules nerveuses et cellules de névroglie sont dans les liens de la plus étroite parenté.

Névroglie.

Cet énoncé, dont nous allons donner la démonstration, résume les connaissances actuelles sur la *nature de la névroglie ;* mais ce n'est qu'après de longs tâtonnements que ces connaissances ont été définitivement établies, et pendant longtemps les histologistes les plus autorisés ont soutenu que la névroglie serait de nature conjonctive.

Anciennes idées sur la névroglie. — La pie-mère envoie dans toute la masse encéphalo-médullaire, et notamment dans la moelle, par toute la périphérie de celle-ci, de minces cloisons de tissu conjonctif accompagnant les vaisseaux. Ces cloisons se ramifient, s'amincissent, puis s'épuisent. Cependant sur une coupe on voit que les fibres nerveuses de la substance blanche, comme les éléments de la substance grise, sont disposés dans une sorte de *gangue fibrillaire* (fig. 364), qui, notamment dans la substance grise, forme de larges réseaux. C'est cette substance intermédiaire aux éléments nerveux que Keuffel signala autrefois et que Virchow désigna sous le nom de *névroglie*, ce qui veut dire *glu nerveuse* (substance agglutinant les éléments nerveux des centres). Dès lors commencèrent de longues discussions relativement à la nature de cette névroglie. Robin y voyait une *substance amorphe*, répandue dans les interstices et n'ayant d'autre forme que celle des espaces où elle se moule; Gerlach en fit un *réseau de fibres élastiques;* la plupart voulurent y voir du *tissu conjonctif*, c'est-à-dire de fins faisceaux de fibrilles conjonctives. La névroglie aurait résulté de la dissociation, entre les éléments nerveux, des fibrilles conjonctives des dernières ramifications des cloisons et prolongements de la pie-mère.

Historique de la névroglie.

Prétendu réseau conjonctivo-élastique.

Cependant, dès 1863, Deiters, puis Boll, puis Golgi, reconnurent que cette névroglie est formée essentiellement de *cellules*, présentant un corps cellulaire (fig. 365) et de longues expansions en forme de fibres brillantes, régulièrement calibrées

(*a*, fig. 363), ne s'anastomosant pas, mais s'entre-croisant seulement d'une cellule à l'autre de manière à former des réseaux, dans les mailles desquels sont logés les éléments nerveux (fig. 363). L'existence de cette *cellule de névroglie*, dite aussi

La cellule de névroglie,

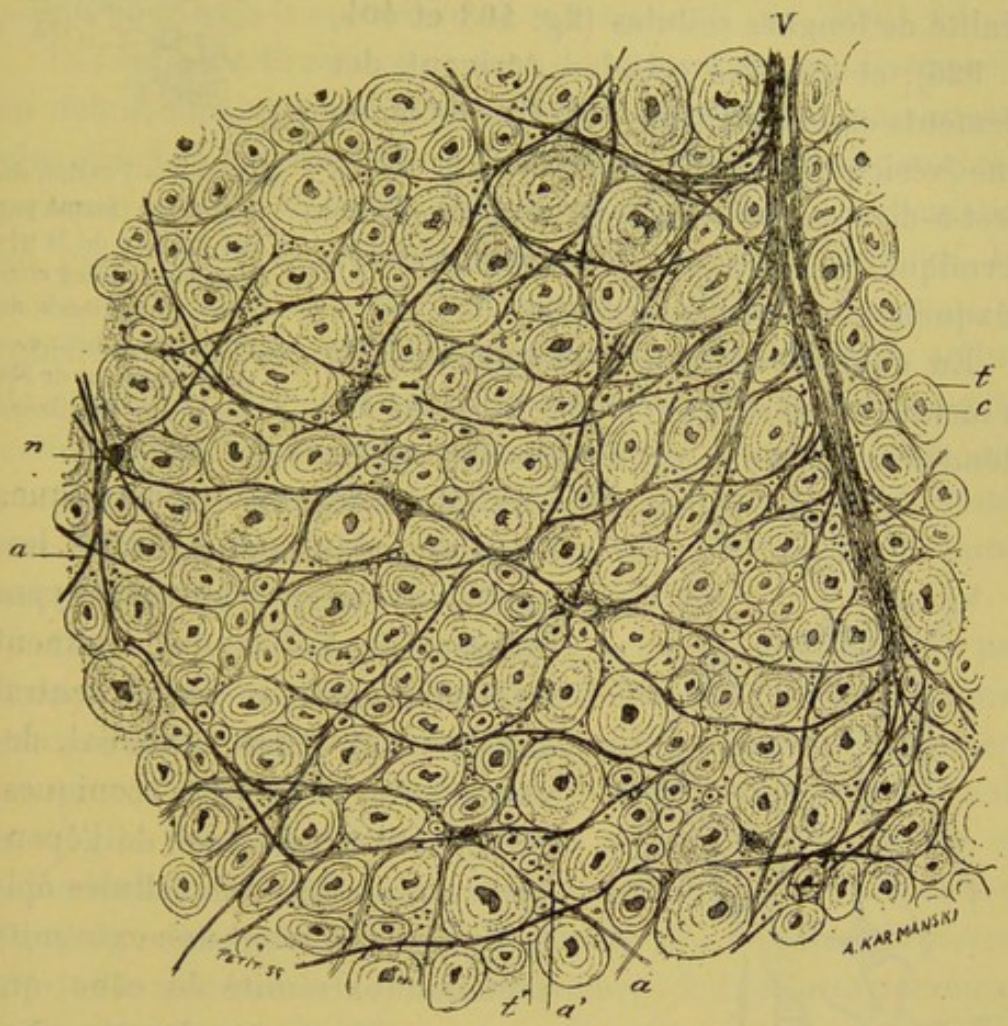


Fig. 363. — Névroglie des cordons blancs de la moelle.

Coupe transversale d'un cordon antérieur de la moelle épinière du bœuf durcie par le bichromate d'ammoniaque. — *a*. Fibres de la névroglie vues en long. — *a'*. Coupées en travers. — *n*. Noyau des cellules de la névroglie. — *t*. Fibres nerveuses coupées transversalement. — *c*. Cylindre-axe. — *t'*. Fibres nerveuses de petit diamètre. — *v*. Vaisseau sanguin entouré d'un manchon de névroglie (Ranvier).

cellule de Deiters, ou *cellule en araignée*, à cause de la disposition de ses prolongements (voir fig. 363, en *n*), sembla donner raison à ceux qui considéraient la névroglie comme de nature conjonctive; cette cellule fut considérée comme une cellule conjonctive, une cellule plate, pourvue de longs prolongements fibrillaires.

Ou cellule de Deiters.

Notions nouvelles sur la névroglie. — Mais les recherches d'histogénèse ont renversé cette interprétation. Elles montrèrent d'abord que dans la rétine, à côté des éléments nerveux, il est des fibres de soutien, dites *fibres de Muller*, lesquelles sont en réalité de longues cellules (fig. 403 et 404, p. 926), et que ces cellules dérivent des éléments embryonnaires primitifs de la rétine (vésicule oculaire secondaire, p. 266), c'est-à-dire sont d'origine épithéliale, ectodermique, comme les éléments nerveux auxquels elles sont interposées.

Fibres de Muller de la rétine.

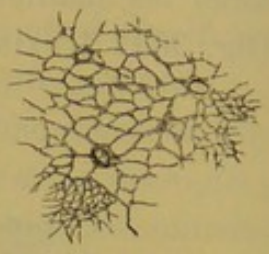


Fig. 364.— Portion du réticulum formé par les cellules de la névroglie dans les cordons postérieurs de la moelle humaine.— Grossissement de 350 diamètres (Kölliker).

En étudiant alors le développement de la moelle épinière, on constata que tous ses éléments cellulaires ont une seule et même origine, les cellules ectodermiques du tube médullaire primitif, lesquelles évoluent selon trois types différents. — Celles qui confinent immédiatement au canal central demeurent à l'état épithélial, deviennent cylindriques, coniques, et forment l'*épithélium* de l'épendyme ; mais déjà ces cellules épithéliales présentent une extrémité profonde (extrémité du cône) qui se poursuit en une longue fibre ayant entièrement l'aspect d'une fibre de névroglie, et qui prend part en effet à la constitution du réseau névroglique. — Celles qui sont en dehors de la couche épithéliale deviennent ou bien cellules nerveuses, ou bien cellules de névroglie : dans le premier cas, elles subissent les proliférations multiples (*cellules germinatives*, ci-dessus, p. 783) par lesquelles elles donnent naissance aux myelocytes ou neuroblastes qui

Origine et nature de la cellule de névroglie.

Fig. 365. — Cellules de névroglie de la substance grise centrale de la moelle humaine. — Grossissement de 358 diamètres (Kölliker).

deviennent ultérieurement cellules nerveuses (p. 784); dans le second cas, elles s'allongent, présentent d'abord un prolongement d'aspect homogène à chacune de leurs extrémités (fig. 366), puis en produisent de semblables sur leurs bords, finalement s'élargissent et prennent l'aspect caractéristique de *cellule en araignée* ou *cellule de névroglie* (G, fig. 366).

Cellules épendymaires et celulles de névroglie.

Ces cellules de névroglie sont donc, comme nous l'avons dit au début, proches parentes des cellules nerveuses, mais encore plus proches parentes des cellules épithéliales de l'épendyme, puisque celles-ci ont avec elles ce caractère commun d'émettre un prolongement névroglique par leur extrémité profonde. Du reste, on trouve, chez les jeunes sujets, toutes les formes de transition entre la cellule épithéliale épendymaire et la cellule de névroglie, et il est telle cellule de névroglie qui est à moitié cellule épendymaire, car, par un de ses prolongements elle s'insinue entre les cellules épithéliales épendymaires et semble être un élément qui vient de quitter cet épithélium pour subir une évolution névroglique plus accentuée.

Nouvelles recherches confirmatives.

Ces interprétations ont reçu une éclatante confirmation par les recherches faites à l'aide de la *méthode de Golgi*. L'imprégnation au chromate d'argent, qui dessine si merveilleusement les neurones (p. 821), révèle aussi nettement les cellules de névroglie, surtout chez les jeunes sujets, chez les fœtus, et, selon les hasards de la préparation, il est telle pièce où on obtient l'imprégnation presque exclusivement des cellules de névroglie, telle autre où ce sont exclusivement les cellules nerveuses qui sont mises en évidence.

Or, les recherches de Cajal, de Retzius, de Lenhossek, d'Azoulay sont absolument démonstratives à cet égard. Nous citerons ici plus particulièrement les résultats de Cajal. Cet histologiste a montré que, pendant la période embryonnaire, les cellules épithéliales épendymaires de tout l'axe cérébro-rachidien sont très longues (fig. 366), s'étendent depuis la cavité centrale (CE) jusqu'à la surface extérieure de la moelle, sous la pie-mère, où elles s'étalent en un petit renflement conique. Il a constaté que dans l'axe cérébro-spinal de quelques vertébrés (poissons, reptiles, batraciens) cette disposition se maintient

toute la vie, et qu'il n'existe pas d'autre névroglie que celle constituée par les expansions périphériques de l'épithélium épendymaire. Les éléments névrogliques des centres nerveux sont dans ce cas identiques aux éléments de soutien de la rétine (*fibres de Muller*, ci-dessus, p. 856, et ci-après, chap. LXIII et

La névroglie peut n'être représentée que par des cellules épendymaires et leurs prolongements.

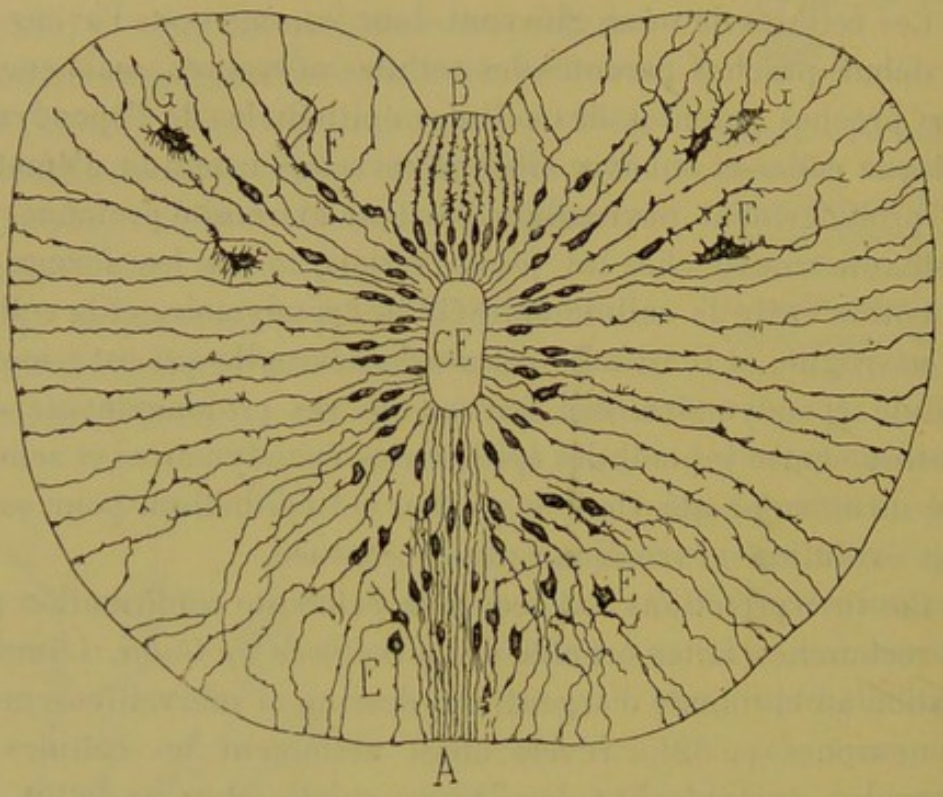


Fig. 366. — Cellules épithéliales et origines des cellules de la névroglie dans la moelle de l'embryon du poulet de 9 jours.

CE. Canal épendymaire. — A. Cellules épithélio-névrogliques du sillon médian postérieur, et B, mêmes cellules du sillon antérieur ; ces deux ordres de cellules conservent leurs extrémités périphérique et centrale. — E. Cellule épithéliale déplacée, émigrée dans la corne postérieure, et F, F, cellules épithéliales déplacées, émigrées dans la corne antérieure ; ces deux ordres de cellules ont perdu entièrement leur extrémité centrale, et conservent leur extrémité périphérique terminée par des boutons coniques sous la pie-mère. — G. Cellule épithéliale devenue cellule névroglique à peu près typique.

p. 926). Mais, dans la moelle et l'encéphale des oiseaux et des mammifères, ce revêtement épithélial s'atrophie, en ce sens que les expansions périphériques, divergentes de ses cellules, n'atteignent plus la surface des organes nerveux (G, fig. 366), mais se terminent en pleine substance grise ou blanche.

Mais alors, par contre, apparaissent les cellules en araignées, qui, pour Cajal, ne seraient autre chose que « des cellules épithéliales émergées de leur gîte ordinaire (surfaces intérieures

des centres nerveux) et transformées en cellules étoilées par atrophie de leurs prolongements central et périphérique, et par la production d'appendices secondaires ; durant ce processus, les cellules épithéliales pourraient aussi se multiplier, comme l'a montré Lenhossek ». La figure 366, extraite du mémoire de Cajal sur la moelle, montre les diverses phases d'émigration et de transformation des cellules épithéliales de la moelle chez l'embryon de poulet. Pendant un certain temps, les éléments déplacés conservent encore leur expansion périphérique radiée, qui s'arrête sous la pie-mère (voir E, F, G, fig. 366); mais graduellement cette expansion s'atrophie; il en est de même de l'expansion centrale, et la cellule prend le type de la *cellule névroglique adulte*. Il n'y a que les cellules épithéliales des sillons médians antérieur et postérieur qui conservent leur forme et leur longueur primitive (A et B, fig. 366).

Cellule névroglique adulte.

L'étude des organes des sens (épithélium olfactif, rétine) nous montrera des cellules épithéliales ectodermiques disposées en éléments de soutien entre d'autres cellules, d'origine semblablement ectodermique, mais ayant évolué en cellules nerveuses ou en éléments proches parents (morphologiquement et physiologiquement) des cellules nerveuses (fig. 392, 395, 399). Les notions nouvelles sur la cellule de névroglie seront ainsi confirmées et généralisées [1].

1. Dans un travail sur la moelle épinière de très jeunes larves de grenouilles, Athias (*Cellules nerveuses en développement dans la moelle épinière du têtard de la grenouille*; Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 1895) a observé les formes intermédiaires entre les cellules épendymaires, les cellules nerveuses et les cellules de névroglie. Il a décrit et figuré des cellules, faisant encore partie de l'épithélium épendymaire, et présentant cependant déjà les caractères de cellules nerveuses ; elles possèdent en effet une expansion protoplasmique périphérique d'où part un cylindre-axe allant à la substance blanche. A un certain moment, ces cellules épendymaires quittent la paroi du canal de l'épendyme, mais conservent pendant quelque temps un aspect semblable à celui des cellules encore attachées à la paroi du canal; elles ont un corps ovoïde plus ou moins régulier, avec un noyau volumineux, et une mince couche de protoplasma à la périphérie; du corps partent deux prolongements : — L'un, interne, fin, court, légèrement variqueux, représentant le prolongement qui attachait la cellule au canal de l'épendyme, est l'ébauche d'un prolongement protoplasmique. — L'autre prolongement, externe, peut être soit un filament cylindre-axile fin qui va former une ou plusieurs fibres de la substance blanche, soit, et c'est le cas le plus fréquent, un gros prolongement protoplasmique verruqueux, donnant naissance à quelques petites branches fines, et au cylindre-axe dont les caractères sont les mêmes que dans le premier cas. Toutes

Éléments de soutien des ganglions nerveux. — Les ganglions, aussi bien ceux des racines spinales que ceux du grand sympathique, sont de petits centres nerveux, renfermant comme éléments caractéristiques des cellules nerveuses (p. 779 et 780), lesquelles sont d'origine ectodermique (p. 783); et cependant ces ganglions ne possèdent pas de *cellules de névroglie;* les cellules ectodermiques qui les forment au début ont toutes évolué uniquement dans le sens de cellules nerveuses, de neurones, et aucune dans le sens d'éléments de soutien. Il semble donc que l'existence de la névroglie neuro-épithéliale soit liée à l'existence d'une cavité centrale (canal central de la moelle, ventricules cérébraux), c'est-à-dire à l'existence d'un épithélium tapissant cette cavité centrale, ce qui confirme bien les rapports que nous venons d'indiquer, d'après Cajal, entre les cellules de névroglie et les cellules épithéliales épendymaires.

Pas d'épendyme, pas de vraies cellules de névroglie.

Les éléments de soutien interposés aux cellules des ganglions (rachidiens, craniens, sympathiques) sont représentés, exactement *comme pour les nerfs*, uniquement par des éléments du tissu conjonctif (origine mésodermique et non ectodermique). Le tissu conjonctif du nerf, sur le trajet duquel est interposé le ganglion, se prolonge à la surface et à l'intérieur de celui-ci, de façon à lui former une gaine et des cloisons renfermant des vaisseaux.

Tissu conjonctif. Capsule homologue de la gaine de Schwann.

Capsule des cellules ganglionnaires. — Mais ce n'est pas tout : la gaine de Schwann, c'est-à-dire les cellules des segments interannulaires, ou leurs équivalents dans le sympathique (p. 814), se prolongent jusque sur la cellule ganglionnaire, l'en-

ces cellules nerveuses embryonnaires offrent quelques caractères communs avec les cellules névrogliques épendymaires encore jeunes; mais elles en diffèrent toujours par leur prolongement périphérique ; en effet, dans les cellules névrogliques épendymaires, ce prolongement est gros, verruqueux, se divise, en entrant dans la substance blanche, pour donner des branches très épineuses qui toutes se terminent, par des boutons coniques, à la surface de la moelle, sous la pie-mere. La jeune cellule nerveuse à connexions épendymaires peut être comparée à la cellule bipolaire sensorielle de la peau du ver de terre (p. 785), à la cellule bipolaire de la muqueuse olfactive des vertébrés (fig. 398, 399 ; p. 918), et en effet, le canal de l'épendyme est, au point de vue embryologique, l'homologue de la peau aussi bien que de la muqueuse olfactive.

veloppent et lui forment une *capsule* connue depuis longtemps, mais dont on avait d'abord été embarrassé pour interpréter la nature (*a*, fig. 335, p. 779). On considérait cette capsule, munie de noyaux, comme appartenant à la cellule ganglionnaire, à laquelle elle était étroitement appliquée, comme si elle avait été produite par elle ; et, d'autre part, par leur nombre et leurs dispositions, ces noyaux (fig. 336) ne pouvaient guère faire penser à une homologie quelconque entre eux et la gaine de Schwann, surtout quand on ne connaissait pas la signification morphologique de cette gaine. Mais déjà les dispositions réelles deviennent plus nettes, comme l'a montré Ranvier, sur des ganglions durcis par le bichromate d'ammoniaque, car le corps protoplasmique de la cellule ganglionnaire se rétracte (*n*, fig. 367), se détache de la capsule, qui apparaît alors formée de cellules (plates, endothéliformes) placées côte à côte. Or cette enveloppe cellulaire (*e*, fig. 367) se poursuit, sur la fibre nerveuse qui émane de la cellule, en se confondant avec la membrane de Schwann. Les noyaux, dit Ranvier, de cette capsule sont donc des équivalents du noyau du segment interannulaire ; cette capsule correspond à un segment interannulaire disposé autour de la cellule, ou, pour mieux dire, à toute une série de segments interannulaires, courts et tassés ; en effet, au lieu d'un seul noyau, il y en a ici un grand nombre, et de plus ces noyaux ne sont pas compris dans une lame protoplasmique commune à tous, mais à chaque noyau correspond un corps cellulaire distinct (fig. 367).

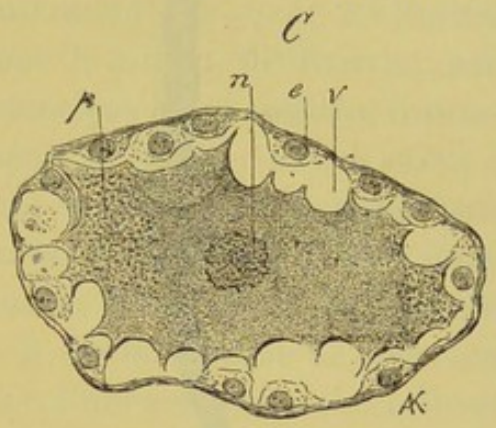


Fig. 367. — Capsule des cellules ganglionnaires.

Cellule nerveuse d'un ganglion lombaire du chien, observée dans une coupe faite après durcissement du ganglion par le bichromate d'ammoniaque. — *n*. Noyau de la cellule nerveuse. — *p*. Amas pigmentaire. — *v*. Vacuole. — *e*. Cellules endothéliales de la capsule (Ranvier).

Cellules homologues des segments interannulaires.

Ces dispositions se trouvent réalisées d'une manière plus simple et pour ainsi dire schématique pour les cellules du ganglion du nerf acoustique chez les poissons. Ce ganglion, homo-

Cas démonstratif du ganglion acoustique des poissons,

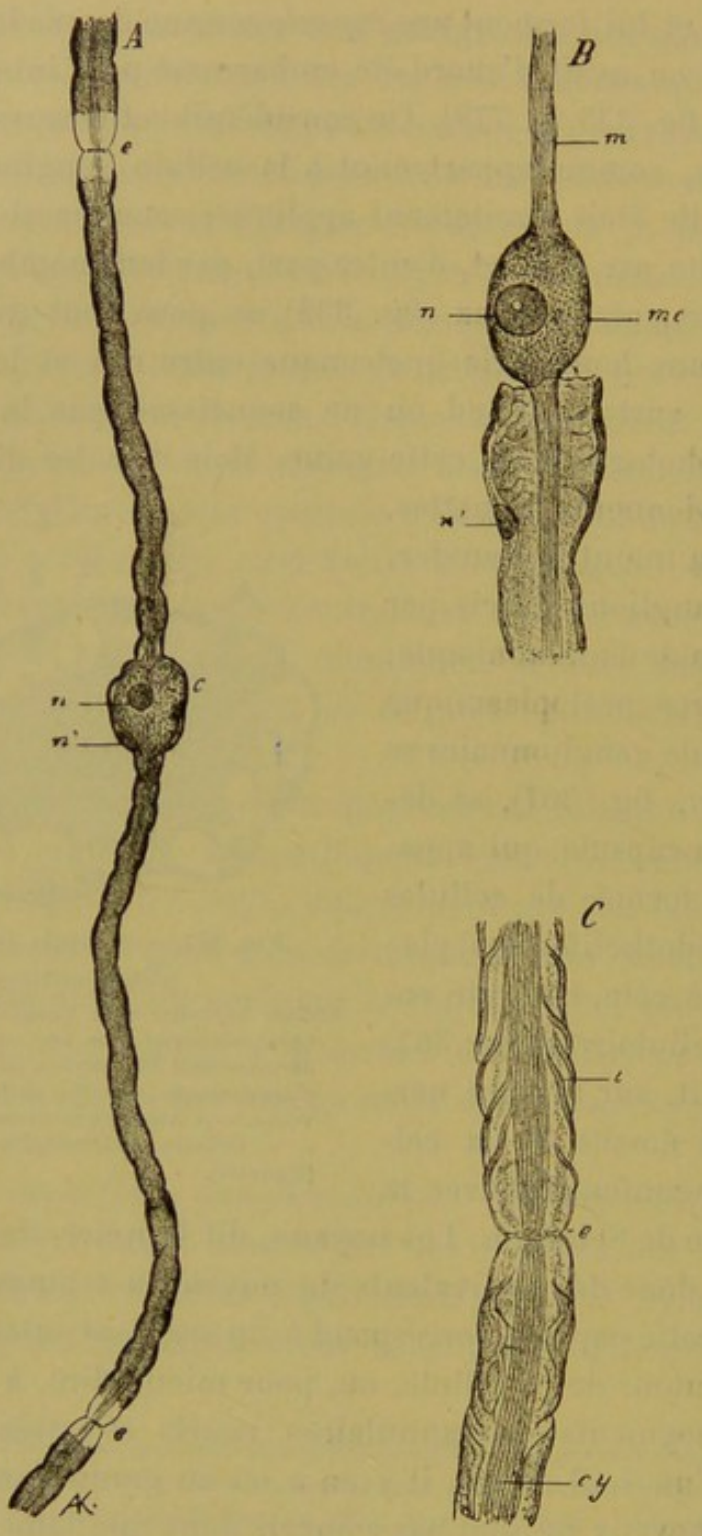


Fig. 368. — Fibres nerveuses du nerf acoustique du brochet.

A. Un tube nerveux de la branche sacculaire, avec sa cellule ganglionnaire, *c*. — *e*. Étranglement annulaire. — *n'*. Noyau du segment interannulaire qui se trouve au niveau de la cellule ganglionnaire.

B. Une des cellules ganglionnaires du nerf sacculaire, vue à un plus fort grossissement et presque entièrement dégagée (*mc*) de sa gaine de myéline. — *m*. Cylindre-axe. — *n*. Noyau de la cellule nerveuse. — *n'*. Noyau du segment interannulaire dans lequel la cellule ganglionnaire est comprise.

C. Un tube nerveux au niveau d'un étranglement annulaire, vu à un grossissement encore plus fort. — *e*. Etranglement. — *cy*. Cylindre-axe. — *i*. Incisures de la myéline (Ranvier).

logue d'un ganglion rachidien, est formé de petites cellules bipolaires. Or, ici la capsule est réduite à *une seule cellule*, qui représente un véritable segment interannulaire, et ce segment interannulaire a produit de la myéline au niveau même de la cellule, qui apparaît ainsi comme un simple renflement du cylindre-axe, avec toutes les enveloppes qu'a ce cylindre-axe dans une fibre nerveuse à myéline. Cette disposition, dont la signification morphologique est si éclatante, a été découverte par Ranvier. Comme le montre la fig. 368 en A, la cellule bipolaire (*c*) du ganglion acoustique des poissons (brochet) est située au milieu d'un segment interannulaire (en *ee*, les limites de ce segment). « Si elle en occupe le milieu, dit Ranvier, son noyau (*n*, fig. 368) ne doit cependant pas être considéré comme l'équivalent du noyau du segment. Ce dernier noyau existe à part (en *n'*, fig. 368) ; on le retrouve au-dessous de la membrane de Schwann, entre cette membrane et le corps de la cellule nerveuse. » — Un accident heureux de dissociation est celui qui est représenté dans la figure 368, B. La membrane de Schwann ayant été déchirée au niveau de la cellule nerveuse (*mc*), celle-ci se montre à peu près complètement isolée, en relation avec le cylindre-axe (*m*) qui la traverse, tandis que la gaine de Schwann doublée de son protoplasma, au sein duquel se trouve le noyau (*n'*) du segment interannulaire, se montre comme une capsule.

Et des mammifères.

Chez les mammifères, les cellules du ganglion acoustique (CN, fig. 396, p. 911) sont également bipolaires et présentent les mêmes particularités que chez les poissons, avec cette différence que la couche de myéline de la fibre nerveuse ne se poursuit pas sur la cellule, mais s'arrête au niveau de ses pôles ; la membrane de Schwann et le protoplasma qui la double se poursuivent seuls sur la cellule nerveuse.

CHAPITRE XL

RAPPORTS GÉNÉRAUX DES NEURONES DANS LES CENTRES NERVEUX

Pour terminer l'histoire des éléments nerveux, nous devons aborder une série de questions dont l'étude complète ne peut être faite, pour la plupart d'entre elles, qu'à propos de l'*anatomie microscopique* des centres nerveux et des organes des sens. Nous ne donnerons donc ici que les détails nécessaires pour compléter la notion générale des *neurones* et de leurs enchaînements ou articulations; nous les donnerons d'une manière souvent schématique, en ce sens que nous ne décrirons pas toutes les particularités que présentent les neurones dans les centres et à la périphérie, mais que parmi ces particularités, nous choisirons celles qui sont les plus essentielles et d'une signification morphologique plus générale, au point de vue histologique. A cet effet, nous étudierons d'abord certaines dispositions des neuromes dans les centres nerveux, puis nous passerons en revue les divers modes de terminaisons (périphériques) des nerfs[1].

Le présent chapitre sera consacré à la première de ces questions.

Énumération des neurones précédemment étudiés,

Nous avons déjà décrit (p. 817) les neurones sensitifs et moteurs périphériques et leurs articulations, puis (p. 830) les neurones sensitifs et moteurs centraux et leurs articulations, c'est-à-dire que nous avons vu comment est constitué d'une part l'arc nerveux réflexe ou médullaire (AR_1, fig. 360), et d'autre part l'arc nerveux sensitivo-moteur cérébral ou volontaire (AR_2, fig. 360). Ces notions essentielles doivent être complétées par l'étude de *neurones d'association*, dont les uns sont disposés de manière à relier divers arcs réflexes ou mé-

1. A. Van Gehuchten, *Le système nerveux de l'homme*. Lierre, 1893.

dullaires entre eux (neurones médullaires d'association), les autres de manière à relier divers arcs nerveux cérébraux (neurones cérébraux d'association). — D'autre part, les centres nerveux ne se composent pas seulement du cerveau et de la moelle, mais encore d'autres centres surajoutés, parmi lesquels le cervelet occupe la première place, ne fût-ce que par sa masse et sa disposition bien circonscrite. Aussi certains neurones sont-ils enchaînés ou articulés de manière à former des *arcs cérébelleux*, et entre ces arcs cérébelleux sont également des neurones d'association.

Et des neurones qu'il reste à voir.

L'ordre que nous devons suivre est donc celui-ci : 1° neurones d'association médullaires; 2° neurones d'association cérébraux; 3° neurones des arcs cérébelleux; 4° neurones d'association cérébelleux.

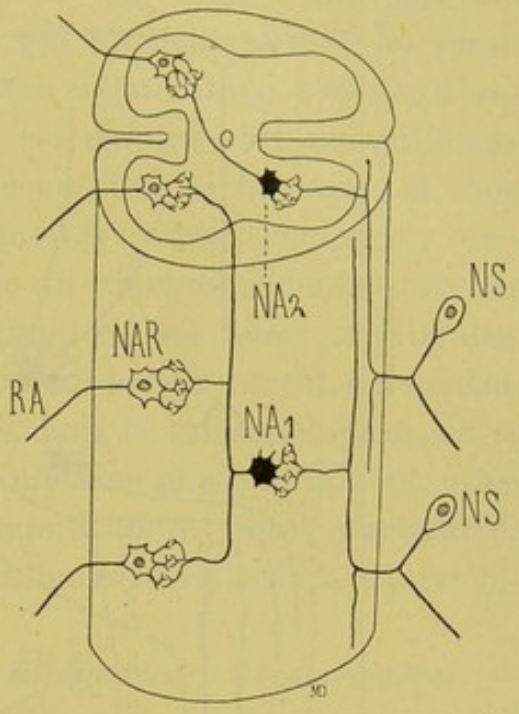


Fig. 369. — Deux neurones d'association médullaires (leur corps cellulaire est figuré en noir, pour bien le distinguer du corps cellulaire des autres neurones).

NA¹. Neurone d'association tautomère. — NA². Neurone hétéromère. — NAR. Neurones radiculaires ou neurones moteurs périphériques (cellules motrices des cornes antérieures, donnant naissance aux cylindres-axes des racines antérieures, RA). — NS. Cellules des ganglions spinaux (neurones sensitifs périphériques). — Comparer cette figure avec la fig. 358, p. 823.

Neurones d'association médullaires. — Dans tout ce qui précède (p. 774 et 817) nous n'avons encore appris à connaître, dans l'axe gris médullaire, qu'une seule espèce de cellules nerveuses, les grandes cellules multipolaires de la corne antérieure (CM, fig. 358, p. 823; et NAR; fig. 369), c'est-à-dire ce qu'on nomme les neuromes moteurs périphériques, lesquels sont le point de départ des fibres nerveuses des racines antérieures des nerfs spinaux (RA, fig. 369); c'est pourquoi on leur donne aussi le nom de *neurones radiculaires*, pour les distinguer de ceux qu'il nous reste à étudier. En effet, la substance grise de la moelle, dans les cornes antérieures, dans les

Neurones radiculaires.

cornes postérieures, et dans les régions intermédiaires aux deux cornes, renferme encore un grand nombre de corps cellulaires d'autres neurones; ceux-ci sont le point de départ de fibres cylindre-axiles qui ne vont pas dans les racines des nerfs spinaux, mais qui constituent essentiellement les cordons blancs

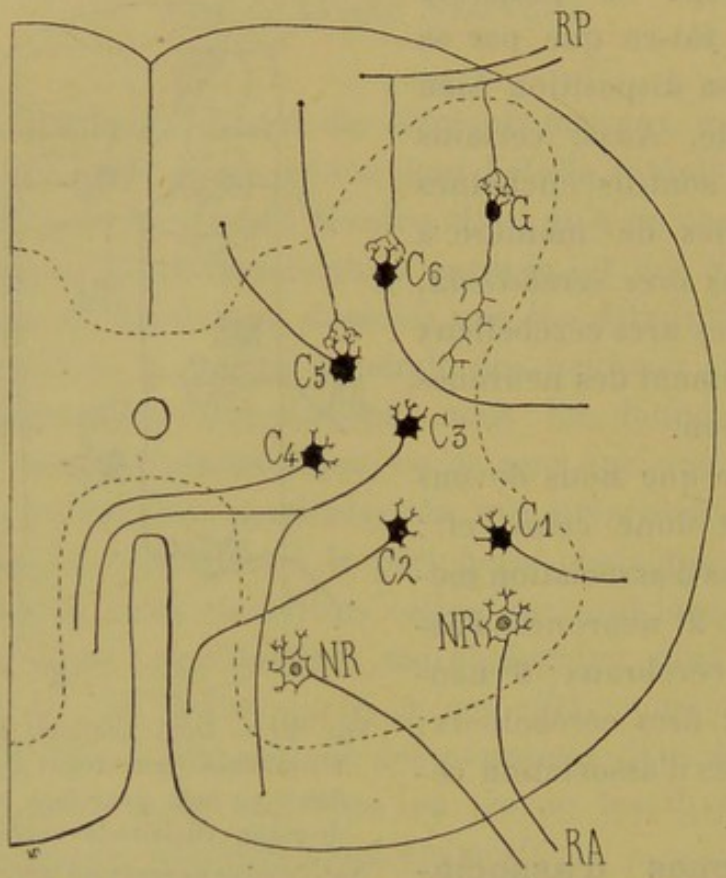


Fig. 370. — Schéma, d'après van Gehuchten, des neurones d'association médullaires.

C^1, C^2, C^5, C^6. Neurones d'association tautomères. — C^4. Neurone hétéromère. — C^3. Neurone hécatéromère. — G. Cellule de Golgi.

Pour les neurones G, C^5 et C^6 on a figuré l'articulation de leurs prolongements de protoplasma avec les ramifications terminales des collatérales des cylindres-axes des neurones sensitifs périphériques : en RC, racines postérieures formées par ces cylindres-axes.

NR. Neurones radiculaires, donnant naissance aux cylindres-axes des racines antérieures (RA).

longitudinaux et même transversaux (commissures blanches) de la moelle; on peut donc, avec Cajal, les désigner sous le nom de *neurones cordonaux* (par opposition aux neurones radiculaires). De ces neurones cordonaux, les uns font partie des arcs cérébelleux, les autres sont des *neurones d'association médullaires;* nous n'étudierons pour le moment que ces derniers.

Et neurones *cordonaux.*

Ces neurones d'association médullaires sont épars dans toutes les régions de la substance grise de la moelle. La figure 369 représente les dispositions de deux d'entre eux pris comme types. Nous porterons particulièrement notre attention sur celui qui est figuré en NA1. Son corps cellulaire émet deux ordres de prolongements : — Ce sont, d'une part des prolongements de protoplasma qui s'articulent avec les ramifications terminales d'une branche collatérale (p. 830) des fibres des racines postérieures. — C'est d'autre part un prolongement cylindre-axe qui presque aussitôt se bifurque, et dont les deux branches, arrivées dans les cordons blancs, s'y revêtent de myéline, prennent l'une un trajet ascendant, l'autre un trajet descendant (fig. 369), émettent des fibres collatérales, puis, après un parcours plus ou moins long, rentrent, à nouveau, ainsi que ces fibres collatérales, dans la substance grise, en se dépouillant de leur gaine de myéline et s'y terminent, ainsi que leurs collatérales, par des ramifications libres s'articulant avec des neurones moteurs (radiculaires) placés à divers niveaux (NAR).

Type de neurones d'association médullaires.

Neurones dits tautomères, hétéromères, hécatéromères. — Dans un schéma (fig. 370) qui, sur une coupe transversale de la moelle, nous montre un certain nombre de ces neurones cordonaux d'association épars dans le champ de la substance grise, on voit que leur prolongement cylindre-axe se comporte différemment, de l'un à l'autre, se rendant tantôt dans un cordon blanc de la moitié correspondante de la moelle (C1, C2, C5, C6), tantôt dans un cordon de la moitié opposée (C4), tantôt se divisant de manière que l'une des branches de bifurcation est destinée à un cordon blanc de la moitié correspondante et l'autre à un cordon blanc de l'autre côté (C3). Van Gehuchten a proposé de donner aux premiers le nom de neurones médullaires *tautomères* (ταυτος, même ; μερος, partie, moitié) pour préciser ce fait que leur corps cellulaire, leur cylindre-axe et les terminaisons de celui-ci demeurent dans une même moitié de la moelle ; telle est aussi la disposition du neurone NA 1 de la figure 369 ; il donne aux seconds le nom de neurones médullaires *hétéromères* (ἑτερος, différent), puisqu'ils sont caracté-

Leur prolongement axile reste dans le même côté de la moelle (*tautomères*).

Ou va au côté opposé (*hétéromères*).

risés par ce fait que leur cylindre-axe passe et se termine dans une moitié de la moelle différente de celle où siège le corps cellulaire; telle est aussi la disposition du neurone NA2 de la figure 369 ; et enfin il appelle les troisièmes neurones (C3, fig. 370) *hécatéromères*, puisque leur cylindre-axe, par sa bifurcation, se rend et se termine à la fois dans les deux moitiés de la moelle, et dans celle où est situé le corps cellulaire et dans celle qui est du côté opposé. Malgré sa singularité apparente, cette nomenclature est intéressante et mérite d'être conservée, car elle résume nettement ces dispositions compliquées, et elle nous rendra ultérieurement service.

Ou des deux côtés (*hécatéromères*).

Nous venons de voir que ces neurones sont articulés, par leurs prolongements de protoplasma, ou prolongements cellulipètes (p. 867), avec les terminaisons collatérales des fibres des racines postérieures et cordons postérieurs (RP, fig. 370), c'est-à-dire avec les neurones sensitifs périphériques (NS, fig. 369); qu'ils sont articulés d'autre part, par leurs prolongements cylindres-axes, avec divers étages de neurones moteurs périphériques (neurones radiculaires). On voit donc qu'ils méritent bien leur nom de *neurones d'association* puisqu'ils établissent des relations entre divers étages des conducteurs de la sensibilité et divers étages d'où part le mouvement. — Ainsi s'explique qu'un réflexe, selon l'intensité de l'excitant, suivant l'éta d'excitabilité des centres, puisse ne se manifester comme mouvement qu'au niveau et du côté seulement de la racine postérieure excitée, ou s'irradier sur des nerfs moteurs situés plus bas et plus haut, et même enfin s'irradier dans l'autre côté du corps (voir dans les traités de physiologie les *lois des réflexes :* loi de l'unilatéralité, de la symétrie, de l'irradiation).

Ils sont bien réellement d'*association*.

Mais outre ces neurones qui associent une racine postérieure à divers neurones moteurs, et qui peuvent être dits d'association inter-sensitivo-motrice (réflexe), il en est, et particulièrement parmi ceux qui siègent dans la corne antérieure, qui associent entre eux divers étages de neurones moteurs, et qui, par suite, peuvent être dits d'association inter-motrice; tels seraient par exemple les neurones C1 et C2 de la figure 370. Nous n'avons pas, sur la figure, représenté les articulations des pro-

Diverses formes d'associations.

longements de protoplasma de ces neurones, articulations qui se feraient avec les ramifications de collatérales venues du cylindre-axe des neurones radiculaires (NR), tandis que, pour quelques associations inter-sensitivo-motrices (C5, C6), nous avons représenté leurs rapports, mieux connus et plus faciles à déterminer, avec les terminaisons des collatérales des fibres des racines et cordons postérieurs.

Cellules de Golgi. — Les neurones d'association médullaires ne sont pas tous cordonaux, c'est-à-dire que tous ne possèdent pas un cylindre-axe à long trajet, sortant de la substance grise, pour aller prendre part, sur une plus ou moins grande longueur, à la constitution des cordons blancs de la moelle. Il en est, particulièrement dans la corne postérieure, qui ont un cylindre-axe court, se subdivisant, aussitôt après son origine, en ramifications terminales, qui ne sortent pas de la substance grise; par opposition aux précédents, qui sont des neurones d'association à cylindre-axe long, on pourrait les nommer neurones d'association à cylindre-axe court; comme ces éléments ont été reconnus par Golgi et bien étudiés par lui, on leur donne en général le nom de *cellules de Golgi* (G, fig. 370).

Neurones à cylindre-axe court.

Neurones d'association cérébraux. — Jusqu'à présent nous n'avons encore signalé dans l'écorce cérébrale que les cellules pyramidales dont le cylindre-axe descend dans la moitié opposée de la moelle (p. 830 et fig. 360) et que nous avons appris à connaître comme *neurones moteurs centraux* (p. 830). Mais, d'une part, toutes les cellules pyramidales n'envoient pas leur cylindre-axe à la moelle, et d'autre part il y a encore dans l'écorce cérébrale, outre les cellules pyramidales, d'autres cellules dont les prolongements cylindres-axes ne descendent pas dans la moelle.

Tous ces éléments, dont les cylindres-axes restent dans les hémisphères cérébraux, sont des neurones d'association cérébraux. Comme dans la moelle, les uns sont à cylindres-axes courts (analogues aux cellules de Golgi), les autres à cylindres-axes longs. — Nous ne nous arrêterons pas sur les premiers, dont les cylindres-axes ne sortent pas de la substance grise, et se ramifient en établissant des relations à courte

Neurones dont les cylindres-axes restent dans les hémisphères cérébraux.

distance, soit entre des régions très voisines de cette substance, soit entre les divers étages de cellules pyramidales d'une même région. — Nous insisterons au contraire sur les seconds, dont les cylindres-axes sortant de la substance grise, et prenant part, pendant un trajet souvent très étendu, à la constitution de la substance blanche centrale de l'hémisphère (gaine de myéline autour de ces cylindres-axes), rentrent en fin de compte dans la substance grise d'une région plus ou moins éloignée, ils s'y terminent, après avoir perdu leur gaine de myéline, en ramifications libres au contact des cellules nerveuses de cette dernière région.

Ces *neurones d'association cérébraux* unissent soit diverses parties d'un hémisphère (par exemple la région frontale à la région occipitale), soit un hémisphère à l'autre (fibres cylindres-axes passant par le corps calleux ou par la commissure blanche antérieure des hémisphères). R. Cajal en a fait une remarquable étude. « La quantité et la longueur extraordinaire de ces fibres, dit-il, et leur mélange intime avec les fibres qui vont du cerveau à la moelle, rendent, chez l'homme et les grands mammifères, tout à fait impossible la poursuite de l'une d'elles; c'est pourquoi il est de tout point nécessaire d'étudier à cet égard de petits cerveaux (rat, chauve-souris, souris, etc.), non seulement à cause de la petitesse relative des distances, mais encore parce que les systèmes de fibres d'association y apparaissent dans certaines régions parfaitement délimitées. » En effet, sur des coupes épaisses d'encéphale de rat nouveau-né, traitées par la méthode de Golgi, et éclaircies au baume du Canada, on peut suivre sur toute leur étendue ces neurones d'association (corps cellulaire avec ses divers prolongements), c'est-à-dire obtenir des préparations dont les figures 371 et 372 reproduisent les dispositions principales.

Conditions spéciales pour parvenir à bien voir ces neurones.

Types tautomères, hétéromères, hécatéromères. — La figure 371, d'après R. Cajal, nous représente des neurones d'association cérébraux, établissant des relations entre l'extrémité antérieure et l'extrémité postérieure d'un même hémisphère (neurones tautomères) : ces neurones sont ici des cellules pyramidales. On voit par exemple en A une cellule pyramidale située dans la

substance de la partie antérieure ou frontale (AA) de l'hémisphère. Le cylindre-axe, qui part de sa base, sort de la substance grise, prend part à la constitution de la substance blanche centrale, et se dirige d'avant en arrière pour aboutir jusqu'à l'extrémité postérieure (PP) de l'hémisphère (en B). Pendant ce trajet il émet diverses branches collatérales (D,C); celles-ci, aussi bien que l'extrémité terminale (B) du cylindre-axe lui-même, rentrent dans la substance grise et s'y terminent par des

Neurones dont le cylindre-axe se termine dans l'hémisphère où est le corps cellulaire.

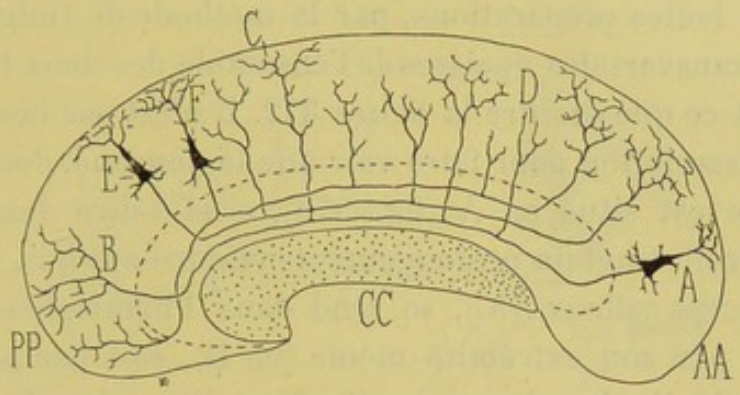


Fig. 371. — Neurones d'association cérébraux pour les diverses parties d'un même hémisphère (d'après Cajal) ; schéma d'une coupe antéro-postérieure d'un hémisphère de souris.

AA. Extrémité antérieure. — PP. Extrémité postérieure de cet hémisphère. — CC. corps calleux.

A. Cellule pyramidale dont le cylindre-axe se rend dans la région occipitale (en B) en émettant sur son trajet les collatérales C et D.

E et F. Deux autres neurones d'association disposés en sens inverse, c'est-à-dire ayant leurs corps cellulaires (cellules pyramidales) dans la région occipitale, et les terminaisons de leurs cylindres-axes dans la région frontale ; on voit de plus que la cellule F a un cylindre-axe bifurqué, et qu'une de ces branches demeure dans la région occipitale.

ramifications libres (en C et D) au contact des panaches de cellules pyramidales, non représentées ici, et qui ont la signification de neurones moteurs centraux. — En E et F sont représentés deux autres neurones d'association cérébraux ; ils sont disposés comme le précédent, mais en sens inverse. On remarquera de plus que le neurone figuré en F a un cylindre-axe bifurqué, dont une branche, la plus courte, se rend à la région postérieure, tandis que l'autre, la plus longue, gagne l'extrémité antérieure de l'hémisphère. On voit donc que ces neurones d'association sont à tous égards analogues à ceux de la moelle. Dans les exemples choisis (fig. 371) le cylindre-axe demeure dans

le même hémisphère que celui où siège le corps cellulaire ; pour employer la nomenclature que Van Gehuchten a appliquée à la moelle (neurones médullaires tautomères, p. 867) nous pouvons donc dire qu'il s'agit de neurones cérébraux *tautomères*.

Neurone *tautomère*.

Il y a aussi des neurones d'association cérébraux dont le cylindre-axe se rend dans l'hémisphère opposé à celui où siège le corps cellulaire ; ces cylindres-axes passent alors par le corps calleux ou par la commissure antérieure. On en obtient également de belles préparations, par la méthode de Golgi, sur des coupes transversales épaisses de l'ensemble des deux hémisphères. C'est ce que montre la figure 372. Il n'est pas besoin d'une longue description pour faire voir que le neurone, dont le corps cellulaire est situé en A (fig. 372), c'est-à-dire dans l'hémisphère droit, émet un prolongement cylindre-axe qui, suivant la voie du corps calleux (CC), se rend dans l'hémisphère opposé, où, soit par son extrémité même (en B), soit par ses collatérales (B′, B′), il se termine en ramifications libres dans la substance grise. Le nom de neurone cérébral *hétéromère* lui convient donc. — Mais on voit aussi, en H, une cellule pyramidale dont le cylindre-axe se divise, en sortant de la substance grise, en deux branches : l'une, la plus longue, se rend dans l'hémisphère opposé, l'autre demeure et se termine dans l'hémisphère où siège sa cellule d'origine ; cet ensemble forme donc un neurone d'association cérébral *hécatéromère* (voir p. 868), d'après le nom adopté pour les neurones médullaires qui présentent la même disposition.

Associations entre les deux hémisphères.

Neurones *hétéromères*,

Et *hécatéromères*.

Cette figure 372 nous présente encore quelques détails intéressants quant à la morphologie générale des neurones, relativement à leur prolongement cylindre-axe. On voit en G une cellule pyramidale dont le cylindre-axe affecte purement et simplement un trajet descendant ; il se rend à la moelle épinière ; cette cellule pyramidale est un neurone moteur central typique, tel que nous l'avons précédemment étudié (p. 831). Mais à côté, en C, est une cellule pyramidale dont le cylindre-axe, arrivé dans la substance blanche, se bifurque : l'une des branches (E) prend un trajet descendant, comme le

cylindre-axe précédent, et se rend en effet à la moelle ; l'autre, dite *collatérale* de cylindre-axe, se dirige horizontalement de l'hémisphère droit à l'hémisphère gauche où elle se termine (en D) comme le cylindre-axe d'un neurone d'association. Nous voyons donc que, par son ensemble, cette cellule C représente à la fois un neuro-moteur central et un neurone d'association cérébral. Dans l'espèce, c'est, à ce dernier égard, un neurone cérébral *hétéromère*. Mais on trouve aussi des cellules pyramidales dont le cylindre-axe, au début de son trajet descendant, émet une

Neurones mixtes (moteurs et d'association).

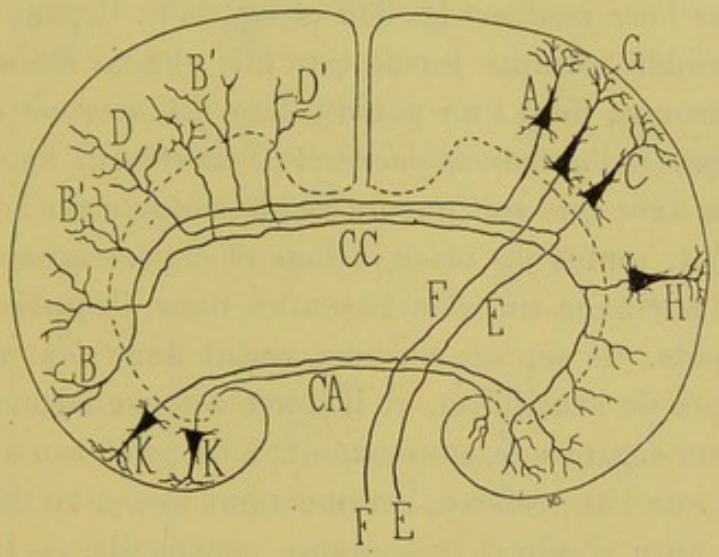


Fig. 372. — Neurones d'association cérébraux unissant les deux hémisphères (d'après Cajal).

CC. Région du corps calleux. — CA. Région de la commissure antérieure. — FE. Région des pédoncules cérébraux.

collatérale qui bientôt se subdivise elle-même pour se terminer en partie dans le même hémisphère, en partie dans l'hémisphère opposé. Ces neurones sont donc à la fois neurones moteurs centraux d'une part, et d'autre part neurones d'association cérébraux soit *tautomères*, soit *hécatéromères*.

Des dispositions semblables ont été signalées dans la moelle épinière. Là aussi on voit le cylindre-axe d'un neurone moteur périphérique (cellule radiculaire, ou grande cellule multipolaire des cornes antérieures), peu après son origine, former une bifurcation ou émettre des collatérales, lesquelles, au lieu de devenir, comme le reste du cylindre-axe, fibre de racine

antérieure, rentrent dans la substance grise pour y établir (soit directement, soit par l'intermédiaire de neurones d'association) des relations avec d'autres neurones moteurs situés plus haut ou plus bas. Nous n'avons pas insisté sur cette particularité de collatérales d'association du cylindre-axe des neurones moteurs périphériques, parce que cette question a peut-être besoin d'être l'objet de nouvelles recherches de contrôle, mais nous y avons cependant fait une allusion suffisante en parlant (p. 868) des associations inter-motrices.

Collatérales du cylindre-axe d'un neurone moteur.

Arc cérébelleux. — L'arc cérébelleux est exactement calqué sur l'*arc cérébral* (p. 830 et fig. 360). Il peut être également considéré comme formé par une chaîne élémentaire de deux neurones, dont l'un pourra être dit *neurone cérébelleux périphérique*, et l'autre *neurone cérébelleux central* (fig. 373 et 374).

Le cervelet est le centre de l'équilibration.

Si peu fixée que soit encore la physiologie sur les fonctions du cervelet, toutes les observations et expériences concordent pour lui attribuer un rôle essentiel dans l'équilibration des mouvements. Ce centre nerveux reçoit donc des impressions des organes de sensibilité, et il émet des excitations qui vont aboutir aux organes de mouvement ; à cet effet son arc nerveux est greffé sur l'arc réflexe, comme nous avons vu déjà (p. 831) que l'est l'arc cérébral (volontaire, conscient). — C'est-à-dire que des deux neurones dont l'enchaînement forme cet arc, l'un a son corps cellulaire situé dans la moelle, où il s'articule avec le neurone sensitif périphérique par ses prolongements de protoplasma, tandis que son prolongement cylindre-axe monte jusque dans la substance grise du cervelet ; c'est le *neurone cérébelleux périphérique*. — Le corps cellulaire de l'autre est situé dans l'écorce grise du cervelet, où, par ses prolongements de protoplasma il s'articule avec la terminaison du cylindre-axe du neurone précédent, tandis que son propre cylindre-axe descend dans la moelle pour s'articuler avec les neurones moteurs périphériques : c'est le *neurone cérébelleux central*.

Arc cérébelleux greffé sur l'arc réflexe.

Chaîne de deux neurones.

Le premier reçoit des neurones sensitifs périphériques certaines excitations qu'il conduit, en direction centripète, vers le cervelet ; reçues, élaborées, combinées (neurones d'association cérébelleux, voir ci-après), ces impressions sont réfléchies, par

le second, en direction centrifuge, vers les neurones moteurs périphériques dont elles équilibrent les actions. Le neurone cérébelleux périphérique est donc homologue des neurones sensitifs centraux ; le neurone cérébelleux central homologue

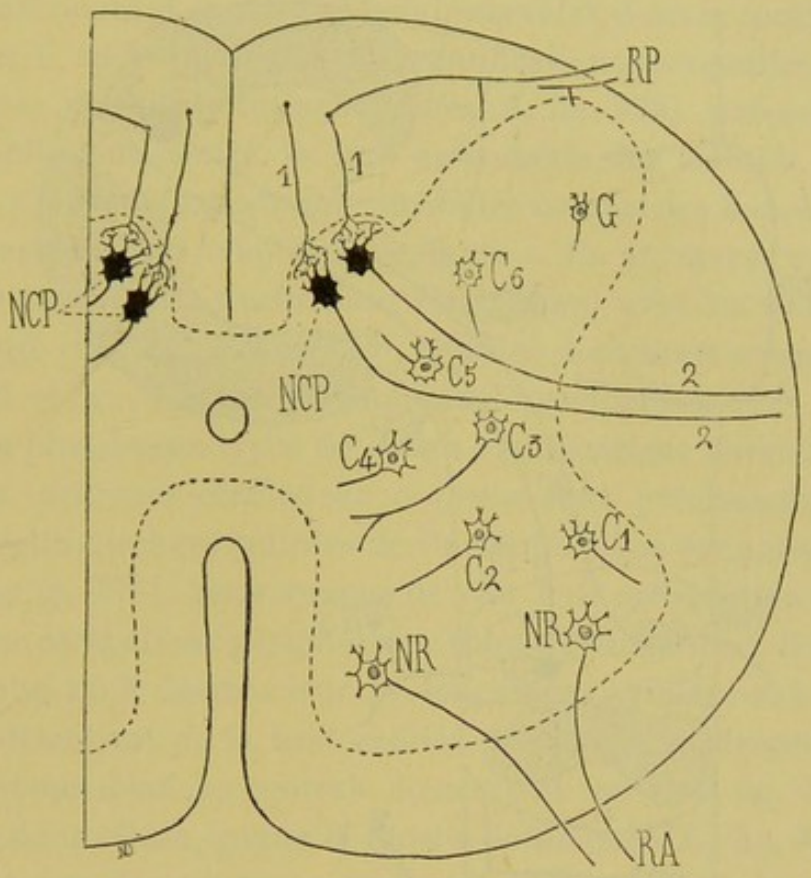


Fig. 373. — Schéma des neurones cérébelleux périphériques, figurés en noir, pour les distinguer des neurones d'association médullaire et des neurones radiculaires (d'après van Gehuchten).

Cette figure est une répétition de la figure 370, p. 866, à laquelle sont ajoutés deux neurones cérébelleux périphériques.

NCP. Corps cellulaires de deux neurones cérébelleux périphériques (cellules nerveuses de la colonne de Clarke) ; leurs prolongements de protoplasma s'articulent avec les ramifications terminales de collatérales (1, I) des neurones sensitifs périphériques (cellules des ganglions spinaux) ; leurs prolongements cylindres-axes (2, 2) se rendent dans les cordons latéraux, pour monter dans le cervelet (voir fig. 374).

Pour les autres lettres, voir la fig. 370.

du neurone moteur central ; leur articulation se fait dans l'écorce cérébelleuse, comme l'articulation des neurones sensitifs centraux et des neurones moteurs centraux se fait dans l'écorce cérébrale (comparer les fig. 360 et 374).

Les *neurones cérébelleux périphériques* ont pour corps cellulaires des éléments multipolaires placés à la partie interne de

Les cellules de Clarke sont les neurones cérébelleux périphériques.

la base de la corne postérieure, où, par leur ensemble, ils forment ce qu'on nomme la *colonne de Clarke* (fig. 373 en NCP); nous les nommerons donc *cellules de Clarke*. — Par leurs pro

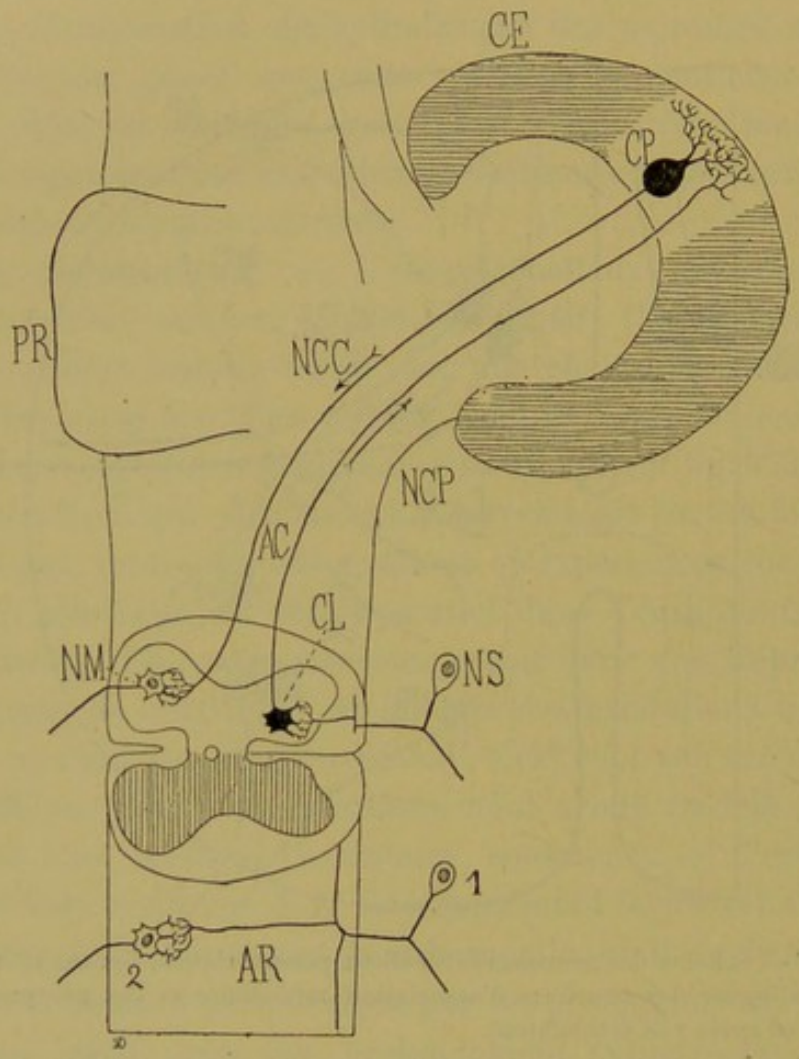


FIG. 374. — Schéma des neurones cérébelleux (en noir) ; à la partie inférieure de la figure est rappelé l'*arc réflexe*, pour le comparer à l'arc cérébelleux.

PR. Protubérance annulaire. — CE. Écorce grise du cervelet.

AR. L'arc réflexe et ses deux neurones, le sensitif périphérique (1) et le moteur périphérique (2).

AC. L'arc cérébelleux, formé du neurone cérébelleux périphérique (CL. Cellule de la colonne de Clarke ; NCP, son cylindre-axe) et du neurone cérébelleux central (CP, cellule de Purkinje ; NCC, son cylindre-axe). — Ces deux neurones s'articulent dans l'écorce cérébelleuse ; ils s'articulent d'autre part, le premier avec le neurone sensitif périphérique (NS), le second avec le neurone moteur périphérique (NM).

longements de protoplasma richement dichotomisés, ces cellules se mettent en rapport de contiguïté avec les terminaisons collatérales (1,1) des fibres des racines postérieures (RP) ou des cordons postérieurs. — Leur prolongement cylindre-axe se

dirige, à travers la substance grise de la moelle, transversalement en dehors, et arrive ainsi dans les cordons blancs latéraux de la moelle (en 2,2, fig. 373); là, le cylindre-axe, revêtu de myéline, se recourbe vers le haut et monte (fig. 374) pour, arrivé vers le bulbe, prendre la voie des pédoncules cérébelleux inférieurs et se rendre dans le cervelet, dans la couche grise duquel il se termine par des ramifications auxquelles Cajal a donné le nom de *fibres grimpantes* (2, fig. 375), parce qu'elles « s'appliquent contre la tige ascendante des cellules de Purkinje, s'élevant par son intermédiaire comme les lianes le long des branches d'un arbre des tropiques ». En un mot ce cylindre-axe se termine en s'articulant étroitement avec les cellules de Purkinje (CP, fig. 374 et 375), cellules dont nous avons décrit (p. 779 et fig. 334) les prolongements protoplasmiques comme un des plus beaux types de riches ramifications nerveuses.

Trajet ascendant du cylindre-axe de ces neurones.

Sa terminaison en *fibre grimpante*.

Les *neurones cérébelleux centraux* ont précisément pour corps cellulaires ces cellules de Purkinje. Nous connaissons ces cellules (p. 779); nous venons de voir leur articulation avec le neurone cérébelleux périphérique (fibres grimpantes). Il ne nous reste plus qu'à décrire leur prolongement cylindre-axe. Celui-ci, se détachant de la base renflée de la cellule, descend dans la substance blanche centrale du cervelet (en 1, 1, fig. 375), et, revêtu de myéline, gagne la moelle épinière (NCC, fig. 374) où, entrant dans la substance grise, en se dépouillant de sa myéline, il se termine presque aussitôt par un bouquet de ramifications libres, au contact des prolongements de protoplasma d'une cellule multipolaire de la corne antérieure, c'est-à-dire d'un neurone moteur périphérique (NM, fig. 374).

Les cellules de Purkinje sont les neurones cérébelleux centraux.

Cette description nous résume les principales données acquises sur l'écorce du cervelet, et notamment sur ces éléments si remarquables dits cellules de Purkinje; mais nous ne devons pas cacher que cette description est très schématique et très incomplète. — Très schématique en ce qu'elle comble hypothétiquement certaines lacunes de nos connaissances positives; ainsi le cylindre-axe de la cellule de Clarke n'a jamais été suivi sur toute sa longueur, mais il est cependant infiniment probable, de par l'étude des dégénérescences des *cordons cérébel-*

Caractère schématique de ces descriptions.

leux de la moelle, que c'est bien lui qui se termine par les fibres grimpantes. — Très incomplète en ce que nous avons laissé de côté divers éléments cellulaires du cervelet dont la signification est inconnue, et qui par suite ne sauraient figurer dans un schéma.

Autres neurones cérébelleux.

Incomplètes et également schématiques seraient les quelques indications que nous pourrions donner sur les divers *neurones d'association cérébelleux;* c'est pourquoi nous nous attacherons à n'en décrire qu'une forme, remarquable par des dispositions très particulières, très bien connues, et très significatives au point de vue de la morphologie générale des neurones et de leur mode d'articulation (*neurones à corbeilles*).

Neurones d'association cérébelleux. — Dans l'écorce grise du cervelet, se trouvent les corps cellulaires de divers neurones dont le cylindre-axe n'est pas destiné à sortir du cervelet pour gagner d'autres centres nerveux, mais reste dans cet organe pour unir entre elles diverses de ses parties. — De ces neurones d'association, il en est certainement, comme pour le cerveau, qui unissent un lobe cérébelleux à l'autre, et qui sont ainsi *hétéromères*, ou même *hécatéromères*. Mais leurs dispositions sont à peine soupçonnées. Il en est sans doute aussi de *tautomères*, c'est-à-dire dont le cylindre-axe parcourt, revêtu de myéline, un trajet plus ou moins long dans la substance *blanche* centrale d'un lobe, ou même simplement d'une lamelle, pour établir une association entre diverses régions de substance grise; ceux-ci ont été également à peine entrevus. — Reste donc le dernier type de neurone d'association, celui dont le cylindre-axe, relativement court, *ne sort pas de la substance grise*, s'étend entre deux points voisins de l'écorce d'une lamelle et qui, par suite, est l'homologue de la cellule de Golgi de la moelle (p. 869, et fig. 370, en G). Ce dernier type est très répandu dans l'écorce cérébelleuse, et se présente sous plusieurs formes, parmi lesquelles nous n'en étudierons qu'une, la plus singulière et la mieux connue, que Cajal appelle *petites cellules étoilées* de l'écorce cérébelleuse; on peut leur donner aussi, leur description dira pourquoi, le nom plus significatif de *cellules à corbeilles*.

Divers neurones dont le cylindre-axe reste dans le cervelet.

Neurone à cylindre-axe court.

Nos connaissances sur ces cellules sont dues essentiellement à Cajal, et elles ont été le point de départ des conceptions actuelles sur les neurones et leur mode d'articulation. Aussi nous paraît-il juste de laisser sur ce point la parole à l'éminent histologiste espagnol. « Ce sont, dit Cajal, des corpuscules

Recherches de Cajal.

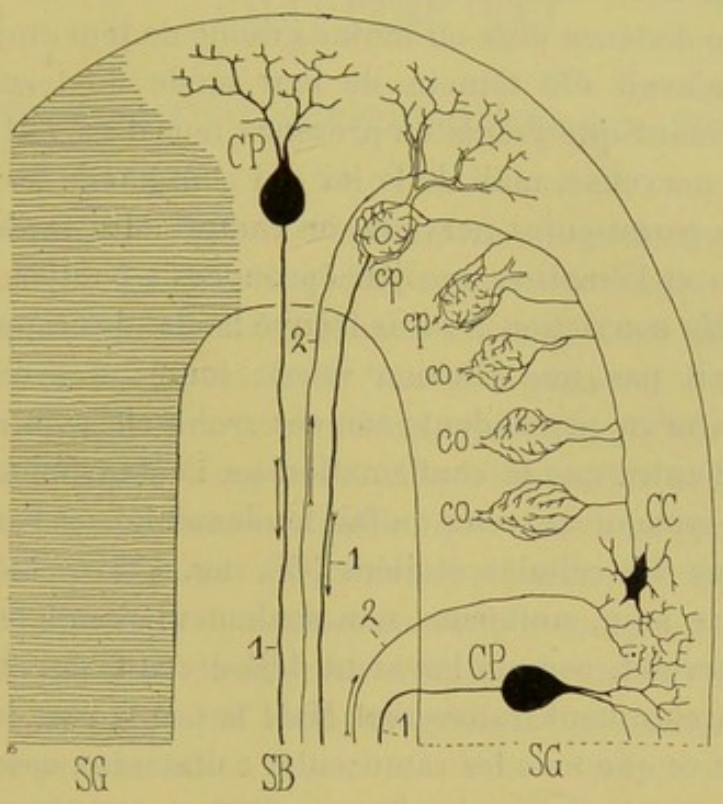


Fig. 375. — Schéma de quelques éléments de la substance grise corticale du cervelet.

SB. Substance blanche centrale. — SG. Substance grise corticale.

Dans la substance blanche sont figurés deux ordres de cylindres-axes : en 1, 1, cylindre-axe des cellules de Purkinje, c'est-à-dire partant du cervelet (fibres efférentes) ; en 2, 2, cylindre-axe de neurone cérébelleux périphérique (fibre grimpante), venu d'une cellule de la colonne de Clarke (voir les fig. 373 et 374).

Dans la substance grise sont figurées trois cellules de Purkinje (CP, CP et *cp*), et une *cellules à corbeilles* (CC), dont le cylindre-axe va, par ses collatérales et sa ramification terminale, former plusieurs corbeilles (*co*), dont deux (*cp*, *cp*) sont représentées dans leurs rapports avec le corps d'une cellule de Purkinje.

étoilés, aplatis transversalement, de petit volume (CC, fig. 375). Leur nature nerveuse avait déjà été reconnue par Golgi, car il parvint à découvrir leur cylindre-axe, ainsi qu'à déterminer le trajet horizontal de celui-ci et ses collatérales. Mais Golgi qui admettait, pour expliquer les communications intercellulaires, l'existence d'un réseau nerveux interstitiel, ne put pas mettre en évidence la terminaison de ces expansions nerveuses.

« Mes recherches réitérées, d'abord dans le cervelet des oiseaux (1888), puis dans celui des mammifères, me procura le plaisir de résoudre ce point dont l'importance éclatera aux yeux, si on considère qu'il s'agit du premier fait bien établi d'une terminaison des cylindres-axes dans les centres nerveux. Jusqu'alors on avait suivi des fibres nerveuses de la substance grise à une distance plus ou moins grande de leur trajet ; mais personne n'avait été témoin de leur mode de terminaison. Aussi, devinant que j'étais en présence non d'un fait isolé de connexion nerveuse, mais de la loi qui commande les rapports de tous les corpuscules nerveux, on comprendra facilement la satisfaction et l'émotion que j'ai éprouvées à publier cette découverte. Ma conviction d'avoir trouvé la clef des rapports nerveux n'était pas une illusion vaine ; toutes mes recherches ultérieures m'en persuadent ; car ces recherches ne représentent rien d'autre que la confirmation ou l'extension à diverses parties du système nerveux du fait fondamental. — J'ai reconnu d'abord que les cellules étoilées (CC, fig. 375) possèdent un cylindre-axe long, uniforme, non seulement parallèle à la surface du cervelet, comme l'avaient déjà décrit Golgi et Ferrari, mais rigoureusement transversal. Mais le fait le plus important consiste en ce que tous les ramuscules collatéraux descendants, aussi bien que l'arborisation terminale de cette fibre nerveuse cylindre-axile des cellules étoilées, constituent, en se ramifiant autour des corps des cellules de Purkinje, un plexus très épais, intimement superposé au protoplasma du corps cellulaire. De la sorte, chaque corps cellulaire de Purkinje (*cp*, fig. 375) est, pour ainsi dire, doublé d'une sorte de corbeille formée par des ramifications nerveuses (*co*, fig. 375). De là le nom de *Endkœrben* (corbeilles terminales), donné par Kœlliker, dans un travail confirmatif, à ces arborisations si singulières. L'ensemble de toutes les fibres qui entourent le corps d'une cellule de Purkinje se condense, vers la partie inférieure des corps cellulaires, de façon à former une pointe de pinceau qui enveloppe la première partie du cylindre-axe de la cellule de Purkinje, précisément dans le point où la myéline lui fait encore défaut. On comprend aisément que l'objet d'une telle disposition ne

Importance de sa découverte.

Corbeilles terminales entourant la cellule de Purkinje.

peut être que d'établir une relation dynamique, une véritable communication de courant entre les cellules étoilées et les cellules de Purkinje[1]. »

CHAPITRE XLI

TERMINAISONS PÉRIPHÉRIQUES DES NERFS

Les neurones (cellule nerveuse et ses prolongements) ont pour fonction de recueillir des impressions périphériques, de les porter vers les centres, puis de les distribuer aux éléments anatomiques de divers tissus (muscles, glandes) dont l'activité est ainsi mise en jeu (contraction, sécrétion). L'histologie doit donc nous rendre compte des dispositions des prolongements nerveux à conduction centripète, qui vont à la périphérie recueillir les excitations (terminaisons nerveuses sensitives), et des prolongements à conduction centrifuge qui aboutissent à divers tissus. Nous parlerons d'abord de ces dernières, dont quelques-unes ont été déjà complètement étudiées dans les chapitres précédents.

Fonctions générales des neurones.

Terminaisons des nerfs centrifuges. — *Nerfs des muscles, nerfs des chromoblastes.* — Nous avons déjà fait, à propos des muscles striés, l'étude des *plaques motrices*, c'est-à-dire des terminaisons des nerfs moteurs de ces muscles (voir p. 569, et fig. 252 à 258). Ces terminaisons ont lieu par des ramifications libres (arborisations terminales) du cylindre-axe, ramifications qui sont étalées à la surface de la fibre striée, car si elles sont disposées sous le sarcolemme, elles ne pénètrent pas dans l'épaisseur de la fibre, entre ses fibrilles, mais demeurent dans une plaque superficielle de protoplasma granuleux.

Plaques motrices.

De même nous avons vu (p. 598 et fig. 268) que, dans les muscles lisses, les ramifications de cylindre-axe ne pénètrent

1. S. R. Cajal, *Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux* (Trad. fr. par Azoulay, 1894, page 327).

Boutons terminaux.

pas, comme on l'avait pensé tout d'abord, soit jusqu'au noyau de la fibre-cellule, soit jusque dans l'axe protoplasmique de cet élément, mais se terminent à sa surface par un ou plusieurs petits renflements (boutons et bouquets terminaux).

Nous avons vu de même (p. 418) se terminer à la surface des cellules pigmentaires douées de mouvement (chromoblastes) les fibres nerveuses qui provoquent ces mouvements.

Nerfs trophiques. — Sans doute il y a encore des nerfs centrifuges qui arrivent dans les divers tissus, autres que les muscles, qui provoquent les différents modes d'activité des éléments au contact desquels ils se terminent, et répondent ainsi à ce que les physiologistes appellent les *nerfs trophiques*. Ainsi l'observation clinique a montré que les lésions des nerfs ne sont pas sans influence sur l'état de nutrition du tissu conjonctif, du tissu osseux, des épithéliums. Mais, dans les épithéliums, nous n'avons pas encore un moyen de distinguer les terminaisons de nerfs centrifuges d'avec les terminaisons de nerfs centripètes, ou terminaisons sensitives, lesquelles y sont très abondantes, bien connues et seront étudiées plus loin. Dans le tissu conjonctif il en est de même, et à part les dispositions que présentent certains corpuscules évidemment de nature sensitive (corpuscules de Pacini, de Meissner, etc.) dont il sera question plus loin, nous ne connaissons que très peu de terminaisons nerveuses. Dans les tendons (voir fig. 259, p. 581) les ramifications terminales décrites par Golgi sont évidemment des terminaisons sensitives; dans la dure-mère, prise comme type de tissu conjonctif fibreux, des nerfs ont été poursuivis (p. 851), et P. Jacques a récemment constaté qu'ils se terminent par des ramifications libres[1]. Mais on ne saurait dire si ce sont des terminaisons de nerfs centrifuges ou centripètes. Il ne nous reste donc à étudier, comme terminaisons centrifuges aujourd'hui bien connues, que celles des nerfs qui aboutissent aux glandes.

Existence probable de nerfs trophiques (*centrifuges*).

Impossibilité de les distinguer des nerfs centripètes.

Faits démontrés par les physiologistes.

Nerfs des glandes. — Les physiologistes, avec Ludwig et Cl. Bernard, ont dès longtemps démontré que la mise en acti-

1. P. Jacques, *Sur l'innervation de la dure-mère cérébro-spinale chez les mammifères* (Journal de l'anat. et de la physiologie, tome XXXI, 1896, p. 596).

vité des glandes est sous l'influence directe du système nerveux, et l'existence de *nerfs excito-sécrétoires* a été plus récemment confirmée par les expériences de Luchsinger, Vulpian et Ranvier sur diverses glandes et notamment sur les glandes sudoripares.

Cependant la connaissance exacte des rapports histologiques des nerfs avec les cellules sécrétantes n'est que de date récente. Pfluger (1866), Kupffer (1874) avaient décrit des fibres nerveuses arrivant jusqu'aux cellules des glandes salivaires, et ils avaient cru voir la substance du cylindre-axe se mettre en continuité directe avec celle de la cellule glandulaire. Ces descriptions

Données histologiques longtemps insuffisantes.

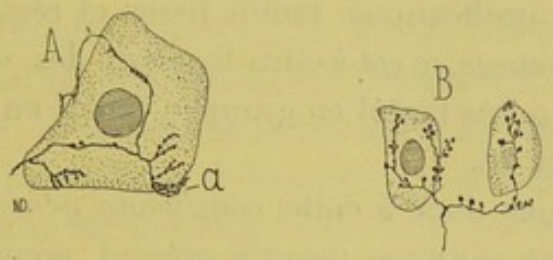


Fig. 376. — Terminaisons nerveuses au contact des cellules glandulaires (d'après C. Arnstein).

A. Cellule de la parotide du lapin ; ramifications péricellulaires avec varicosités et séries de boutons terminaux. — En *a*, la fibrille nerveuse forme un amas mûriforme de boutons.
B. Cellules de la glande mammaire d'une chatte en gestation ; une fibrille nerveuse, après avoir traversé la membrane basale, se divise en deux filaments, dont chacun va former, à la surface d'une cellule glandulaire, une série de grains ou boutons, affectant plus ou moins une disposition en grappe.

avaient trouvé peu de crédit, et les recherches de contrôle ne les avaient pas confirmées.

Plus récemment Fusari et Panasci (*Archives Italiennes de Biologie*, tome XIV), appliquant à cette étude la méthode de Golgi, ont annoncé que, dans les glandes de la langue, les ramifications de cylindre-axe s'insinuent entre les cellules glandulaires et les enveloppent de fines ramifications terminales disposées à leur surface, sans connexions de continuité avec ces cellules. Ces résultats ont été confirmés par Retzius, Cajal, Dogiel, et notamment par C. Arnstein, lequel a appliqué à ces recherches le procédé de coloration des fibrilles nerveuses par le bleu de méthylène, selon la méthode d'Ehrlich[1].

Recherches récentes.

1. C. Arnstein, *Zur Morphologie der sekretorischen Nervenendapparate* (Anatom. Anzeiger, tome X, 1895, p. 104).

Dans ces conditions on constate, aussi bien par exemple sur les glandes salivaires que sur les glandes sudoripares, que de nombreuses ramifications de cylindre-axe sont appliquées à la surface des culs-de-sac glandulaires, en dehors de la membrane basale (*ramifications épilemmales*), et que de plus, de celles-ci partent des fibrilles qui traversent la membrane basale, ou membrane propre, et pénètrent dans le tissu glandulaire proprement dit, au contact des cellules sécrétantes (*ramifications hypolemmales;* fig. 376). Au-dessous de la membrane propre ces fibrilles ne forment pas de plexus, mais pénètrent, en se subdivisant, entre les cellules glandulaires, qu'elles enveloppent de fines ramifications, tantôt lisses et régulières, le plus souvent variqueuses, c'est-à-dire figurant des séries de petits renflements disposés tantôt en grappes, tantôt en chapelets (voir la fig. 376, A et B).

Ramifications au contact des cellules glandulaires.

Nous arrivons donc à cette *conclusion générale* que toutes les terminaisons connues jusqu'à présent, pour les nerfs centrifuges, ont lieu par des ramifications à extrémités libres, disposées simplement à la surface, au contact de l'élément anatomique qu'elles doivent influencer, sans continuité de substance entre la fibrille nerveuse et cet élément.

Toutes les fibres centrifuges se terminent par des extrémités libres.

Terminaison des nerfs centripètes ou sensitifs. — La conclusion que nous venons de formuler pour les nerfs centrifuges sera celle à laquelle nous arriverons également pour les nerfs centripètes ou sensitifs.

Naguère encore on croyait que la plupart de ces nerfs étaient en connexion, en *continuité* de substance, à la périphérie, avec des éléments cellulaires particuliers. Les recherches récentes, par les nouveaux procédés d'investigation (méthode de Golgi et méthode d'Ehrlich, p. 821) ont montré que partout les fibrilles nerveuses périphériques sont libres, ou, si elles sont en rapport avec des cellules spéciales, ce rapport n'est que de *contiguïté* et non de continuité, c'est-à-dire que les ramifications terminales sont disposées à la surface de certaines cellules dites sensorielles, ou au contact de prolongements de ces cellules. — Lorsque, dans l'épithélium d'un organe des sens, nous trouverons des cellules qui se continuent bien réellement par

Les fibres centripètes ont aussi des extrémités libres.

leur extrémité profonde avec une fibre nerveuse, nous serons amenés à reconnaître qu'il ne s'agit pas là d'une cellule épithéliale en connexion de continuité avec une fibre nerveuse émanée d'une cellule nerveuse, mais que nous sommes en présence de la cellule nerveuse elle-même, du neurone sensitif périphérique, lequel est demeuré intra-épithélial, comme le demeurent les neurones sensitifs de nombre d'animaux inférieurs (voir le schéma de la fig. 330 et 359, p. 785 et 827).

Il sera donc nécessaire, à propos des divers appareils sensitifs, de bien préciser le siège du corps cellulaire du neurone dont nous étudierons les terminaisons. A cet égard, nous devons établir deux grandes divisions, à savoir d'une part tous les nerfs de sensibilité, moins ceux des sensibilités auditive, olfactive et visuelle, et d'autre part les nerfs de ces trois derniers ordres de sensibilité. Nous verrons que, pour le premier groupe, le corps cellulaire du neurone sensitif est situé dans les ganglions spinaux (NS, fig. 369, p. 865) ou leurs homologues (ganglions des nerfs craniens), c'est-à-dire dans le voisinage immédiat des centres nerveux; pour le second groupe, au contraire, nous verrons le corps cellulaire du neurone sensitif occuper une place de plus en plus éloignée des centres nerveux, pour se rapprocher de l'épithélium de l'organe des sens (appareil auditif), ou même s'incorporer à l'épithélium de cet organe (appareils olfactif et visuel). Nous avons déjà, à un autre point de vue, schématisé ces dispositions dans la fig. 339, p. 785.

Situation variable du corps des diverses espèces de neurones sensitifs périphériques.

Dans cet exposé, en examinant successivement ces deux groupes, nous suivrons l'ordre suivant : terminaisons intra-épithéliales ; terminaisons disposées entre certaines cellules spéciales du tissu conjonctif (corpuscules du type Meissner) ; terminaisons disposées dans certaines enveloppes de tissu conjonctif (corpuscules du type Vater-Pacini) ; terminaisons gustatives; terminaisons auditives; terminaisons olfactives; et enfin terminaisons visuelles (rétine).

1° TERMINAISONS NERVEUSES INTRA-ÉPITHÉLIALES

Comme nous l'avons dit précédemment (p. 218), on a longtemps considéré les épithéliums comme des tissus formés uni-

Idées anciennes.

quement de cellules juxtaposées, et dans lesquels ne pénétreraient ni vaisseaux, ni nerfs. Or il est reconnu aujourd'hui qu'il est peu de tissus aussi riches que les épithéliums en ramifications nerveuses (p. 238).

Épithélium de la cornée. — La première indication de ces faits est due à Cohnheim qui, en 1866, vit des ramifications de cylindre-axe pénétrer dans l'épithélium qui revêt la cornée transparente de l'œil[1]; puis Langerhans en décrivit dans l'épiderme, en 1868 (fig. 106, p. 238). Ces descriptions étaient cependant très contestées, et par exemple Jobert ne les rapportait qu'avec de grandes restrictions, n'ayant pu reproduire des préparations de contrôle[2], lorsque Ranvier reprit cette étude et établit les notions aujourd'hui classiques à cet égard[3].

Notions nouvelles d'abord contestées.

Dans le corps même de la cornée (tissu conjonctif, voir p. 404) se ramifient de nombreux cylindres-axes, qui forment de riches plexus (*plexus fondamental; r*, fig. 377). De ces réseaux partent des fibres qui traversent la membrane basale (fibres perforantes) et aussitôt se divisent en fibrilles formant un plexus entre la membrane basale et la couche la plus profonde de l'épithélium, (*plexus sous-épithélial; s*, fig. 377); de ce plexus partent des fibrilles qui s'insinuent entre les cellules épithéliales et forment un véritable *plexus intra-épithélial* (*p*, fig. 377) donnant naissance à des filaments terminaux qui s'arrêtent, au voisinage de la surface libre de l'épithélium, en se terminant par des *extrémités libres* (inter-épithéliales) plus ou moins nettement renflées en bouton (*b*, fig. 377). Il reste toujours, entre ces extrémités terminales libres et la surface de la cornée, une ou deux couches de cellules épithéliales où ne pénètrent pas les fibrilles nerveuses (fig. 106 et 377), contrairement à ce qu'avait d'abord décrit Cohnheim, d'après lequel ces fibrilles terminales auraient dépassé l'épithélium jusqu'à aller flotter dans le liquide des larmes.

Plexus sous et intra-épithélial.

Extrémités libres.

1. Cohnheim, *Ueber die Endigung der sensib. Nerv. in der Hornhaut der Saügethiere* (Med. Centralblatt, 1866, n° 26., p. 401).

2. Jobert, *Études d'Anatomie comparée sur les organes du toucher chez les divers mammifères, oiseaux*, etc. Paris, 1872.

3. L. Ranvier, *Terminaisons nerveuses sensitives : Cornée; leçons recueillies par Weber*. Paris, 1880.

Ces terminaisons nerveuses intra-épithéliales de la cornée ont permis à Ranvier d'exécuter d'intéressantes expériences sur le mode de croissance des nerfs du centre vers la périphérie (ci-dessus, p. 839). Raclant, sur un lapin vivant, l'épithélium antérieur de la cornée, il enlève en même temps toutes les fibres nerveuses, et les petits troncs nerveux qui y arrivent (fibres perforantes) se trouvent coupés au niveau de la face antérieure de la membrane basale. A la suite de cette opération l'épithélium se régénère, et bientôt se trouve complètement recon-

Nouvelles observations de végétation périphérique des nerfs.

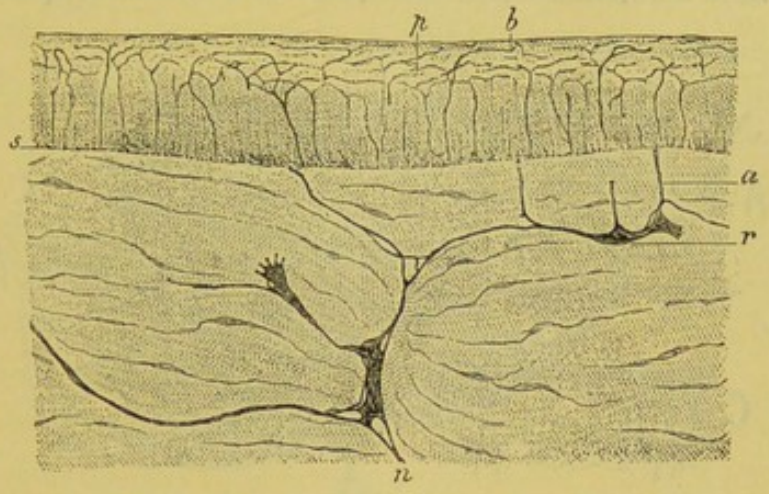


Fig. 377. — Terminaisons nerveuses intra-épithéliales de la cornée transparente.

Coupe de la cornée du lapin, après traitement par le chlorure d'or. — *n*. Nerf afférent. — *r*. Nœud du plexus fondamental. — *a*. Fibre perforante. — *s*. Plexus sous-épithélial. — *p*. Plexus intra-épithélial. — *b*. Boutons terminaux (Ranvier).

stitué, mais sans contenir encore de fibres nerveuses; celles-ci n'apparaissent que plus tard et proviennent d'une végétation des fibres perforantes.

Épiderme. — Dans l'épiderme de n'importe quelle région de la peau on retrouve des dispositions analogues. Des ramifications nues de cylindres-axes traversent la membrane basale et se divisent en fibrilles qui s'insinuent, par des trajets sinueux, entre les cellules de la couche de Malpighi, dans les régions superficielles de laquelle elles se terminent par des extrémités libres, le plus souvent renflées en bouton (*b*, fig. 99, p. 225). Jamais ces fibrilles intra-épidermiques ne dépassent le stratum granulosum (p. 233).

Mêmes terminaisons dans l'épiderme.

Langerhans, qui le premier a décrit ces dispositions dans l'épiderme, y signala en même temps, sur le trajet de ces fibrilles nerveuses, des corpuscules étoilés (*l*, fig. 99) qu'il considéra comme des cellules nerveuses terminales. Eberth puis Ranvier ont montré depuis que ce sont là simplement des cellules migratrices (leucocytes), dont le nombre est plus considérable dans l'épiderme d'une peau irritée que dans celui d'une peau normale. « Si ces cellules migratrices, dit Ranvier, se trouvent le plus souvent sur le trajet des nerfs intra-épidermiques (fig. 99), c'est parce qu'elles pénètrent dans l'épiderme en

Prétendues cellules nerveuses terminales (cellules migratrices).

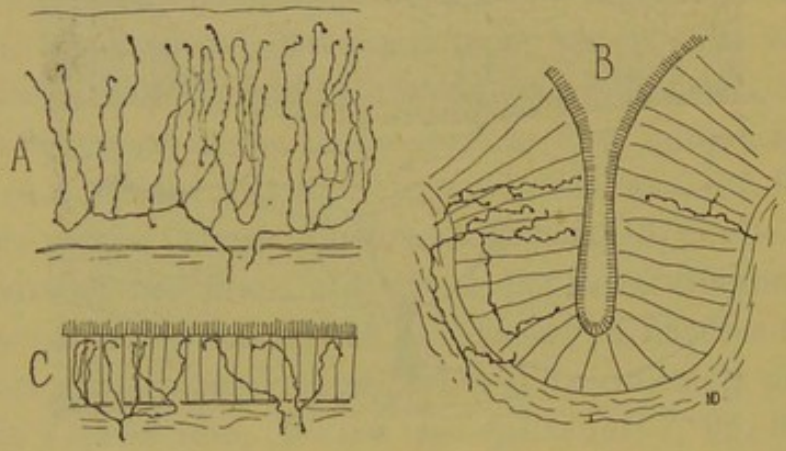


Fig. 378. — Diverses terminaisons nerveuses intra-épithéliales (d'après G. Retzius. *Biolog. Unters.* IV, pl. XIII, 1892).

A. Dans l'épithélium du larynx, au niveau des cordes vocales. — B et C. Dans l'épithélium de la région respiratoire des fosses nasales du rat.

s'engageant dans les canaux destinés à loger ces nerfs. Ces canaux, qui, dans les coupes parallèles à la surface de l'épiderme, se montrent sous la forme de cercles clairs entre les cellules épithéliales, se ramifient à partir de la profondeur vers la superficie, ce qui explique pourquoi les cellules qui s'y sont engagées présentent un seul prolongement central et plusieurs prolongements périphériques ramifiés. »

Les recherches des auteurs précédents avaient été faites en colorant les fibres nerveuses par le chlorure d'or. Depuis l'application de la méthode de Golgi et de la méthode d'Ehrlich, les terminaisons nerveuses intra-épithéliales ont été plus facilement révélées, et un grand nombre de recherches nous les ont fait connaître dans toutes les diverses variétés de revêtements

Confirmations par les nouvelles méthodes techniques.

épithéliaux. Nous nous contenterons de donner ici, d'après un travail récent de Retzius, quelques figures assez explicites par elles-mêmes[1] (fig. 378, en A, B, C).

Boutons terminaux.

Ménisques tactiles, — Nous venons de voir que les fibrilles nerveuses intra-épidermiques portent, en général, à leur extrémité un petit *bouton terminal*. Dans certains cas ce bouton est plus volumineux, non sphérique, mais plus ou moins aplati en *disque terminal*, et présente alors des dispositions et des rapports importants à connaître, car ils nous permettent de comprendre la signification de renflements terminaux semblables

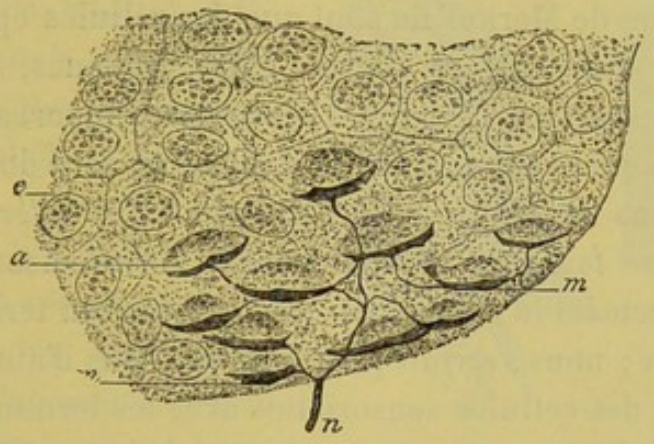


Fig. 379. — Ménisques tactiles intra-épidermiques.

Peau du groin du porc. — *n*. Fibre nerveuse afférente. — *m*. Ménisques tactiles. — *a*. Cellules tactiles. — *e*. Cellules épithéliales ordinaires (Ranvier).

que nous retrouverons dans les corpuscules dits de Meissner.

La disposition à laquelle nous faisons allusion est représentée de la manière la plus caractéristique dans l'épiderme du museau du porc et de la taupe; elle a d'abord été décrite par Merkel (1875) puis par Ranvier (1880). Les fibres nerveuses, qui ont traversé la membrane basale et se ramifient entre les cellules épidermiques, se terminent bientôt en se renflant et s'étalant en un *ménisque tactile* (*m*, fig. 379), sorte de plaque dont la concavité regarde toujours vers la surface libre de l'épiderme; sur cette concavité repose une cellule épidermique (*a*, fig. 379), laquelle diffère des cellules voisines (*c*) en ce qu'elle est de forme

Ménisques tactiles (larges boutons terminaux).

1. Retzius, *Biologische Untersuchungen;* tome IV, 1892; art. 5 : *Ueber die sensiblen Nervenendigungen in den Epithelien bei den Wirbelthieren.*

plus ovoïde, à grand diamètre parallèle à celui du ménisque tactile, et en ce que son protoplasma est plus clair, entourant un gros noyau réfringent.

Merkel, conformément aux anciennes idées sur les connexions terminales des fibres nerveuses, considérait ces éléments comme des cellules nerveuses périphériques, avec la substance desquelles viendrait se continuer la fibrille nerveuse. Ranvier, en précisant les rapports de ces cellules avec les ménisques tactiles et l'indépendance de ceux-ci, a ramené l'interprétation de ces dispositions à celle des terminaisons intra-épidermiques en général, et montré que les prétendues cellules nerveuses périphériques de Merkel ne sont que des cellules épidermiques légèrement différenciées d'avec leurs voisines, sans doute parce qu'elles ont un rôle spécial à jouer par rapport au ménisque tactile sur lequel repose chacune d'elles; ce sont donc là ce que nous pouvons déjà appeler des *cellules sensorielles*, au contact desquelles se fait plus spécialement la terminaison nerveuse, laquelle affecte ici la forme d'un très gros bouton terminal aplati en ménisque; nous verrons plus loin que dans d'autres organes les rapports des cellules sensorielles avec les terminaisons nerveuses sont représentés par un bouquet de ramifications terminales appliquées contre la cellule ou en rapport de contiguïté avec un prolongement de celle-ci.

Cellules sensorielles épithéliales.

Ces *ménisques tactiles* se retrouvent dans l'épiderme humain, et notamment dans celui de la pulpe des doigts, particulièrement dans le voisinage des conduits excréteurs des glandes sudoripares. L'ensemble des arborisations nerveuses, terminées chacune par un ménisque tactile, le tout appliqué à la surface du derme, dans les couches les plus profondes de l'épiderme, rappelle assez bien l'aspect des feuilles d'un lierre rampant à la surface d'une muraille, et c'est pourquoi Ranvier a proposé de leur donner le nom de *terminaisons hédériformes*. Seulement, dans ces terminaisons hédériformes, il n'y a pas toujours autant de cellules sensorielles que de ménisques tactiles, dont plusieurs sont entièrement libres.

Ensemble de ménisques tactiles en disposition hédériforme.

2° CORPUSCULES DU TYPE MEISSNER

Depuis 1852, on connaît, sous le nom de *corpuscules de Meissner ou de Wagner*, du nom des auteurs qui les ont signalés, ou sous le nom de *corpuscules du tact*, d'après leurs fonctions probables, de petits appareils nerveux terminaux, communs dans les papilles du derme (fig. 138, p. 291) et dans le chorion de diverses muqueuses, et se présentant sous la forme de corpuscules ovoïdes (fig. 280), longs en moyenne de 100 μ, larges de 70 μ, à l'extrémité inférieure desquels arrive une ou plusieurs fibres nerveuses, qui s'enroulent autour du corpuscule.

Corpuscules du tact.

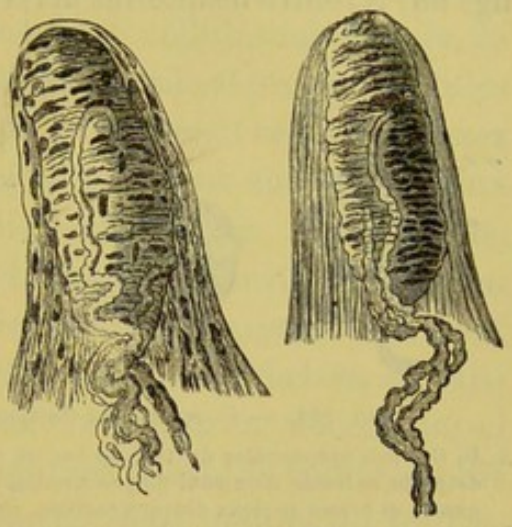


Fig. 380. — Deux papilles du derme de l'homme (peau de la face palmaire de l'index). Dans chacune est un corpuscule de Meissner, auquel arrivent des fibres nerveuses (Frey).

Quant à la nature du corpuscule et à ses rapports intimes avec les fibres nerveuses qui l'abordent, ce sont des points qui ont été longtemps controversés. On avait bien reconnu que chaque corpuscule a une enveloppe de tissu conjonctif, que dans cette enveloppe est une masse centrale formée de substance granuleuse avec des noyaux; que les fibres nerveuses, après avoir décrit un plus ou moins grand nombre de tours de spire à la surface du corpuscule, pénètrent dans cette substance granuleuse. Mais les uns pensaient que le cylindre-axe se termine par une extrémité libre dans cette substance, les autres qu'il s'épanouit pour former lui-même cette substance granuleuse, absolument comme Rouget avait pensé que, dans les plaques motrices, c'est le cylindre-axe qui s'épanouit et s'étale en donnant naissance à la substance granuleuse de la plaque (page 570).

Leur nature (mode de terminaison nerveuse) longtemps douteuse.

Corpuscules de Grandry. — Aujourd'hui la composition et la signification morphologique des corpuscules de Meissner

est bien connue, grâce à l'étude préliminaire de corpuscules analogues, mais beaucoup plus petits et plus simples, découverts d'abord dans la peau des bords du bec du canard par Grandry (*corpuscules de Grandry*) et qui ont été l'objet des recherches de Merkel, Ranvier, Key et Retzius, etc.

Corpuscule très simple.

Ces corpuscules, sous leur forme la plus simple, se présentent avec l'aspect de petits corps sphériques ou olivaires (fig. 381 et 382) constitués par une mince enveloppe conjonctive (*ca*, fig. 381, D) et par un contenu formé de deux cellules, (*ct*, *ct*, fig. 381 A) entre lesquelles arrive un cylindre-axe qui s'y termine

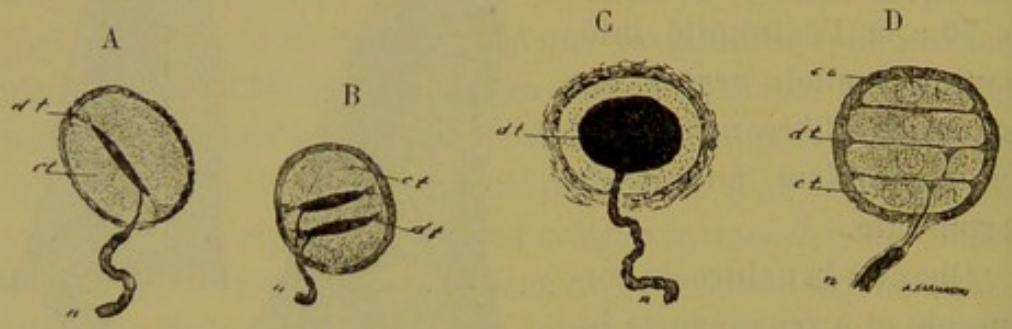


Fig. 381. — Corpuscules de Grandry (bec et langue du canard).

A, B, C. Trois corpuscules du tact du bec du canard, préparés par le chlorure d'or. — A. Vu de profil et formé d'un seul disque tactile, avec deux cellules tactiles. — B. Vu de trois quarts et formé de deux disques tactiles, avec trois cellules tactiles. — C. Vu de face.
D. Corpuscule du tact de la langue du canard. — *n*. Nerf afférent. — *ct*. Cellules tactiles, au nombre de quatre. — *dt*. Disques tactiles au nombre de trois. — *ca*. Capsule d'enveloppe du corpuscule (Ranvier).

Disque tactile terminal,

en s'étalant en un *disque tactile terminal* (*dt*, fig. 381). Ce que nous avons décrit, à propos des terminaisons intra-épidermiques (ménisques tactiles) dans le museau du porc et de la taupe (fig. 379), permet immédiatement de comprendre la signification de ces parties : le disque tactile ici présent, au lieu d'être en rapport, comme les ménisques sus-indiqués, avec une seule cellule sensorielle, est interposé entre deux cellules que nous appellerons ici *cellules tactiles*, d'après le nom que leur a donné Ranvier ; ces cellules sensorielles ou tactiles ne sont pas épithéliales, elles sont d'origine mésodermique, elles appartiennent au tissu conjonctif, puisqu'ici il ne s'agit plus de terminaisons nerveuses intra-épithéliales, mais bien de terminaisons développées dans le derme de la peau ou le chorion des muqueuses. Nous pouvons donc dire que le corpuscule de

Flanqué de deux cellules sensorielles mésodermiques.

Grandry le plus simple (A, fig. 381 ; et *a*, fig. 382) est une terminaison libre du cylindre-axe se dilatant en un large bouton terminal, étalé en forme de disque (disque tactile) entre deux cellules sensorielles (cellules tactiles), le tout étant enveloppé d'une mince capsule de tissu conjonctif (fig. 383, A).

En effet, en arrivant au corpuscule, la fibre nerveuse se dépouille d'abord de sa gaine de Henle, laquelle se continue avec la capsule du corpuscule (D, fig. 381), puis de sa gaine de myéline (en *a*, fig. 383 A), et pénètre, à l'état de cylindre-axe nu, dans l'intervalle qui sépare les deux cellules tactiles ; là, le disque tactile et les deux cellules qui le flanquent rappellent assez bien, par leurs formes et leurs dispositions (fig. 381, A), une pêche qu'on aurait partagée en deux moitiés, lesquelles auraient été ensuite rapprochées en laissant le noyau en place, celui-ci figurant le disque tactile, tandis que les deux moitiés du fruit figurent les deux cellules tactiles.

La fibre nerveuse se réduit à un cylindre-axe nu.

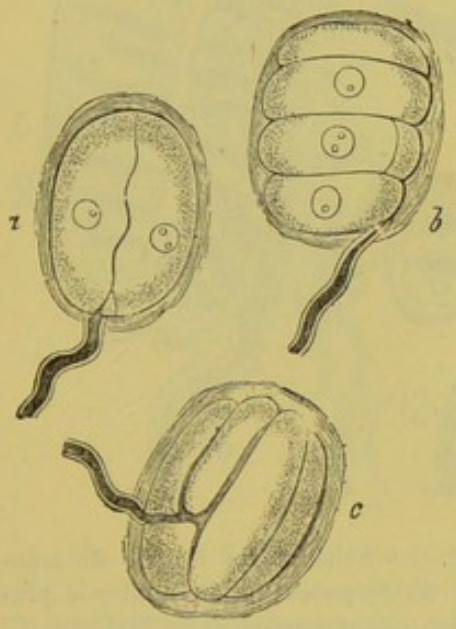


Fig. 382. — Corpuscules de Grandry. *a*. Du bec du canard.— *b* et *c*. Des papilles molles de la langue du même animal (Frey).

Tous les corpuscules de Grandry ne sont pas aussi simples, mais leur complication se réduit à un plus ou moins grand nombre de cellules tactiles empilées ou appliquées (fig. 382, *a*, *c*) les unes sur les autres avec interposition de disques tactiles. — Ainsi, il peut y avoir trois cellules tactiles (fig. 381 B) ; alors il y a deux disques tactiles, et la cellule médiane, étant en rapport avec chacun d'eux, ne présente pas une face plane et une face convexe, comme les cellules tactiles des deux bouts du corpuscule, mais deux faces planes, ou, pour mieux dire, légèrement excavées (fig. 383, B) pour recevoir les faces correspondantes des disques tactiles. — Il est inutile de décrire les dispositions que présentera une pile formée d'un plus grand nombre de cellules tactiles, avec interposition de disques ; la

Corpuscules de Grandry plus compliqués ;

chose se conçoit d'elle-même et la figure 381 en D est suffisamment explicite à cet égard, ainsi que la fig. 382, en *b*. Mais il faut insister sur ce fait que, quelle que soit la complexité d'un corpuscule de Grandry, il paraît n'être jamais abordé que par une seule fibre nerveuse, laquelle, ayant traversé la capsule, se subdivise successivement en branches dont chacune se termine aussitôt par un disque tactile; la disposition de l'ensemble rappelle donc les terminaisons *hédériformes* précédemment décrites (p. 890).

Mais toujours avec une seule fibre nerveuse.

Corpuscules de Meissner. — Or, les corpuscules du tact ou corpuscules de Meissner (fig. 380) ne sont autre chose qu'une agglomération plus ou moins complexe de corpuscules de Grandry; ces corpuscules de Grandry étant juxtaposés et superposés (fig. 384), comme autant de *lobes* d'un même organe, et inclus dans une enveloppe conjonctive commune.

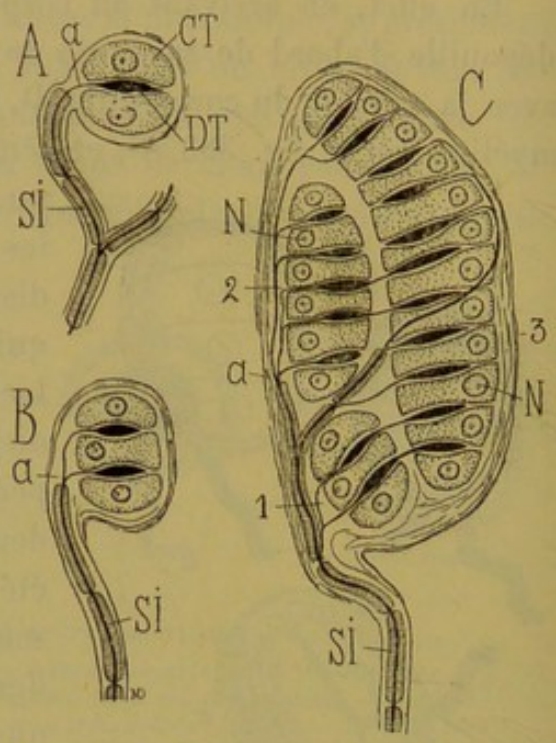


Fig. 383. — Schéma des formes de transitions du corpuscule de Grandry le plus simple (A), à un corpuscule de Meissner (C) composé de trois lobes inégaux (1, 2, 3).

A. Corpuscule de Grandry composé d'un seul disque tactile (DT) et de deux cellules tactiles (CT).

B. Corpuscule composé de deux disques tactiles et de trois cellules tactiles.

C. Corpuscule de Meissner. — 1, 2, 3, les lobes (corpuscules de Grandry) qui le forment. — N. Noyaux des cellules tactiles refoulés vers la périphérie du corpuscule.

En *a*. Les points où la fibre nerveuse se dépouille de sa gaine de myéline (segments interannulaires, SI).

Au corpuscule de Meissner arrivent plusieurs fibres nerveuses (*n*, fig. 384), ou une fibre nerveuse unique qui se subdivise en plusieurs branches (fig. 383, C). Ces branches s'enroulent autour du corpuscule; celles destinées aux lobes les plus inférieurs pénétrant aussitôt dans ceux-ci (C, fig. 383), tandis que celles qui vont à un lobe situé plus loin décrivent un trajet spiroïde plus étendu. — Comme chaque lobe (1, 2, 3, fig. 383 C) est comparable à un corpuscule de Gran-

dry formé de plusieurs piles de cellules tactiles, on voit les fibres nerveuses terminales présenter successivement plusieurs renflements ou disques tactiles (fig. 384) en passant de l'intervalle entre deux cellules d'une pile à un intervalle cellulaire de la pile voisine (fig. 383, C). — De plus, Ranvier a signalé ce fait important, que, chez l'adulte, le noyau des cellules tactiles est refoulé vers la périphérie du corpuscule, de-

Le corpuscule de Meissner est un amas de corpuscules de Grandry.

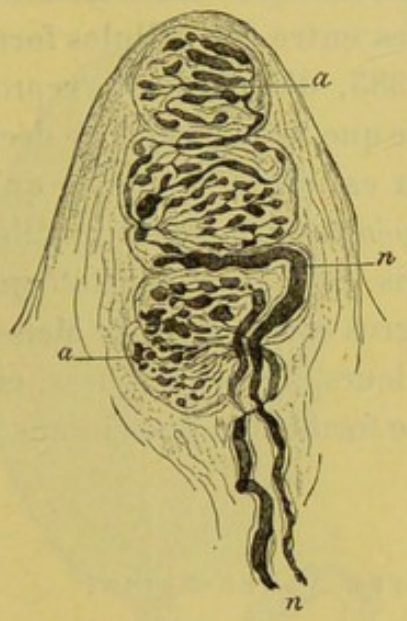


Fig. 384. — Corpuscule du tact de la peau de la face palmaire de l'index de l'homme adulte, traité par le chlorure d'or; coupe longitudinale.

n, *n*. Tubes nerveux afférents. — *aa*. Bouquets glomérulés de disques tactiles (Ranvier).

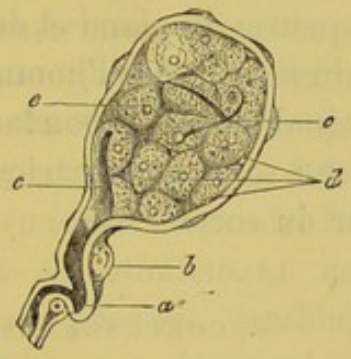


Fig. 385. — Corpuscules de la conjonctive de l'homme.

a. Nerf afférent. — *b*. Sa gaine de Henle. — *c*. Ramifications du cylindre-axe entre les cellules (*d*, *e*) du corpuscule (Frey).

vient *marginal* (N, fig. 383 C), et que, dans le centre du corpuscule on ne trouve plus, entre les fibres nerveuses et leurs renflements discoïdes, que du protoplasma granuleux (partie non nucléée, prolongements internes des cellules marginales; comparer, fig. 383, les schémas A et B avec le schéma C); mais chez les jeunes sujets, chez les enfants nouveau-nés, les noyaux sont disséminés dans l'intérieur même du corpuscule, dont il est alors facile de reconnaître, pour chaque lobe, l'homologie avec un corpuscule de Grandry.

Corpuscules de Krause. — A ces corpuscules de Meissner et

Petits corpuscules de Meissner propres à la conjonctive.

de Grandry se rattachent ceux qui sont connus, dans le chorion de la conjonctive, chez l'homme, sous le nom de corpuscules de Krause. Ils sont seulement plus petits et de constitution plus simple, c'est-à-dire réduits en général à un seul lobule. Suchard[1], les étudiant sur de jeunes sujets, a vu que la fibre nerveuse, après avoir perdu sa gaine de myéline en pénétrant dans le corpuscule, forme en se divisant deux ou trois petits rameaux terminés en bouton, et que ces extrémités terminales, arrondies ou ovalaires, sont situées entre des cellules formant la masse du corpuscule. La fig. 385, d'après Frey, reproduit des dispositions très analogues à ce que nous venons de décrire.

Corpuscules génitaux. — Il en est de même de ce qu'on a décrit sous le nom de *corpuscules génitaux*, dans les papilles de la muqueuse du gland et du clitoris. Suchard a constaté que ce sont, du moins chez l'homme, de gros corpuscules de Meissner, remarquables par l'abondance de leurs fibres nerveuses, et par le réseau souvent inextricable que forment celles-ci dans l'intérieur du corpuscule.

3° CORPUSCULES DU TYPE VATER-PACINI

De même que la connaissance des ménisques tactiles intra-épidermiques nous a préparés à celle des corpuscules de Grandry et, par suite, à celle des corpuscules de Meissner, de même, les notions acquises sur ces derniers vont nous faciliter l'interprétation des corpuscules dits de Vater-Pacini, qui se ramènent toujours au type de terminaisons nerveuses libres au milieu d'une masse granuleuse formée de cellules tactiles (cellules sensorielles mésodermiques), mais le tout étant contenu dans une série d'enveloppes conjonctives dont le nombre et le développement sont ici très grands et tout à fait caractéristiques.

Corpuscules volumineux découverts déjà en 1741 (Vater).

Ces corpuscules, relativement très volumineux (longs de 1 à 2 millimètres) et répandus dans le tissu cellulaire sous-cutané, notamment sur le trajet des nerfs collatéraux des doigts,

1. E. Suchard, *Recherches sur les corpuscules nerveux terminaux de la conjonctive et des organes génitaux* (Archives de physiologie, 1884, 3e série, tome IV, p. 338).

sur les nerfs intercostaux, dans le tissu conjonctif du mésentère (surtout chez le chat), dans le tissu conjonctif qui entoure les articulations (p. 366), dans le périoste, dans les tendons (p. 580), etc., avaient été vus, à l'œil nu, dès 1741 par Vater, qui les désigna sous le nom de papilles nerveuses; puis, oubliés des anatomistes, ils furent découverts à nouveau, en 1830, par Pacini.

Ce sont des corps olivaires (fig. 386 et 388), transparents, à l'une des extrémités de chacun desquels on voit arriver une fibre à myéline remarquable par l'épaisseur de la *gaine de Henle* qui l'entoure, cette gaine étant ici formée de nombreuses lamelles concentriques (*gaine lamelleuse*, telle qu'on la trouve autour des faisceaux nerveux; voir p. 391 et 848). Le corpuscule se montre lui-même formé essentiellement de nombreuses lamelles semblables (*b*, fig. 386), concentriquement disposées autour d'une cavité centrale dite *massue* centrale (*c*, *c*, fig. 386), relativement étroite et allongée selon l'axe du corpuscule. Cette cavité est occupée par une substance granuleuse. C'est dans cette masse granuleuse que se termine la fibre nerveuse; ayant abordé le corpuscule par une de ses extrémités, cette fibre se dépouille de sa gaine de myéline et successivement des diverses lamelles de sa gaine de Henle, lesquelles se continuent avec les lamelles du corpuscule, puis paraît conserver encore un certain temps sa gaine de Schwann, au milieu même de la substance granuleuse. Enfin la fibre nerveuse, réduite à l'état de cylindre-axe nu, se subdivise en ramifications plus ou moins nombreuses (parfois deux seulement, fig. 386), qui se terminent dans la masse granuleuse centrale, d'ordinaire au niveau de l'extré-

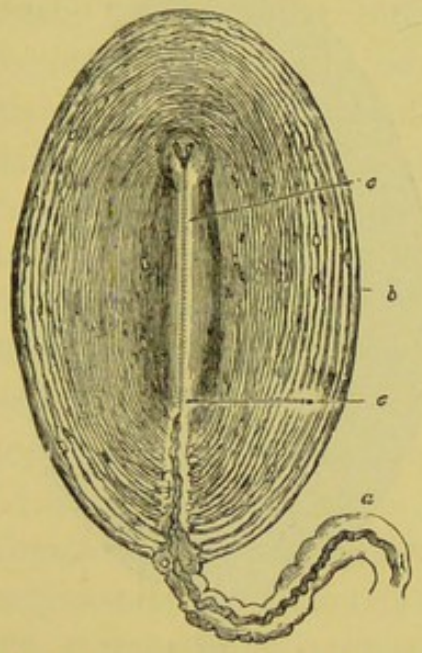


Fig. 386. — Corpuscule de Pacini du mésentère du chat.

a Fibres nerveuses, formant le pédicule du corpuscule, — *b*. Système de lamelles ou capsules concentriques. — *c*,*c* Cavité centrale où se termine le cylindre-axe (Frey).

Lamelles concentriques enveloppantes.

Masse granuleuse centrale, et terminaisons libres du nerf.

mité opposée à celle de l'entrée du nerf, par des *renflements terminaux* plus ou moins volumineux, d'ordinaire configurés en boutons.

Les lamelles enveloppantes appartiennent à la *gaine lamelleuse* des nerfs.

Les capsules enveloppantes, caractéristiques des corpuscules de Pacini, ont exactement la même structure que la gaine lamelleuse des nerfs, précédemment décrite en faisant l'étude des diverses formes du tissu conjonctif (p. 391). Chacune d'elles,

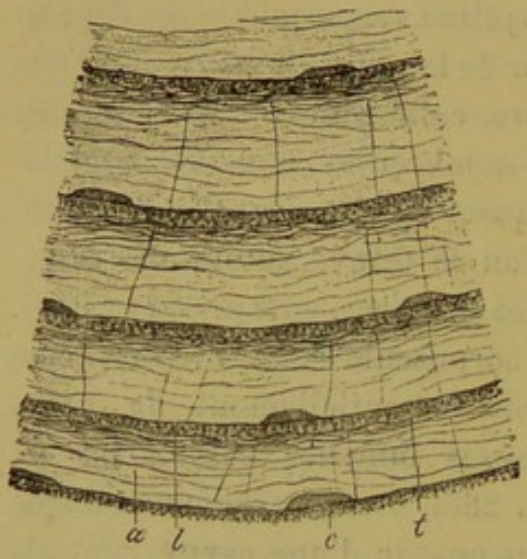


Fig. 387. — Portion des lamelles ou capsules concentriques d'un corpuscule de Pacini de l'homme.

Coupe transversale du corpuscule. — *a*. Fibres circulaires. — *l*. Fibres longitudinales, coupées en travers. — *t*. Fibres transversales ou rayonnantes. — *c*. Noyaux des lames endothéliales (Ranvier).

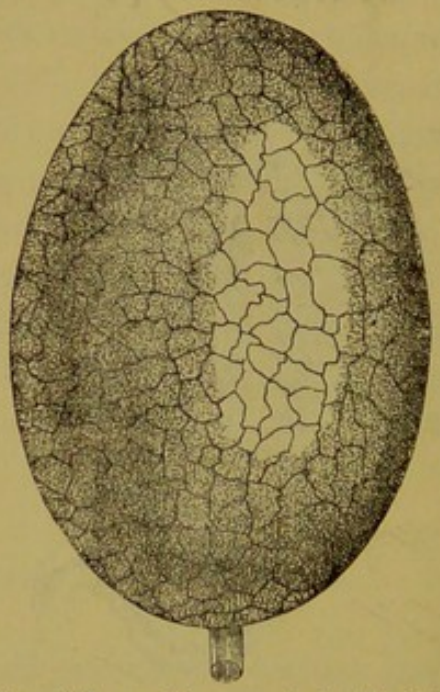


Fig. 388. — Corpuscule de Pacini du chat, traité par la solution de nitrate d'argent, qui a dessiné les contours des cellules endothéliales placées à la face interne de la lamelle la plus superficielle. — Faible grossissement (Kölliker).

comme l'a montré Ranvier, est formée de fibrilles conjonctives séparées par de la substance amorphe, et ces fibrilles sont déposées transversalement dans la zone la plus externe de la lamelle (*a*, fig. 387), longitudinalement dans la zone la plus interne (*l*, fig. 387). Entre ces lamelles, sont disposées des cellules plates qui affectent la disposition endothéliale (*c*, fig. 387), et dont les contours sont en effet révélés par des imprégnations au nitrate d'argent (fig. 388), ainsi que Hoyer l'a montré le premier, dès 1865. Toutes ces dispositions sont celles

connues pour la gaine lamelleuse des nerfs (p. 393); il n'y a donc pas lieu d'insister.

La seule partie du corpuscule de Pacini dont l'interprétation semblerait demander peut-être encore de nouvelles recherches est la substance granuleuse de la massue centrale. Cette substance présente de place en place des noyaux; elle est donc formée de cellules, mais on ne voit pas nettement leurs limites. Krause leur donne le nom de *cellules de la massue;* il faut sans doute les considérer comme des cellules sensorielles homologues de celles des corpuscules de Grandry, des corpuscules de Meissner, et des corpuscules de Krause. Nous voyons donc que, dans ces conditions, ces diverses espèces de corpuscules sont constituées selon un type commun, et que les différences portent seulement sur la plus ou moins grande netteté des *cellules sensorielles*, si bien délimitées dans les corpuscules de Grandry, si difficilement reconnaissables dans les corpuscules de Pacini, et sur la plus ou moins grande épaisseur de l'enveloppe ou gaine lamelleuse des corpuscules.

La massue granuleuse est formée de cellules sensorielles.

Massues terminales. — Ces homologies sont confirmées par l'existence, en certaines régions, de corpuscules de Pacini, reconnaissables comme tels quant à leur forme et à la disposition des terminaisons nerveuses dans un axe central granuleux, mais ne possédant cependant qu'une enveloppe ou capsule relativement mince, formée seulement de deux ou trois lamelles conjonctives, et ne présentant qu'un petit volume, à peine supérieur à celui des corpuscules de Meissner, avec lesquels ils ont pu parfois être confondus.

Corpuscules de Pacini petits et avec capsule à lamelles peu nombreuses.

Tels sont certains corpuscules que Golgi a découverts dans les tendons (p. 580) et qui sont le plus souvent situés au niveau de la continuité du corps charnu musculaire avec les faisceaux tendineux (ne pas les confondre avec les arborisations sensitives disposées sur le trajet des tendons, connues sous le nom de corpuscules de Golgi, et précédemment décrites et figurées, page 581).

Tels sont aussi les corpuscules décrits par Krause, sous le nom de *massues terminales* (fig. 389), dans la conjonctive du veau, dans la muqueuse de la langue, dans le gland et le clito-

ris. Nous avons vu précédemment (p. 896) que dans la conjonctive, chez l'homme, les terminaisons nerveuses, connues sous le nom de corpuscules de Krause, se rattachent, comme l'a montré Suchard, au type des corpuscules de Meissner. Or, ce même auteur a constaté que, dans la conjonctive du veau, ce qu'on a nommé semblablement corpuscules de Krause est cependant constitué selon le type des petits corpuscules de Pacini dits massues terminales (fig. 389). De même, dans la muqueuse du gland de l'homme, nous avons signalé précédemment (p. 896) la présence de corpuscules génitaux constitués selon le type des corpuscules de Meissner; or, dans la muqueuse des organes génitaux du lapin, Suchard a trouvé des corpuscules génitaux dont les uns se rattachent au type général des corpuscules de Meissner, et les autres au type des corpuscules de Pacini. Ces différents corpuscules peuvent donc se remplacer, d'un animal à l'autre, dans un même organe; ils sont donc équivalents, ce qui explique qu'on trouve entre eux des formes de transition et qu'on puisse, comme nous avons essayé de le faire, établir entre eux une complète analogie de constitution.

Formes de transition entre les corpuscules de Meissner et ceux de Pacini.

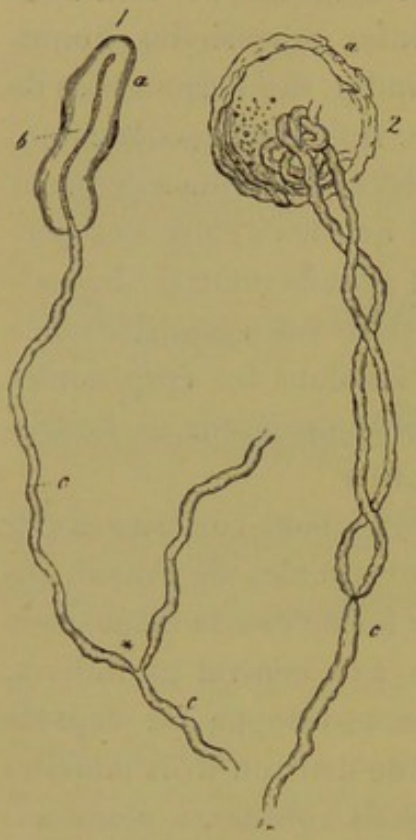


Fig. 389. — Massues terminales de la conjonctive du veau.

a. Massues terminales. — *c*. Fibre nerveuse, bifurquée en *x*. — *b*. Cylindre-axe (Frey).

Résumé et lois générales.

En résumé, toutes les terminaisons nerveuses sensitives que nous venons de passer en revue, qu'elles aient lieu dans un épithélium ou dans le tissu conjonctif, se font par des *extrémités libres*, plus ou moins renflées en *boutons*, en *ménisques*, en *disques*. Ces terminaisons sont en rapport plus ou moins constant avec des cellules spéciales, dites *sensorielles*, empruntées soit aux éléments épidermiques soit aux éléments conjonctifs (mésodermiques). Enfin toutes ces terminaisons

appartiennent à des neurones dont le corps cellulaire (CG, fig. 343) est placé dans les ganglions spinaux des racines postérieures des nerfs rachidiens, ou dans les ganglions homologues des nerfs craniens (ganglion de Gasser du trijumeau, par exemple).

CHAPITRE XLII

TERMINAISONS PÉRIPHÉRIQUES DES NERFS CENTRIPÈTES (SUITE) CELLULES SENSORIELLES

Les dernières terminaisons sensitives que nous venons de passer en revue nous ont de plus en plus éloigné de l'épiderme, surtout avec les corpuscules du type Vater-Pacini, lesquels sont en général sous le derme, ou dans des formations conjonctives profondes. Avec les terminaisons qu'il nous reste à examiner, nous allons revenir aux formations épidermiques (ectodermiques) et voir les *neurones sensitifs* affecter avec elles des rapports de plus en plus intimes.

4° TERMINAISONS GUSTATIVES

Dans l'épithélium des papilles linguales, qui sont le siège des excitations gustatives, Loven et Schwalbe ont découvert, en 1867, de petits organes dans lesquels ont lieu les terminaisons spéciales des fibres des nerfs du goût. Ces petits organes sont formés par un complexus de cellules épithéliales allongées et groupées à peu près parallèlement les unes aux autres de manière à former un corpuscule ovoïde (fig. 391, 392 et 393), qu'on a comparé à un bourgeon végétal ou à un verre à boire, d'où les noms de *bourgeons gustatifs* ou *gemmes gustatives*, *boutons du goût*, *bulbes du goût*, *calices* ou *gobelets du goût*, etc.

Bourgeons du goût et leur synonymie.

Ces bourgeons sont irrégulièrement disséminés sur les papilles fongiformes de la langue, mais se trouvent surtout sur les bords du fossé de circonvallation qui entoure les *papilles caliciformes* (lesquelles seraient mieux dites *calicicoles*, car elles

Distribution

n'ont pas la forme d'un calice, mais sont placées dans une cavité en forme de calice, une rigole régnant entre elles et la paroi de cette cavité : *papillæ circumvallatæ*) ; chez le lapin, de

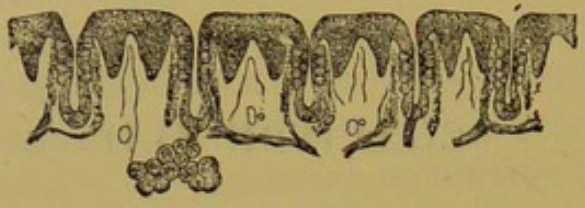


Fig. 390. — Organe gustatif (organe folié) du lapin ; coupe faite perpendiculairement aux crêtes (feuillets) qui forment cet organe (Frey).

chaque côté de la base de la langue, existe une surface marquée de sillons parallèles séparant des crêtes analogues à celles de la pulpe des doigts (fig. 390) ; c'est l'*organe folié*, lequel est, chez cet animal, le siège principal du goût, et en effet les bourgeons du goût s'y trouvent en grande abondance sur les parois des sillons sus-indiqués (fig. 390).

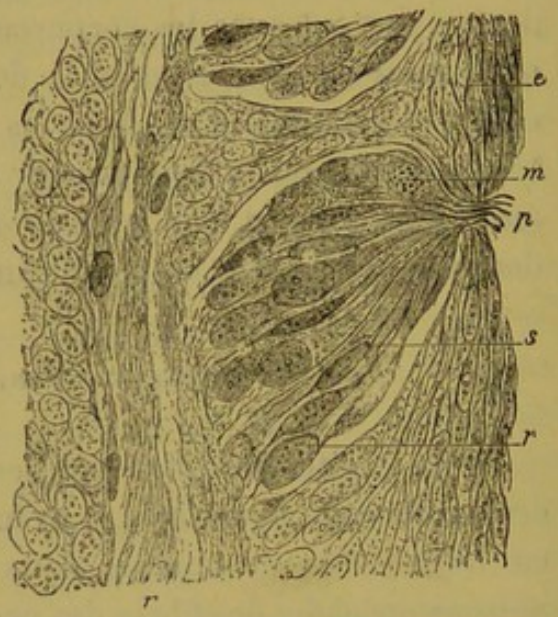


Fig. 391. — Coupe d'un bourgeon du goût faite perpendiculairement à son axe.

p. Pore du goût. — *s*. Cellules gustatives. — *r*. Cellule de soutènement. — *m*. Cellule migratrice chargée de granulations graisseuses. — *e*. Cellules de l'épithélium dans lequel est plongé le bourgeon du goût. — *n*. Nerf afférent (Ranvier).

Bourgeons du goût. — Les bourgeons du goût, dans toutes ces régions, sont disposés de sorte que

Leur orientation.

leur grand axe est perpendiculaire au plan de l'épithélium pavimenteux au milieu duquel ils sont placés et dont ils traversent toute l'épaisseur (fig. 392) ; ils présentent donc une extrémité inférieure ou profonde qui arrive jusqu'au contact du chorion de la muqueuse, et qui est abordée par les nerfs (*n*, fig. 391), et une extrémité supérieure ou superficielle qui atteint la surface libre de l'épithélium. A ce niveau, cette surface présente un orifice dit *pore du goût* (*p*,

Pore du goût à leur extrémité libre (superficielle).

fig. 391), creusé dans la couche superficielle des cellules aplaties de l'épithélium, et par lequel font saillie à l'extérieur les extrémités effilées de certaines des cellules du bourgeon. Ce pore est tantôt circonscrit par des cellules épithéliales échancrées sur leurs bords, tantôt taillé comme à l'emporte-pièce en plein dans une seule cellule plate et large.

Cellules gustatives. — Les cellules qui composent le bourgeon du goût sont toutes allongées et plus ou moins fusiformes, de telle sorte que l'ensemble du bourgeon, vu par sa surface extérieure, rappelle l'aspect d'un melon avec les côtes qui sillonnent sa surface d'un pôle à l'autre (fig. 392). Mais sur les coupes fines (fig. 391) ou sur les dissociations, on reconnaît qu'il y a deux espèces, deux formes différentes de cellules :

Deux espèces de cellules dans ces bourgeons.

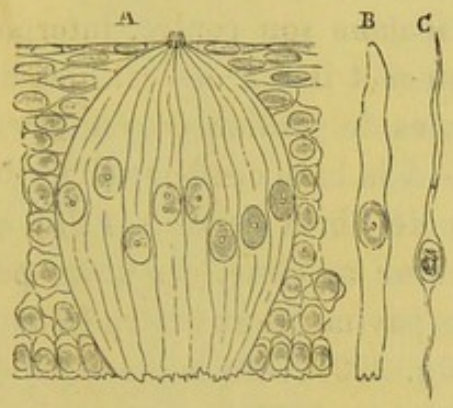


Fig. 392. — Bourgeon du goût et ses deux ordres de cellules.

En A. Figure demi-schématique montrant la conformation extérieure d'un bourgeon du goût de l'organe folié du lapin. Les cellules épithéliales limitent vers le sommet de l'organe un orifice circulaire par lequel font saillie les extrémités terminales des cellules gustatives.
B. Cellule de soutien isolée.
C. Cellule gustative.

1° Les unes, dites *cellules de soutien* (cellules recouvrantes de Loven et Schwalbe; B, fig. 392), existent seules à la surface du bourgeon; elles sont fusiformes, avec un noyau ovalaire (*r*, fig. 391); leur corps cellulaire granuleux, large à sa partie moyenne, s'effile vers l'extrémité externe, qui se termine en pointe mousse; l'extrémité interne ou profonde s'élargit souvent en une sorte de pied, à bord dentelé.

Cellules de soutien.

2° Les autres, dites *cellules gustatives* (cellules internes), ne se trouvent que dans la partie centrale du bourgeon; elles présentent un noyau allongé (*s*, fig. 391); leur corps cellulaire, au niveau de chaque extrémité du noyau, s'effile brusquement en un prolongement interne ou profond et un prolongement externe ou superficiel (C, fig. 392). Le *prolongement externe*, mince et légèrement aplati, se dirige vers le pore du goût et à son niveau se termine par un bâtonnet ou cil, de substance homogène et réfringente, qui sort par le pore (*p*, fig. 391) et

Cellules gustatives.

baigne dans le liquide ambiant (salive contenant les particules sapides à l'état de dissolution). Le *prolongement interne* ou profond, d'ordinaire très effilé (C, fig. 392), se dirige vers la base du bourgeon, où il semble (nous verrons dans un instant qu'il n'en est rien) se continuer directement avec une fibre nerveuse, un cylindre-axe (fig. 391, 393). — Ces cellules gustatives sont mêlées, dans le centre du bourgeon (fig. 391), à des cellules de soutien; celles-ci ne méritent donc pas le nom de *cellules recouvrantes*, qui leur avait été donné tout d'abord, car si elles constituent seules la couche superficielle du bourgeon (fig. 392), elles existent aussi dans son centre, interposées aux cellules gustatives; en un mot il y a des cellules de soutien périphériques, et des cellules de soutien *intercalaires*.

Les cellules de soutien se trouvent au centre comme à la périphérie.

Terminaisons nerveuses. — A la base des bourgeons du goût arrive un abondant faisceau de fibres nerveuses (*n*, *n*, fig. 391 et 393); se dépouillant de leur myéline, ces fibres pénètrent les unes dans l'épithélium pavimenteux interposé aux bourgeons et s'y terminent (en *i*, fig. 393) selon le mode général des ramifications intra-épithéliales (p. 887), les autres abordent la base du bourgeon et se mettent en connexion avec lui. Comment alors se comportent-elles exactement?

Arrivée des nerfs à la base du bourgeon.

Tout d'abord et jusque dans ces derniers temps, on avait cru voir une continuité directe s'établir entre une fibre nerveuse et le prolongement profond d'une cellule gustative. Mais depuis l'introduction dans la technique histologique des méthodes de Golgi et d'Ehrlich, la question a été reprise de divers côtés (Fusari et Panasci, Retzius, Lenhossek, Arnstein) et notamment par Jacques (de Nancy)[1], et toutes ces observations ont abouti, en dernière analyse, aux résultats suivants : les fibres nerveuses se divisent en fibrilles qui, se répandant dans le bourgeon du goût (fibrilles intragemmales), n'affectent avec les cellules gustatives que des rapports de contiguïté; en effet elles entourent ces éléments de ramifications terminales variqueuses en tout semblables à celles que nous avons décrites à propos des cellules glandulaires par exemple (p. 883).

Ramifications nerveuses terminales non *continues* avec les cellules gustatives,

1. P. Jacques, *Terminaisons nerveuses dans l'organe de la gustation*, 1894.

« Les fibrilles nerveuses en très grand nombre, dit Jacques, s'élèvent dans l'interstice des cellules en s'accommodant à leur forme souvent très irrégulière. Aussi les voit-on présenter des bifurcations répétées et émettre (fig. 394) dans toutes les directions des ramuscules terminaux tantôt courts, tantôt assez longs, souvent récurrents. Ces fibrilles semblent composées de lignes brisées successives ; entre chaque renflement en forme de gouttelette s'étend une très fine traînée noire et rectiligne, en sorte que les images fournies offrent un aspect très comparable à celui de constellations dont les différentes étoiles seraient unies par des traits déliés... On voit une fibrille s'enrouler étroitement autour d'une cellule gustative et parfois la couvrir de ses collatérales (A, fig. 394). Plus souvent on rencontre, au centre d'un bourgeon dont les cellules sont demeurées incolores, les fibrilles intra-gemmales agencées en une sorte de petit plexus dont la forme allongée reproduit complètement la configuration extérieure d'une cellule (fig. 394, en B). Les cellules des bourgeons gustatifs ne sont donc pas des cellules nerveuses ; mais il est permis de les considérer comme des éléments épithéliaux différenciés, entrés secondairement au service de la conduction nerveuse, c'est-à-dire des cellules sensorielles secondaires, ou bien comme de simples auxiliaires perfectionnant l'impression sur les fibrilles terminales du glosso-pharyngien. »

Mais les entourant de ramifications libres (*contiguïté*).

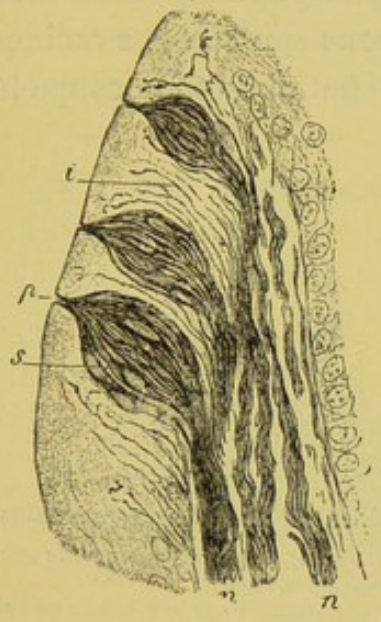


Fig. 393. — Coupe de l'appareil gustatif folié du lapin traité par la méthode de l'or, pour mettre en évidence son appareil nerveux.

p. Pore du goût. — *s*. Cellules gustatives. — *i*. Fibres nerveuses intra-épithéliales. — *n*. Nerf afférent au bourgeon gustatif (Ranvier).

En un mot nous retrouvons ici, mais avec des variantes dans les dispositions, les cellules sensorielles associées aux ménisques tactiles intra-épidermiques du museau du porc, les cellules tactiles associées aux disques tactiles des corpuscules de Grandry, etc. ; seulement au lieu de se terminer par un

Homologies avec les autres modes de terminaisons intra-épithéliales.

ménisque ou un disque, la fibre nerveuse se résout en des arborisations complexes et variqueuses, se ramifiant sur toute la surface de la cellule sensorielle, établissant ainsi avec elle les rapports de contiguïté les plus intimes, mais jamais de véritables rapports de continuité.

Neurones gustatifs.

Ces terminaisons nerveuses des nerfs du goût appartiennent à des *neurones* (neurones gustatifs) dont le corps cellulaire est placé dans le ganglion du nerf glosso-pharyngien, c'est-à-dire dans un ganglion homologue des ganglions spinaux des racines postérieures des nerfs rachidiens; et en effet, lorsqu'on coupe le

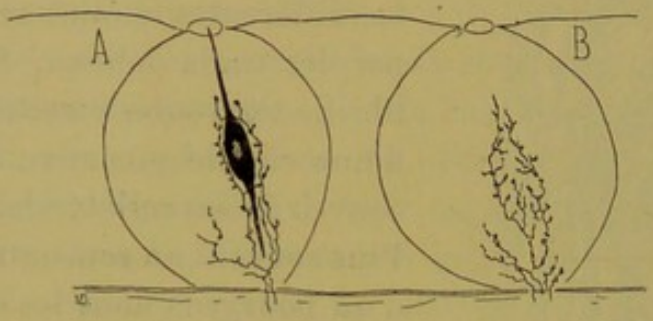


Fig. 394. — Terminaisons nerveuses gustatives ; fibrilles nerveuses intra-gemmales.

En A. Un bourgeon du goût, où le précipité de chromate d'argent a dessiné une cellule gustative avec les ramifications nerveuses terminales qui l'entourent.

En B. Bourgeon du goût, où ces ramifications seules ont été dessinées par le réactif ; on voit que par leur ensemble elles reproduisent la figure de la cellule gustative dont elles donnent une sorte de moule.

glosso-pharyngien, ces terminaisons nerveuses dégénèrent, et leur destruction amène consécutivement la disparition des cellules gustatives elles-mêmes et l'atrophie des bourgeons du goût (Ranvier).

5° TERMINAISONS AUDITIVES

Terminaisons nerveuses de l'oreille interne.

Nous désignerons ici, sous le nom de terminaisons auditives, toutes les terminaisons nerveuses qui se font dans l'oreille interne, bien qu'elles ne soient certainement pas toutes en rapport avec l'impression des sons, et que notamment celles des ampoules des canaux semi-circulaires soient affectées à des sensations spéciales relatives à la notion de la position de la tête et de ses déplacements (*sens de l'équilibration;* voir les traités de *Physiologie*).

Or, ces terminaisons, dites auditives, présentent les plus intimes ressemblances avec celles que nous venons de voir au niveau des bourgeons gustatifs. Ici encore existent des formations épithéliales sensorielles particulières; ici encore étaient admis naguère des rapports de *continuité* entre les fibrilles nerveuses et ces cellules sensorielles; mais les recherches récentes ont mis en évidence de simples rapports de *contiguïté*. Il faut à cet égard étudier d'une part les terminaisons dans le saccule, l'utricule et les ampoules des canaux semi-circulaires (taches et crêtes acoustiques), et d'autre part les terminaisons dans le limaçon (organe de Corti).

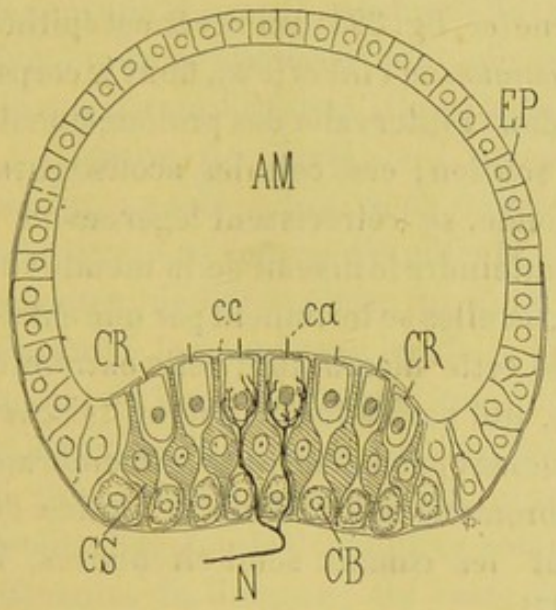


Fig. 395. — Terminaisons nerveuses au niveau d'une *crête acoustique* (CR, CR) d'une ampoule (AM) de canal semi-circulaire.

EP. Épithélium indifférent. — CR, CR, limites de la crête acoustique. — CB. Cellules basales. — CS. Cellules de soutien, dont le prolongement interne forme la cuticule *cc*. — *ca*. Cellules acoustiques et leurs cils. — N. Fibre nerveuse, et sa terminaison par ramifications libres à la surface de deux cellules acoustiques.

Taches et crêtes acoustiques. — Le saccule, l'utricule et les canaux semi-circulaires sont des cavités closes, dérivant de la vésicule auditive primitive (fig. 116 et 117) et par suite tapissées par un épithélium d'origine ectodermique (p. 264). Cet épithélium (E P, fig. 395) est partout d'une seule couche de cellules, sauf en une région spéciale pour chaque cavité, région dite *tache* ou *macule acoustique* pour le saccule ou l'utricule, et *crête acoustique* (fig. 395) pour chacune des ampoules des canaux semi-circulaires (fig. 397).

Épithélium d'origine ectodermique.

Au niveau de ces crêtes ou taches, arrivent les ramifications que le nerf acoustique donne à chacun de ces organes, et l'épithélium épaissi (*épithélium acoustique ou auditif*) est formé de plusieurs espèces de cellules, savoir : 1° des *cellules basales*, arrondies (CB, fig. 395), qui occupent la couche la plus profonde

Trois espèces de cellules :

Basales,

De soutien,

de l'épithélium ; 2° des *cellules de soutien*, fusiformes, s'étendant dans toute l'épaisseur de cet épithélium acoustique (*CS*, fig. 395), c'est-à-dire formées d'une partie moyenne ovoïde, renfermant le noyau, et de deux prolongements dont l'un se dirige vers la profondeur, entre les cellules basales, pour aboutir à la membrane basale hyaline sur laquelle repose l'épithélium, et dont l'autre se dirige vers la superficie, c'est-à-dire la surface libre de l'épithélium, où il s'étale pour donner naissance à une cuticule ou membrane limitante interne (*cc*, fig. 395) qui revêt cet épithélium ; 3° des *cellules* dites *acoustiques* ou *ciliées* (*ca*), dont le corps, en forme de poire, est placé dans l'intervalle des prolongements superficiels des cellules de soutien ; ces cellules acoustiques, arrondies à leur partie profonde, se rétrécissent légèrement à leur partie superficielle pour atteindre le niveau de la membrane limitante ou cuticule interne, où elles se terminent par une extrémité placée dans un orifice de cette membrane ; cette extrémité porte un cil volumineux (*ca*), qui paraît formé par un faisceau de cils fins accolés, et qui, passant par l'orifice de la membrane limitante interne (*cc*), fait librement saillie dans le liquide dit *endolymphe* que contiennent les canaux semi-circulaires, le saccule et l'utricule (fig. 397).

Acoustiques ou ciliées.

Arrivée des fibres nerveuses dans l'épithélium.

La question est de savoir comment les nerfs, qui abordent les macules et crêtes acoustiques par leur partie profonde et traversent la membrane basale de l'épithélium acoustique, se terminent dans cet épithélium et quels rapports ils affectent avec les cellules dites acoustiques. Ces cellules sont évidemment, de par leurs dispositions, de par leurs cils terminaux, les homologues des cellules gustatives des bourgeons du goût (p. 903). Ici aussi la question de leurs rapports avec les fibres nerveuses est restée longtemps obscure ; les auteurs qui, comme Schultze, s'étaient livrés aux plus patientes recherches à cet égard, croyaient entrevoir que de la partie profonde de la cellule auditive partirait un filament se continuant avec une fibrille nerveuse ; mais ils signalaient aussi de fines fibrilles nerveuses s'insinuant entre les cellules et paraissant arriver librement jusque vers la surface de l'épithélium au-dessous de la membrane limitante interne. La question était donc demeurée sans solution.

Les nouvelles recherches, entreprises soit par la méthode de Golgi, soit par la méthode d'Ehrlich, par Retzius, Gehuchten, Cajal, Lenhossek, nous ont donné cette solution; elle est identique à ce que nous avons vu pour les organes du goût et les cellules gustatives. Les fibres nerveuses, réduites à des ramifications de cylindre-axe (N, fig. 395), se terminent librement à la surface des cellules auditives, les entourant d'un fin réseau plexiforme (fig. 395), mais sans jamais affecter des rapports de continuité avec la substance de ces cellules. Les cellules auditives ou acoustiques sont donc encore des *cellules sensorielles* associées aux ramifications libres terminales des fibres nerveuses.

Terminaison des cylindres-axes par des ramifications libres au contact des cellules auditives.

Organe de Corti. — L'organe de Corti (O C, fig. 397) est une longue crête auditive en tout comparable aux crêtes et macules que nous venons d'étudier, c'est-à-dire formée par un épaississement de l'épithélium du canal cochléaire (C C, fig. 397), au niveau de la membrane basilaire (qui limite le canal cochléaire du côté de la rampe tympanique du limaçon), et régnant sur toute la longueur de cette membrane, depuis la base jusqu'au sommet du limaçon. Nous ne saurions, pour le moment, entrer dans les détails d'anatomie descriptive relatifs aux diverses parties constituantes du limaçon; du reste la figure 397 suffira pour les rappeler. Nous concentrerons donc uniquement notre attention sur l'organe de Corti (fig. 396).

C'est une *crête auditive* développée en longueur.

L'ensemble des cellules épithéliales qui le constituent se montre, sur une coupe radiale, c'est-à-dire allant de l'axe du limaçon à sa périphérie, formé de *deux masses épithéliales* disposées l'une par rapport à l'autre comme les deux versants d'un toit; elles sont en effet écartées l'une de l'autre vers leurs bases, au niveau de la membrane basilaire (M B, fig. 396), et se rejoignent par leurs sommets, circonscrivant ainsi un espace triangulaire, c'est-à-dire délimitant un véritable canal prismatique dit *tunnel de Corti* (T C, fig. 396). Dans chacune de ces masses on distingue des *cellules de soutien* et des *cellules* dites *acoustiques* ou *ciliées*. On voit que les dénominations sont les mêmes que pour les éléments des crêtes et macules; ces cellules ont également des dispositions qui rappellent exactement celles des cellules des crêtes et macules, mais avec des détails parti-

Deux masses épithéliales séparées par un *tunnel*.

culiers, dont nous devons donner une courte indication. A cet effet il faut examiner à part la *masse cellulaire interne*, ou masse située du côté interne du tunnel, par rapport à l'axe du limaçon (A X, fig. 396), et la *masse cellulaire externe*, située du côté opposé.

Masse interne avec :

En partant du tunnel, la première cellule qu'on rencontre comme faisant partie de la *masse interne*, cellule qui forme la limite interne du tunnel, est une cellule de soutien, qui, en raison de ses caractères particuliers, a reçu un nom spécial,

Pilier interne,

celui de *pilier interne* de l'organe de Corti. En effet cet élément, dont la masse presque entière est transformée en une substance dure et résistante de nature cuticulaire, repose sur la membrane basilaire par un pied élargi (P I, fig. 396), et de là s'élève en s'inclinant en dehors et s'élargissant en une extrémité supérieure dite tête, qui s'articule (en A R) avec la partie correspondante du pilier externe que nous décrirons dans un instant; cette tête du pilier interne se prolonge en dedans (du côté de l'axe du limaçon) en une courte lame cuticulaire, percée d'un orifice circulaire, et par suite affectant la forme d'un anneau (*anneau de la tête du pilier interne;* A I). — Après la cellule de soutien, dite pilier interne, on trouve, en allant en dedans (vers l'axe du

Cellule acoustique ou ciliée interne,

limaçon, A X), une *cellule acoustique* ou *ciliée interne* (cellule laissée en blanc, au-dessous de A I, dans la figure 396), laquelle est comme appuyée sur le pilier interne; configurée comme les cellules acoustiques des crêtes et macules, elle a une extrémité inférieure plus ou moins arrondie, dirigée du côté de la membrane basilaire, et une extrémité supérieure qui se rétrécit légèrement, aboutit à l'anneau de la tête du pilier interne (A I), et porte une série de cils rigides qui passent par l'orifice de cet anneau (A I) et en émergent comme le long cil des cellules acoustiques des taches et macules émerge (fig. 395) des orifices de la cuticule limitante interne des taches et macules. — Après cette cellule acoustique ou ciliée interne se trouve, plus en dedans, une

Cellule de soutien interne,

cellule de soutien, dite *cellule de soutien interne*, ou *cellule supportante interne* (S I, fig. 396), qui ne présente aucun détail particulier, et à laquelle succèdent (en E P) des cellules épithéliales (*épithélium de la pente interne de l'organe de Corti*),

qui deviennent de plus en plus basses et prennent les caractères des cellules indifférentes de l'épithélium de revêtement du canal cochléaire. Puis cellules épithéliales indifférentes.

Si maintenant nous passons à l'étude de la *masse cellulaire externe*, nous allons trouver, en allant cette fois de dedans en dehors (vers *ex*, en nous éloignant de l'axe du limaçon, AX), exactement les mêmes dispositions, avec cette seule différence que

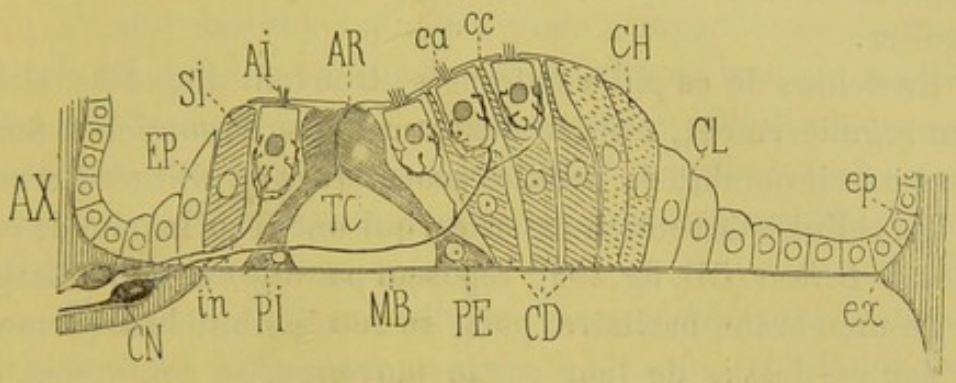


Fig. 396. — Les éléments de l'organe de Corti.

MB. Membrane basilaire, avec son insertion interne (*in*) sur le bord libre de la lame spirale osseuse (AX, indique le côté où est l'axe du limaçon) et son insertion externe (*ex*).

TC. Tunnel de Corti ; tout ce qui est en dedans (à gauche sur la figure) forme la masse interne de l'organe de Corti ; tout ce qui est en dehors (à droite) forme la masse externe.

PI. Pilier interne. — PE. Pilier externe. — AR. Articulation de deux piliers.

AI. Anneau interne, donnant passage aux cils de la cellule acoustique interne. — SI. Cellule interne de soutien, ou cellule supportante interne. — EP. Épithélium de la pente interne.

cc. Membrane réticulaire dont les orifices donnent passage aux cils (*ca*) des cellules acoustiques externes ou cellules de Corti. — CD. Cellules de soutien externe ou cellules de Deiters, formant, par leurs prolongements superficiels, la membrane réticulaire *cc*. — CH. Cellules de Hensen. — CL. Cellules de Claudius, se continuant avec l'épithélium indifférent (*ep*).

CN. Corps cellulaires de neurone acoustique, situés dans le canal de Rosenthal (ganglion de Corti). Des deux cellules bipolaires ici figurées, le prolongement protoplasmique de l'une (la supérieure) se rend à une cellule acoustique interne, le prolongement protoplasmique de l'autre se rend, en traversant le tunnel de Corti, aux cellules acoustiques externes.

le nombre des éléments sera plus grand, c'est-à-dire que, au lieu d'une seule cellule acoustique ou ciliée, nous en trouverons trois ou quatre séparées par autant de cellules de soutien.

En effet, en partant du tunnel, le premier élément que nous rencontrons, et qui forme la paroi externe du tunnel, est une cellule de soutien qui, en raison de son importance, de sa transformation en substance dure, cuticulaire, a reçu le nom particulier de *pilier externe* de l'organe de Corti. Analogue au pilier interne, mais plus long et plus volumineux, il présente comme celui-ci un pied (PE, fig. 396) reposant sur la membrane basi- Masse externe avec Pilier externe,

laire (M B) et une tête qui va rejoindre celle du pilier interne et s'articuler avec elle (en A R); cette tête se prolonge en dehors en une lame cuticulaire, qui, s'unissant à des lames cuticulaires semblables appartenant aux autres cellules de soutien que nous décrirons dans un instant (cellules de Deiters), forme à la masse cellulaire externe de l'organe de Corti une cuticule ou membrane limitante dite *membrane réticulaire* (*c c*), parce qu'elle est percée d'orifices qui lui donnent la disposition d'un réseau régulier.

En dehors de ce pilier externe se trouvent disposées, alternant régulièrement, trois ou quatre cellules de soutien externe et un pareil nombre de cellules acoustiques ou ciliées externes. — Les cellules de soutien externes, qui ont reçu le nom de *cellules de Deiters* (C D, fig. 396), reposent par une extrémité élargie sur la membrane basilaire, puis, se rétrécissant brusquement un peu au-dessus de leur partie moyenne, se continuent en haut par une extrémité amincie qui aboutit à la membrane réticulaire (*c c*) et contribue à la former en donnant naissance à une expansion cuticulaire dont les bords se soudent d'une cellule de Deiters à l'autre, et de la cellule de Deiters la plus interne avec la lame cuticulaire partie de la tête du pilier externe. — Les cellules acoustiques ou ciliées externes, disposées entre les cellules de Deiters, ont reçu le nom de *cellules de Corti*; elles ne descendent pas jusqu'à la membrane basilaire; leur extrémité inférieure s'arrête au niveau du point où la cellule de Deiters correspondante se rétrécit brusquement, de sorte que, selon une heureuse comparaison employée par Ranvier, la cellule acoustique de Corti est supportée par la cellule de Deiters comme l'est une personne assise sur une chaise (fig. 396); l'extrémité supérieure de ces cellules acoustiques ou ciliées de Corti arrive jusqu'au niveau d'un orifice de la membrane réticulaire (*c c*), et s'y termine en portant une série de cils rigides (*c a*) qui passent par les orifices de la membrane réticulaire et émergent à la surface.

Cellules de Deiters, ou cellules de soutien externes,

Cellules de Corti ou cellules acoustiques (ciliées) externes,

Enfin, après ces cellules de Corti et de Deiters disposées en alternant, la masse cellulaire externe présente, plus en dehors, des cellules de soutien (C H et C L) qui deviennent de

moins en moins hautes et affectent graduellement des formes de transition vers les cellules épithéliales indifférentes (*ep*) qui revêtent le reste du canal cochléaire; parmi ces cellules de soutien externes ou *cellules supportantes externes*, dont l'ensemble est désigné sous le nom d'épithélium de la pente externe de l'organe de Corti, on donne parfois aux plus internes (les plus hautes) le nom de cellules de Hensen (CH), et aux plus externes celui de cellules de Claudius (CL).

Puis cellules épithéliales indifférentes.

On voit en somme que la grande complexité de l'organe de Corti est due à la variété de ses cellules de soutien, tandis que ses cellules acoustiques ou ciliées, aussi bien l'interne que les externes (ou cellules de Corti), sont constituées et disposées selon le type commun des cellules acoustiques des taches et macules.

Variété des cellules de soutien.

C'est donc avec ces cellules ciliées que doivent se mettre en rapport les fibres nerveuses de la branche cochléenne du nerf acoustique. Ces fibres se dépouillent de leur gaine de myéline en passant par les orifices ou foramina du bord (*in*, fig. 396) de la lame spirale osseuse, au niveau de l'insertion de la lame basilaire, et arrivent à l'état de cylindres-axes nus au-dessous des cellules ciliées internes, où elles se divisent en fibrilles; de ces fibrilles, les unes paraissent s'arrêter à ce niveau; les autres s'engagent entre les piliers internes, traversent le tunnel (TC), où il est relativement facile de les voir (fig. 396), car à ce niveau elles ne sont mêlées à aucun autre élément, passent dans les interstices des piliers externes (PE) et arrivent ainsi jusqu'au-dessous des cellules ciliées externes.

Arrivée des cylindres-axes nus dans l'organe de Corti.

Les fibrilles nerveuses viennent donc se ramifier dans les deux masses épithéliales (interne et externe) de l'organe de Corti, comme elles se ramifient dans l'épithélium des crêtes et macules. Mais quels sont alors les rapports qu'elles affectent avec les cellules ciliées correspondantes? Jusque dans ces dernières années, la plupart des histologistes n'osaient formuler à cet égard que des conclusions très réservées; quelques-uns cependant affirmaient que les fibres nerveuses se continuaient avec un prolongement de l'extrémité profonde des cellules ciliées. Les recherches de divers auteurs, et notamment de Geberg

et Retzius[1], sont venues récemment trancher la question, et ont montré que les dispositions sont ici les mêmes que pour les crêtes et macules (comparer les figures 295 et 296), c'est-à-dire qu'il n'y a jamais de continuité entre les fibres nerveuses et les cellules; les fibres se terminent par des ramifications libres, légèrement variqueuses, au contact de la surface des cellules ciliées, lesquelles sont donc ici des cellules sensorielles ayant la même signification que les cellules analogues des bourgeons du goût par exemple.

Terminaisons par ramifications libres enveloppant les cellules ciliées.

Ces fibres terminales, qui se distribuent aux divers organes de l'oreille interne (macules, crêtes auditives et organe de Corti), appartiennent à des *neurones* (neurones auditifs) dont le corps cellulaire est situé dans les ganglions du nerf acoustique, ganglions homologues de ceux des racines postérieures des nerfs spinaux. Mais il faut signaler ici deux faits de haute importance, d'une part, la *forme* de ces corps cellulaires, et d'autre part la *situation* de ces ganglions et par suite de ces corps cellulaires.

Neurones auditifs.

Particularités du corps cellulaire des neurones auditifs. — Les cellules nerveuses des ganglions de l'acoustique ne sont pas, comme celles des ganglions spinaux des racines postérieures, des cellules unipolaires à prolongement en T, ce sont (CN, fig. 396) des cellules fusiformes, *bipolaires;* nous savons (p. 781 et fig. 337, 339) que ces deux formes sont en définitive équivalentes, puisque le prolongement de la cellule unipolaire se bifurque à une certaine distance de son origine, puisque, d'autre part, les cellules des ganglions spinaux, unipolaires chez les mammifères, sont bipolaires chez les poissons. Mais il est intéressant de voir les cellules nerveuses, les neurones sensitifs périphériques de l'audition affecter la forme bipolaire, car ce fait nous aidera à reconnaître également des cellules nerveuses bipolaires dans les éléments que nous allons avoir à étudier sous le nom de cellules olfactives.

Le corps du neurone acoustique est une cellule bipolaire.

Les dispositions des ganglions du nerf acoustique sont sem-

1. A. Gebeng, *Ueder die Endigung des Gehörnerven in der Schnecke der Saugethiere* (Anatom. Anzg. tome VIII, décembre 1892, page 20). — G. Retzius, *Weiteres über die Endigungsweise der Gehörnerven* (Biolog. Untersuch., tome V, 1893).

blablement intéressantes, en ce qu'ici nous trouvons non pas, comme pour la racine postérieure d'un nerf rachidien, un ganglion unique, situé tout près du centre nerveaux, au niveau de l'émergence du nerf, mais bien une formation ganglion-

Le ganglion acoustique est fragmenté en :

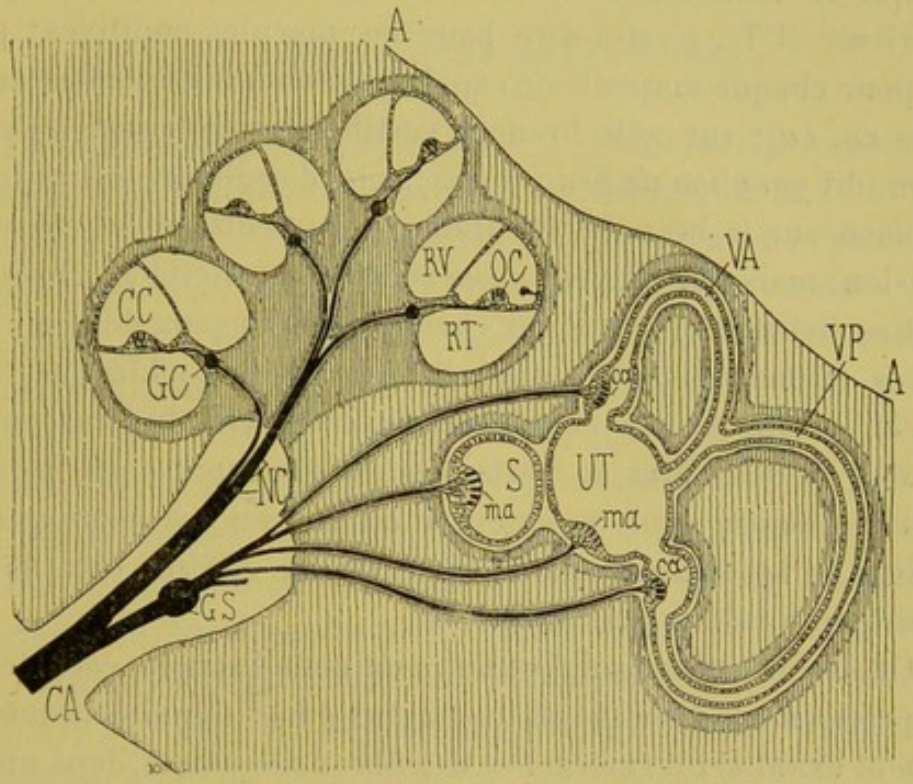


Fig. 397. — Schéma des diverses parties de l'oreille interne, et du nerf acoustique, spécialement pour montrer ses ganglions (situation périphérique des corps cellulaires des neurones acoustiques).

La substance osseuse, dans laquelle sont creusées les cavités de l'oreille interne, est ombrée de traits verticaux, plus serrés au niveau de la substance compacte qui limite immédiatement ces cavités (lames des contours). — A, A. Le bord antérieur (antéro-externe) du rocher. — CA. Orifice du conduit auditif interne, sur la face postérieure (postéro-interne) du rocher.

En haut et à gauche (c'est-à-dire en dedans et en avant), la coupe du limaçon : — RT. Rampe tympanique. — RV. Rampe vestibulaire. — CC. Rampe ou canal cochléaire. — OC. Organe de Corti, placé sur la lame basilaire, qui sépare la rampe tympanique de la rampe cochléaire. — GC, ganglion de Corti.

En bas et à droite, le vestibule, c'est-à-dire le saccule (S), l'utricule (UT) et deux canaux semi-circulaires, le vertical antérieur (VA) et le vertical postérieur (VP) ; le canal horizontal n'a pu être figuré ici. — *ma*, *ma*. Macules auditives de l'utricule et du saccule. — *ca*, *ca*. Crêtes auditives des ampoules des canaux semi-circulaires.

GS. Ganglion de Scarpa, placé sur la branche vestibulaire du nerf auditif. — GC. Le ganglion de Corti, dans le canal de Rosenthal (dans la lame spirale osseuse du limaçon).

naire qui se compose de plusieurs petits ganglions disséminés sur les branches de subdivision du tronc nerveux, et placés au voisinage des terminaisons périphériques. Nous rappellerons en effet (voir les traités d'anatomie descriptive) que le nerf

auditif, entré dans le conduit auditif interne du rocher (CA, fig. 397), s'y divise en deux branches, l'une *vestibulaire* (GS), l'autre *cochléenne* (NC). — La branche vestibulaire se divise presque aussitôt en une série de rameaux destinés aux diverses parties du vestibule, savoir : un pour le saccule (S) et un pour l'utricule (UT), c'est-à-dire pour les macules auditives; puis un pour chaque ampoule de canal demi-circulaire (crêtes auditives *ca*, *ca*); sur cette branche vestibulaire se trouve un ganglion, dit *ganglion de Scarpa* (GS), qui d'ordinaire est unique, et placé sur la branche vestibulaire immédiatement avant sa division, mais qui souvent aussi se trouve émietté en plusieurs parties distinctes placées sur chacun des rameaux destinés aux crêtes et macules. — Quant à la branche cochléenne (NC, fig. 397), elle pénètre dans l'axe ou columelle du limaçon osseux, d'où ses fibres se portent successivement dans la lame spirale osseuse, pour en émerger au niveau des *foramina* ou orifices du bord externe (bord libre, *in*, fig. 396) de cette lame, ainsi qu'il a été dit plus haut.

Ganglion de Scarpa (souvent émietté lui-même).

Or, la formation ganglionnaire de cette branche cochléenne est précisément disposée en un tractus ganglionnaire immédiatement avant cette émergence des fibres nerveuses, dans un canal qui parcourt toute la longueur de ce bord externe de la lame spirale osseuse (*canal de Rosenthal*), où elle constitue ce qu'on a nommé le *ganglion de Corti* (CN, fig. 396 et GC, fig. 397). Ce n'est pas un ganglion dans le sens que doit avoir cette expression en anatomie descriptive, ou du moins c'est un ganglion émietté, dissocié, l'ensemble des cellules nerveuses, au lieu d'être aggloméré en une masse sphérique ou ovale, étant étalé en une longue bandelette, disposition qui rappelle celle d'un épithélium.

Et ganglion de Corti.

Les cellules du ganglion de Corti sont très *périphériques*.

De plus, en raison de la situation de ces cellules ganglionnaires dans le canal de Rosenthal, on voit qu'elles sont placées aussi près que possible des terminaisons périphériques des fibres nerveuses correspondantes; un pas de plus vers la périphérie (fig. 396), et ces cellules nerveuses, ces corps cellulaires des neurones sensitifs périphériques de l'audition seraient situés en plein organe de Corti, c'est-à-dire dans l'épithélium de cet organe des sens. Or ce fait de la situation périphérique de

ces cellules, de même que leur conformation en cellules nerveuses bipolaires, va nous préparer à comprendre la signification des éléments que nous allons étudier sous le nom de cellules olfactives.

6° TERMINAISONS OLFACTIVES

La muqueuse des fosses nasales ou *muqueuse pituitaire* est revêtue d'un épithélium d'origine ectodermique. Dans la plus grande partie de ces fosses nasales (tout ce qui est au-dessous du cornet supérieur), cet épithélium est cylindrique stratifié, avec cils vibratiles à la surface, et reproduit à peu près exactement les dispositions de l'épithélium de la trachée et des grosses bronches (fig. 101, p. 227); c'est ce qu'on nomme la *région respiratoire* de la pituitaire. Mais à la partie toute supérieure des fosses nasales, au niveau du cornet supérieur et au-dessus de lui, cet épithélium se modifie; c'est là que se distribuent spécialement les fibres du nerf olfactif; aussi cette région prend-elle le nom de région olfactive (*muqueuse olfactive, épithélium olfactif;* fig. 398). La région olfactive est remarquable par sa coloration jaunâtre chez l'homme (*locus luteus* de Todd et Bowmann), brune chez le cochon d'Inde, le lapin, le chien, coloration due à des grains de pigment particulier contenus dans les cellules de l'épithélium.

Épithélium d'origine ectodermique.

Épithélium olfactif proprement dit.

Épithélium olfactif. — L'*épithélium olfactif* est formé de trois espèces d'éléments :

Trois éléments :

1° Les *cellules basales*, qui forment une rangée profonde et présentent un corps cellulaire sphérique à contours irréguliers avec un noyau arrondi. Ces éléments sont donc analogues aux cellules basales précédemment décrites dans l'épithélium acoustique (fig. 395, p. 907).

Cellules basales.

2° Les cellules épithéliales dites *cellules de soutien* (*a*, fig. 398; *e*, fig. 399); elles sont très longues et vont de la limite profonde à la limite superficielle de la couche épithéliale. Dans sa partie moyenne, chaque cellule renferme un noyau volumineux, ovalaire, et tous ces noyaux sont placés à peu près à une même hauteur (fig. 398) dans l'épaisseur de l'épithélium. — La por-

Cellules de soutien.

tion des corps cellulaires située au-dessus de ce noyau (entre lui et la surface de l'épithélium) est cylindrique, de forme régulière, composée d'un protoplasma dont les granulations dessinent, par leurs dispositions, des stries longitudinales; on

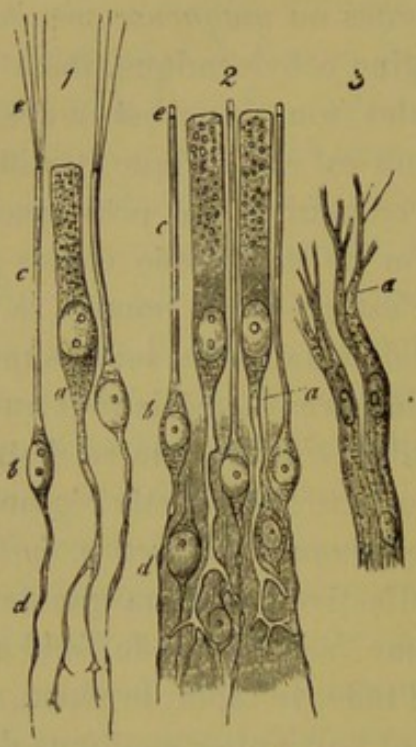


Fig. 398. — Éléments de l'épithélium olfactif.

En 1. Éléments chez la grenouille. — *a*. Cellules épithéliales de soutien. — *b*. Cellules olfactives, avec un prolongement profond (*d*), et un prolongement superficiel (*c*) avec ses cils terminaux (*e*).

En 2. Mêmes éléments chez l'homme, mêmes lettres.

En 3. Fibres nerveuses du nerf olfactif du chien; leurs subdivisions terminales en *a* (Frey).

Fig. 399. — Une cellule épithéliale de soutien, et une cellule sensorielle (olfactive) de l'épithélium olfactif de la salamandre maculée.

e. Cellule épithéliale de soutien. — *s*. Cellule olfactive. — *p*. Son bâtonnet. — *c*. Cil qui le termine (Ranvier).

voit de plus dans ce protoplasma des vacuoles pleines d'une substance claire, analogue au mucigène, et qu'on voit en effet s'échapper, sous la forme de gouttes de mucus, à l'extrémité libre de la cellule; cette extrémité ne porte ni plateau ni cils vibratiles; par cette partie de leur corps, ces éléments repré-

sentent donc de véritables cellules muqueuses rudimentaires (p. 246). — La portion du corps cellulaire qui est au-dessous du noyau est de configuration très irrégulière (fig. 399), se terminant en bas par une extrémité bifurquée ou subdivisée en courtes ramifications multiples, et présentant sur tout son trajet des dépressions, échancrures ou encoches, dans lesquelles sont logées d'une part les cellules basales, et d'autre part les corps renflés des éléments qu'il nous reste à décrire en troisième lieu.

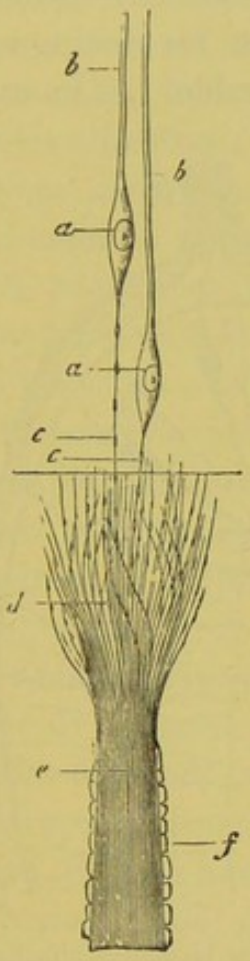


Fig. 400. — Schéma, d'après Max Schultze, de la terminaison du nerf olfactif chez le brochet.

a. Cellules olfactives. — *b*. Leur prolongement superficiel ou périphérique. — *c*. Leur prolongement central ou profond, variqueux. — *d*. Épanouissement des fibrilles nerveuses du faisceau nerveux *e*. — *f*. Gaine de ce faisceau.

Cellules olfactives.

3° Les derniers éléments, dits *cellules de Schultze* ou *cellules olfactives* (*b*, fig. 398; *s*, fig. 399; *a*, fig. 400), sont également très longs, s'étendant de la limite profonde à la limite superficielle de l'épithélium, mais ils sont minces et effilés sur toute leur longueur, excepté au niveau de leur partie moyenne, où est développé un renflement brusque, ovalaire (fig. 399), renfermant un gros noyau rond, qu'entoure seulement une mince couche de protoplasma. — Ces renflements nucléés sont disposés à des hauteurs différentes d'une cellule olfactive à sa voisine (fig. 398), toujours au-dessous du niveau régulier des noyaux des cellules de soutien, et logés dans les encoches de la portion inférieure de ces dernières cellules.

Des deux prolongements qui forment les parties effilées d'une cellule olfactive, l'un est périphérique, se dirigeant vers la surface libre de l'épithélium, l'autre est central, se dirigeant vers la profondeur. — Le *prolongement périphérique* (*c*, fig. 398; *s*, fig. 399) forme une tige protoplasmique d'un calibre régulier qui aboutit à la surface de l'épithélium; là il se continue par un petit

Prolongement périphérique avec *cils* olfactifs.

bâtonnet clair et homogène (*p*, fig. 399), qui dépasse la surface de l'épithélium, et qui, chez les batraciens, porte ou est remplacé par un ou plusieurs cils doués de mouvement (cils olfactifs, *c*, fig. 399). « Ces cils, dit Ranvier, sont extrêmement délicats et tellement grêles, qu'il faut, pour les distinguer, employer un objectif fort et un éclairage favorable. Les mouvements qu'ils présentent sont absolument différents de ceux des cils vibratiles ordinaires. Tandis que ces derniers se meuvent tous rapidement dans la même direction, les cils olfactifs se meuvent très lentement, tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre. » —

Prolongement central, en *continuité* avec une fibre nerveuse.

Le *prolongement central* (*d*, fig. 398) est très fin, variqueux, a toutes les apparences d'une fibrille nerveuse, et, dès les premières observations faites sur lui par M. Schultze, cet auteur a constaté que ce prolongement se continue avec une fibre du nerf olfactif (fig. 400).

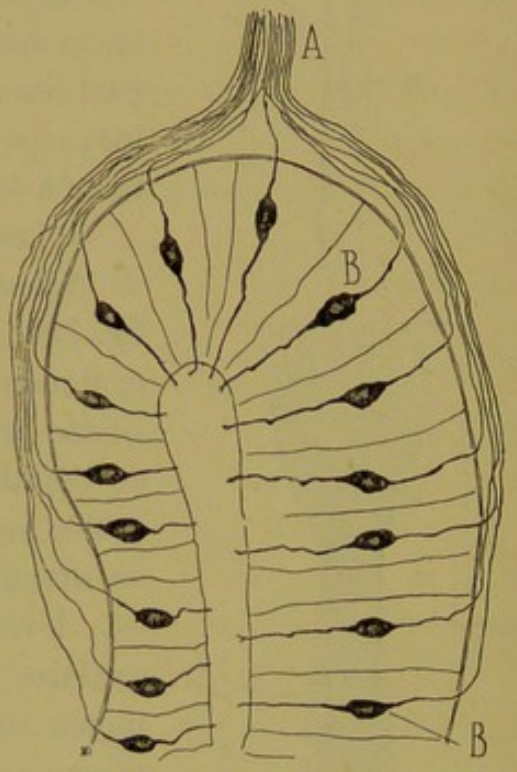


Fig. 401. — Cellules bipolaires olfactives, d'après Cajal; préparation par le procédé de Golgi; fosses nasales (organe de Jacobson) du fœtus de rat à terme.

A. Faisceau de fibres du nerf olfactif (cylindres-axes des cellules olfactives). — B. Cellules olfactives (corps cellulaires des neurones olfactifs).

En indiquant cette disposition signalée par Schultze dès 1856 et 1862, nous venons de répondre en même temps à la question que nous avions à nous poser, comme nous l'avons fait pour les épithéliums des organes des sens précédemment étudiés, à savoir quels sont les rapports des fibres du nerf olfactif avec les éléments de l'épithélium olfactif. En effet, toutes les recherches faites consécutivement à celles de Schultze ont confirmé les conclusions de celui-ci. Le nerf olfactif est formé de cylindres-axes non revêtus d'une gaine de myéline; ces fibres nerveuses sont faciles à mettre en évi-

Disposition qui paraît différer de ce qui a lieu pour les autres organes des sens.

dence sur tout leur trajet, par les nouvelles méthodes d'investigation (imprégnation au chromate d'argent de Golgi, coloration au bleu de méthylène d'Ehrlich), et par ces méthodes Arnstein, von Gehuchten, Cajal (fig. 401), etc., ont pu suivre les fibres nerveuses (A, fig. 401) et établir, sans qu'aucun doute soit possible, leur continuité avec le prolongement central des cellules olfactives (B, fig. 401).

Nous arriverions donc, pour les cellules olfactives, à une conclusion en apparence entièrement différente de celle formulée pour les cellules auditives, les cellules gustatives et les autres types de cellules sensorielles. Ici il y a continuité de la fibre nerveuse avec la substance de la cellule olfactive. Mais nous allons voir que cette disposition demande à être interprétée et que, en dernière analyse, elle rentre dans la règle générale d'après laquelle les nerfs de sensibilité, comme du reste tous les autres, se terminent périphériquement par des extrémités libres.

Mais qui rentrera dans la règle générale.

Particularités du neurone olfactif. — En effet, après l'étude de chaque épithélium ou appareil sensitif, nous nous sommes demandé où est situé le *corps cellulaire du neurone* auquel appartiennent les ramifications nerveuses de cet appareil sensitif. Si nous nous posons la même question pour les fibres nerveuses qui sont en rapport avec les cellules olfactives, nous arrivons à ce singulier résultat, établi par les récentes recherches de Van Gehuchten, Retzius, Kœlliker et Cajal, que ces fibres, suivies depuis la muqueuse olfactive jusqu'au bulbe olfactif, ne présentent pas de corps cellulaire sur leur trajet ; en effet, après avoir traversé, en venant de la muqueuse olfactive, la lame criblée de l'ethmoïde (LE, fig. 402), ces fibres arrivent au bulbe ou lobe olfactif (BO, fig. 402), qui repose sur cette lame criblée, et dans ce lobe olfactif se terminent par un bouquet d'arborisations libres qui sont en rapport de contiguïté (en AR, fig. 402) avec les arborisations du prolongement protoplasmique de certaines cellules propres au lobe olfactif et dites *cellules mitrales* (M, fig. 402) ; en d'autres termes, ces fibres olfactives n'ont pas dans le lobe olfactif leurs origines ; là ne sont pas des cellules nerveuses dont ces fibres seraient le pro-

Recherche du neurone olfactif.

On ne le trouve sur aucun point du trajet des fibres du nerf olfactif.

longement; dans le bulbe olfactif, les fibres olfactives viennent se terminer, comme se termine dans les centres nerveux tout cylindre-axe, en s'articulant par contiguïté de ses arborisations avec les arborisations protoplasmiques d'un autre neurone (page 822).

Cependant, il ne saurait exister de fibre nerveuse sans cellule qui lui donne naissance; et comme la fibre nerveuse olfac-

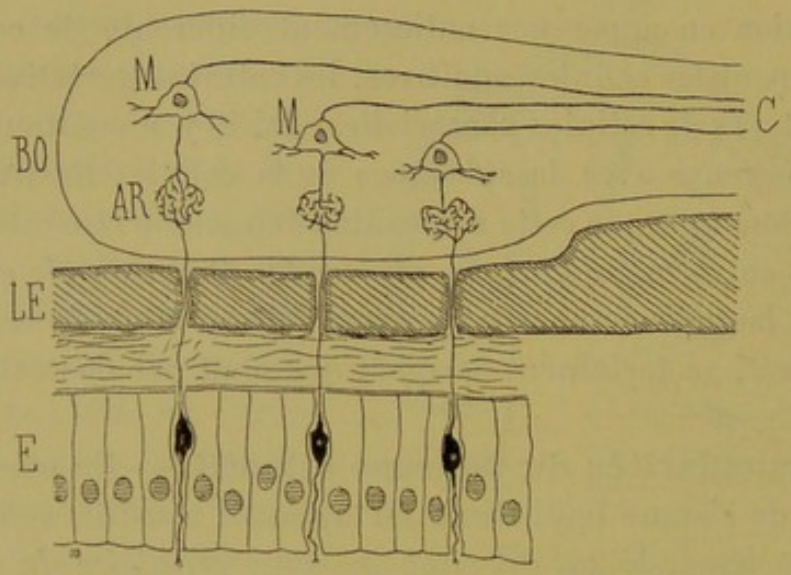


Fig. 402. — Schéma, d'après Cajal, des neurones olfactifs (central et périphérique).

E. Épithélium olfactif, où, entre les cellules épithéliales de soutien, sont les cellules olfactives bipolaires (neurones olfactifs périphériques). — LE. Lame criblée de l'ethmoïde, donnant passage aux prolongements cylindres-axes des neurones olfactifs périphériques. — BO. Le bulbe olfactif, renfermant le corps cellulaire des neurones olfactifs centraux (*cellules mitrales*, M). — AR. Articulations des prolongements cylindres-axes des neurones olfactifs périphériques avec les prolongements de protoplasma des neurones olfactifs centraux; ces articulations sont connues sous le nom de *glomérules olfactifs*. — C. Prolongements cylindres-axes des cellules mitrales.

Il est représenté par la *cellule olfactive* incluse dans l'épithélium.

tive n'est en continuité avec aucune autre cellule que la *cellule olfactive* de l'épithélium olfactif, on est amené à considérer cette cellule elle-même comme ayant la signification d'une cellule nerveuse. Elle ne serait pas l'homologue des cellules sensorielles passées jusqu'ici en revue (cellules tactiles, gustatives, auditives), mais bien l'homologue de la cellule des ganglions spinaux, de la cellule bipolaire des ganglions du nerf acoustique (CN, fig. 396, p. 911). Nous avons vu que, pour les fibres acoustiques, la cellule nerveuse, corps du neurone acoustique, se trouvait de plus en plus éloignée des centres nerveux, pour

arriver, pour ce qui est du ganglion de Corti, dans le voisinage presque immédiat de l'épithélium auditif (p. 916). Pour l'appareil olfactif, ce voisinage, cette proximité entre la cellule nerveuse et l'épithélium sensoriel correspondant deviennent tels que la cellule nerveuse s'incorpore à cet épithélium, se place entre les cellules de soutien (voir le schéma de la fig. 359, p. 827), Ces cellules nerveuses ne sont donc plus agglomérées en un ganglion, mais disséminées sur une surface, disposition à l'intelligence de laquelle nous avons été préparés par l'émiettement que nous avons vu se produire dans le ganglion de Scarpa de la branche vestibulaire du nerf auditif (p. 916), et par la disposition étalée que présente le ganglion de Corti de la branche cochléenne (p. 916).

La *cellule olfactive* (intra-épithéliale) est une cellule nerveuse.

Si la cellule olfactive représente une cellule bipolaire, si elle est le corps du neurone olfactif, elle doit avoir deux prolongements, l'un dit de protoplasma ou à conduction cellulipète (voy. p. 824), l'autre dit cylindre-axe à conduction cellulifuge. Et elle possède en effet ces deux prolongements. Ce que nous avons décrit sous le nom de prolongement périphérique de la cellule olfactive (*s*, fig. 399) est en effet un prolongement de protoplasma; sa conduction est cellulipète; il amène vers la cellule les impressions qu'il reçoit par l'action des particules odorantes, au niveau de son extrémité libre émergeant de l'épithélium par le bâtonnet et les cils dont il est muni (p. 920). Aussi n'y a-t-il pas ici de cellules sensorielles particulières; par une adaptation particulière, que réalise la présence de ce bâtonnet et de ces cils, le neurone olfactif lui-même, à l'extrémité de son prolongement de protoplasma, possède ce qui sert d'intermédiaire entre lui et les agents excitants extérieurs; en ce sens, il est à la fois cellule nerveuse et cellule sensorielle. — Quant au prolongement cylindre-axe à conduction cellulifuge, il est représenté par le prolongement central de la cellule olfactive, se continuant sous la forme de ce qui a été connu de tout temps comme fibre du nerf olfactif (fig. 400, 401 et 402).

Son prolongement de protoplasma.

Son cylindre-axe.

Nous voyons donc que le neurone olfactif, ou neurone sensitif périphérique de l'olfaction, présente chez les vertébrés

Comparaison du neurone olfactif périphérique avec les autres neurones sensitifs périphériques.

les mêmes dispositions que présentent, chez certains invertébrés, la plupart des neurones sensitifs, ainsi que nous l'avons représenté dans le schéma des figures 339 et 359, figures dont le lecteur devra examiner les divers éléments, pour les comparer avec ce que nous venons de voir pour le neurone de la sensibilité olfactive aussi bien que pour celui de la sensibilité auditive.

Neurone olfactif central.

Si le neurone sensitif périphérique de l'olfaction est ainsi reporté à la périphérie, éloigné des centres, le neurone sensitif central (voir p. 830 cette nomenclature des neurones sensitifs) a subi un déplacement semblable (M, M, fig. 402); le lobe olfactif (BO, fig. 402), qui le contient, se présente comme un lobe écarté de l'encéphale, auquel il n'est plus rattaché que par un pédicule, commissure nerveuse à laquelle les anciens anatomistes ont donné le nom impropre de nerf olfactif, dénomination que tous les auteurs tendent aujourd'hui à remplacer par celle de *bandelette olfactive*, parce que, en effet, il ne s'agit pas là d'un cordon nerveux périphérique, d'un *nerf* proprement dit, mais que le bulbe olfactif et la bandelette olfactive ne sont autre chose qu'un prolongement, un lobe du cerveau. Ces neurones sensitifs centraux de l'olfaction sont représentés par les *cellules mitrales* (M, fig. 402), précédemment indiquées comme éléments caractéristiques du bulbe olfactif.

Cellules mitrales.

Il n'est pas sans importance, pour ce qui va suivre, de porter son attention sur cette situation excentrique de la cellule mitrale ou neurone sensitif central de l'olfaction. De même que nous venons de voir, en passant de l'appareil de l'audition à celui de l'olfaction, le neurone sensitif périphérique, d'abord seulement éloigné des centres nerveux, venir ensuite s'incorporer à l'épithélium sensoriel, de même, nous allons voir, en passant de l'appareil de l'olfaction à celui de la vision (rétine), le neurone sensitif central, seulement éloigné des centres dans le premier appareil (fig. 402), aller s'incorporer à l'épithélium sensoriel (rétine) dans le second. Nous trouverons donc dans l'épaisseur de la rétine et le neurone sensitif périphérique et le neurone sensitif central; de plus, outre des cellules de soutien, nous verrons réapparaître dans cet épithélium visuel les cellules sensorielles que

Déplacement vers la périphérie du neurone sensitif central.

nous avions constatées dans les autres appareils des sens, et qui ne sont pas représentées dans l'appareil olfactif seulement. On conçoit donc quelle est la complexité de la rétine. Ramener chacun de ses éléments à sa signification générale, établir l'homologie de chacun d'eux avec ceux des autres organes des sens, a été un des plus beaux résultats des études récentes sur le système nerveux ; ainsi la rétine, nous allons le voir, s'est trouvée *expliquée*, et la compréhension de sa constitution *facilitée* d'une manière inespérée.

CHAPITRE XLIII

TERMINAISONS DES NERFS SENSITIFS (SUITE)
LA RÉTINE ET LES NEURONES DE LA SENSIBILITÉ VISUELLE

Origine ectodermique de la rétine. — La membrane sensible de l'œil, ou rétine, est primitivement une formation épithéliale qui dérive de l'ectoderme, non directement, comme les autres épithéliums des sens, mais indirectement, par l'intermédiaire du neuro-épithélium c'est-à-dire des parois de la vésicule cérébrale primitive antérieure, ainsi que nous l'avons vu précédemment (p. 265, et fig. 116 à 118), en décrivant la vésicule oculaire primitive. Nous avons vu que cette vésicule primitive se transforme par invagination en *vésicule oculaire secondaire*, composée de deux feuillets, l'externe, mince, qui formera la couche de cellules pigmentaires, et l'interne, épais, qui formera la rétine (fig. 118). Les cellules pigmentaires, dites à tort épithélium choroïdien, doivent donc être rattachées à la rétine, dont elles partagent l'origine ; nous en ferons cependant ici abstraction, pour ne nous occuper que de la rétine propement dite, sur la constitution de laquelle nous ne donnerons que les détails nécessaires pour arriver à établir l'homologie de ses éléments avec ceux des autres organes des sens, pour établir en un mot le mode de terminaison des fibres nerveuses sensitives visuelles.

Rappel de l'origine de la rétine (ectodermique indirecte).

Éléments multiples de la rétine.

Dans les cellules épithéliales qui forment primitivement la rétine, des différenciations profondes se produisent; certains éléments deviennent *cellules de soutien;* les autres, *cellules nerveuses* et *cellules sensorielles*. Puisque nous venons de voir que des cellules nerveuses bipolaires existent dans l'épithélium olfactif, on ne doit rien trouver d'étonnant à ce fait que des cellules nerveuses se développent dans la rétine, à côté de cellules sensorielles, c'est-à-dire de cellules épithéliales modifiées. Ce fait est pour ainsi dire à prévoir, puisque l'épithélium d'origine ectodermique qui donne la rétine, est le même qui donne les éléments des centres nerveux. — Nous commencerons cette étude par les cellules de soutien.

Cellules de soutien. — Les cellules de soutien de la rétine, dites *fibres radiées de Muller* (fig. 404), sont de longues cellules parcourant presque toute l'épaisseur de la rétine, de sa surface interne à sa surface externe.

Fibres de Muller.

Chacune d'elles commence au niveau de la surface interne de la rétine par une sorte de pied (*i*, fig. 404) étalé en cuticule, et la soudure de ces pieds entre eux détermine la formation d'une membrane basale dite *limitante interne* (*l*, fig. 403 A), laquelle forme en effet la couche la plus interne de la rétine.

Limitante interne.

A partir de ce pied, la cellule de soutien, ou fibre de Muller, monte dans l'épaisseur de la rétine en présentant alternativement des rétrécissements et des dilatations; de ces dilatations partent des prolongements qui paraissent s'anastomoser avec des prolongements semblables des cellules de soutien voisines, de manière à former une véritable charpente de soutènement (fig. 403 A); dans l'une de ces dilatations, à peu près dans la zone moyenne de la rétine, et à un niveau qui est le même pour tous, se trouve le noyau de la cellule (*é*, fig. 403; *n*, fig. 404).

Noyau.

Enfin, à son extrémité externe, la cellule s'élargit et se décompose en prolongements parallèlement disposés comme les dents d'une fourchette (*b*, *e*, fig. 404), et se terminant tous à un même niveau, en donnant naissance à des expansions cuticulaires qui, par leur soudure, forment une *membrane limitante externe* (*a*, fig. 403; *e*, fig. 404), comparable à la limitante interne; seulement cette limitante externe, malgré son

Limitante externe.

nom, ne correspond pas, en apparence, à la limite externe de

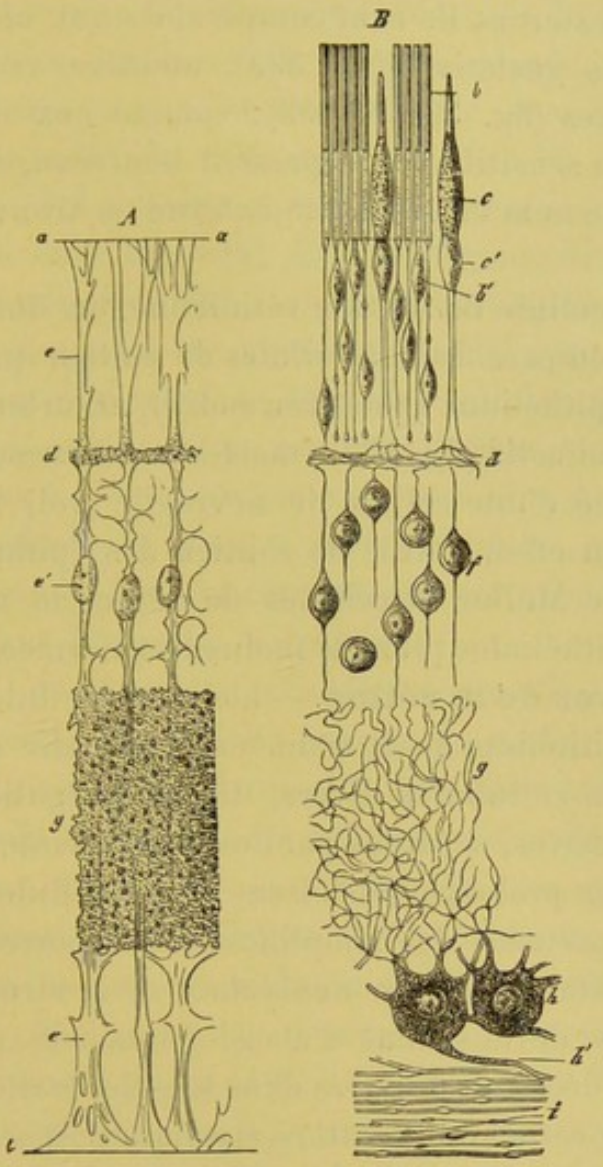


Fig. 403. — Coupe schématique de la rétine.

En A. Ses éléments de soutien. — *a*. Membrane limitante externe. — *e*. Fibres de Muller avec leurs noyaux (*e'*). — *d*. Manière dont les prolongements latéraux de cette fibre prennent part à la formation de la couche granulée externe. — *g*. Mêmes dispositions pour la couche granulée interne. — *l*. Limitante interne.

En B. Éléments nerveux et sensoriels de la rétine. — *b*. Bâtonnet. — *c*. Cône. — *b'*. Grain de bâtonnet. — *c'*. Grain de cône. — *d*. Couche granulée externe. — *f*. Couche granuleuse interne. — *g*. Couche granulée interne. — *h*. Couche des cellules nerveuses. — *h'*. Prolongement cylindre-axe de ces cellules, allant former la couche des fibres nerveuses (*i*).

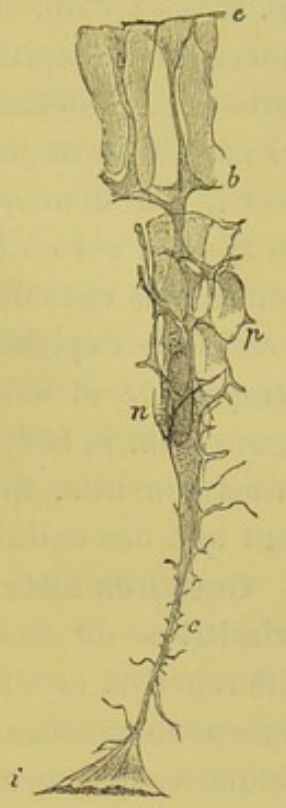


Fig. 404. — Fibre de Muller ou cellule de soutènement de la rétine du triton.

e. Bord cuticulaire formant la limitante externe. — La portion comprise en *e* et *b* correspond aux grains de cônes et de bâtonnets, ou cellules visuelles. — *p*. Expansions membraneuses au niveau de la couche granuleuse interne. — *c*. Portion correspondant à la couche granulée interne, et aux couches sous-jacentes (jusqu'à celle des fibres du nerf optique). — *i*, Pied de la cellule, correspondant à la limitante interne. — *n*. Noyau de la cellule (Ranvier).

la rétine; elle est dépassée en effet par les éléments que nous allons étudier sous le nom de cônes et de bâtonnets (fig. 403,

B); mais ces éléments sortent par des orifices circulaires pratiqués dans la limitante externe; ils sont comparables aux cils ou bâtonnets des cellules gustatives (fig. 392), auditives (*ca*, fig. 395 et 396), olfactives (fig. 398 et 399); comme eux ils émergent de l'épithélium sensitif et en dépassent le niveau, de sorte que, en définitive, le nom de limitante externe se trouve ici parfaitement justifié.

Homologie avec les autres cellules de soutien.

On voit donc que la cellule de soutien rétinienne, ou fibre de Muller, est en tout comparable aux cellules de soutien que nous avons vues dans l'épithélium gustatif ou auditif, et surtout à celles de l'épithélium olfactif (fig. 399); mais elle est encore comparable et homologue d'une cellule de névroglie (voir la figure 366, p. 858); et, en effet, cellule de soutien des épithéliums sensitifs, fibres de Muller et cellules de névroglie ne sont que des cellules épithéliales plus ou moins transformées.

Couches successives de la rétine. — Les autres cellules primitives du neuro-épithélium de la rétine embryonnaire se différencient en éléments cellulaires divers, disposés régulièrement en couches successives, séparées par des couches intermédiaires que forment les prolongements issus de ces cellules. Pour faire juger de l'importance des simplifications apportées par les recherches récentes dans la connaissance de la structure de la rétine, nous devons tout d'abord énumérer ces couches telles qu'on les décrivait naguère dans tous les traités d'histologie, d'autant que cette nomenclature classique doit servir de repère pour les nomenclatures nouvelles et simplifiées. En y comprenant les formations cuticulaires (limitantes) dues aux deux extrémités des fibres de Muller, la rétine comprend, en allant de sa surface interne à sa surface externe, neuf couches (fig. 403, A et B).

Énumération des neuf couches classiques.

1° La *limitante interne* (*l*, fig. 403, A; 1, fig. 406). Nous nous sommes déjà expliqués sur sa signification (p. 926).

2° La *couche des fibres du nerf optique* (*i*, fig. 403, B; 2, fig. 406). Elle est formée de fibres nerveuses qui rayonnent à partir de la *papille optique* ou lieu d'entrée du nerf optique dans la rétine. Au niveau de cette papille ces fibres perdent leur myéline et s'étalent en une couche sous-jacente à la limitante

Fibres sans myéline.

interne, couche qui devient de plus en plus mince vers la périphérie de la rétine (en s'éloignant de la papille), parce que ces fibres nerveuses, formées de cylindres-axes nus, s'arrêtent graduellement pour se continuer avec les éléments de la couche suivante (fig. 406; et *h'*, fig. 403 B).

3° La *couche des cellules nerveuses multipolaires* (*h*, fig. 403 B; et 3, fig. 406). Elle est formée de cellules relativement volumineuses (30 μ de diamètre en moyenne), dont la nature nerveuse a été reconnue par Valentin dès 1842. Elles sont configurées selon le type des cellules multipolaires, c'est-à-dire présentent d'une part, en dedans, un prolongement cylindre-axe qui se continue avec une fibre nerveuse de la couche précédente, et d'autre part, en dehors, un nombre plus ou moins grand de prolongements de protoplasma, lesquels se ramifient dans la couche suivante.

Cellules nerveuses multipolaires.

4° La *couche réticulée interne* (dite aussi *granulée interne* ou *couche moléculaire interne*; *g*, *g*, fig. 403 A et B; 4, fig. 406). En apparence formée de très fines granulations, cette couche, dont la nature a été longtemps discutée, fut reconnue constituée par un fin réseau de fibrilles, les unes de nature nerveuse (provenant de la couche précédente), les autres émanées des prolongements latéraux des fibres de Muller.

Réseau de fibrilles nerveuses.

5° La *couche granuleuse interne*, ou *couche des grains internes* (*f*, fig. 403 B; 5, fig. 406). On n'y avait d'abord reconnu que des noyaux (dits grains); de ces noyaux, les uns sont ceux des fibres de Muller (*e'*, fig. 403,A); les autres sont entourés d'une mince couche de protoplasma, ressemblent au corps des cellules olfactives, et ont été avec raison considérés comme représentant des cellules bipolaires (*f*, fig. 403 B). Nous verrons en effet, dans un instant, que ces cellules nerveuses bipolaires sont les neurones sensitifs périphériques de l'appareil nerveux visuel (fig. 406).

Petites cellules nerveuses bipolaires.

6° La *couche réticulée externe* (dite aussi *granulée externe* ou *couche moléculaire externe*; *d*, *d*, fig. 403 A et B; 6, fig. 406). Beaucoup plus mince que la quatrième couche, elle présente le même aspect que celle-ci, et est formée d'un double réticulum semblable.

Réseau de fibrilles nerveuses.

7° La *couche granuleuse externe* ou *couche des grains externes*. (*b' c'*, fig. 403 B; 7, fig. 406). Les prétendus grains qu'on y décrivit tout d'abord furent bientôt reconnus être des corps cellulaires. Ces cellules sont de deux espèces. — Les unes, dites *grains de cônes* (*c'*, fig. 403 B), placées tout contre la limitante externe, c'est-à-dire sur un rang supérieur aux suivantes, sont relativement volumineuses et courtes, avec un gros noyau, et se continuent directement en dehors avec un cône de la couche suivante, tandis que, en dedans, elles se continuent en un prolongement interne allongé mais relativement épais, lequel descend vers la couche précédente dans laquelle il se divise en fibrilles. — Les autres, dites *grains de bâtonnets* (*b'*, fig. 403 B), placées sur plusieurs rangs dans les parties moyenne et profonde de la couche en question, sont plus petites que les précédentes, fusiformes, et se terminent à chaque bout par un prolongement très grêle; le prolongement externe va se continuer avec un bâtonnet de la couche suivante; le prolongement interne descend vers la couche précédente, dans laquelle il se résout en fibrilles.

Corps cellulaires dits : *grains de cônes*,

Et *grains de bâtonnets*.

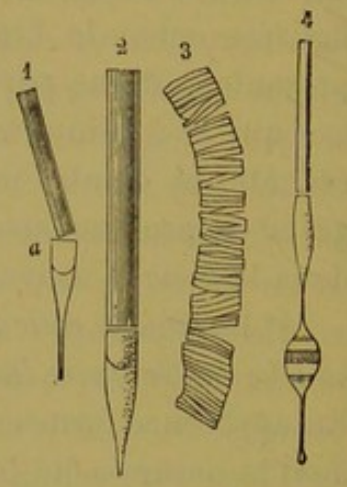


Fig. 405. — Détails de structure des bâtonnets.

1. Bâtonnet chez la poule : *a*. Segment interne. — 2. Bâtonnet chez la grenouille. — 3. Segment externe du bâtonnet de la grenouille se divisant en disques transversaux. — 4. Bâtonnet avec le grain de bâtonnet chez le cobaye (Frey).

8° La *limitante externe* (*aa*, fig. 403 A; 8, fig. 406). Nous nous sommes déjà expliqués sur sa nature, sa signification et sur le fait que son nom est légitime, quoique la rétine ne se termine pas à son niveau (p. 927).

9° La *couche des cônes et des bâtonnets* (dite aussi *membrane de Jacob; b,c*, fig. 403 B; 8, fig. 406). Elle est formée de deux sortes d'éléments que Leeuwenhoek avait déjà entrevus en 1722 et qui ont reçu des noms tirés de leurs formes. Ces éléments, se continuant avec ceux de la couche précédente, sont à cet effet implantés dans les orifices de la limitante externe comme des bouteilles dans le trou d'une planche destinée à les recevoir.

Deux espèces d'éléments :

Les *bâtonnets* (*b*, fig. 403 B; et fig. 405), plus longs que les cônes, sont de minces cylindres droits, longs de 55 μ, larges de 2 μ, dont l'extrémité externe, libre, est coupée carrément, tandis que l'extrémité interne ou profonde, effilée, se continue, à travers l'orifice correspondant de la limitante externe, avec le prolongement d'un grain de bâtonnet. Chaque bâtonnet se montre composé de deux segments : l'un, *interne* ou profond (*a*, fig. 405), formé d'un protoplasma granuleux que colore le carmin; l'autre, *externe* ou superficiel, formé d'une substance homogène hyaline, brillante, que le carmin ne colore pas. Ce segment présente, par l'action de l'acide osmique notamment, une fine striation transversale, et en effet, par l'action des réactifs dissociants, il se décompose en fines lamelles régulièrement superposées (3, fig. 405), qui ont l'aspect de formations cuticulaires.

Bâtonnets.

Divisés en deux segments.

Les *cônes* (*c*, fig. 203 B), dont la forme justifie bien le nom, sont configurés en bouteille ventrue; moins longs que les bâtonnets, ils mesurent seulement 35 à 40 μ de longueur : leur diamètre est très différent à leur base (partie profonde) où ils sont larges et se continuent directement avec un grain de cône (fig. 406), qu'à leur extrémité libre où ils sont amincis et terminés par une pointe. Ils se composent en effet, tout comme les bâtonnets, de deux segments inégaux : l'*interne*, plus long (dit *corps de cône*), large de 7 μ, est d'une substance légèrement granuleuse, colorable par le carmin; l'*externe* (dit *pointe de cône*) est, comme le segment homologue des bâtonnets, d'une substance homogène, brillante et transparente, qui se décompose en fines lamelles régulièrement superposées.

Cônes.

Avec deux segments.

Interprétation des couches de la rétine. — Jusqu'aux travaux de Ranvier, l'étude histologique de la rétine se réduisait presque à l'énumération fastidieuse de ces neuf couches et à la description de leurs éléments. — Mais, quant aux *connexions* des éléments d'une couche à l'autre, elles étaient très problématiques, excepté pour l'union des grains avec les cônes et bâtonnets correspondants, et pour les rapports de continuité entre les fibres nerveuses de la couche n° 2 avec les cellules nerveuses de la couche n° 3. On soupçonnait bien que les cou-

Insuffisance des notions anciennes sur les connexions de ces éléments,

ches réticulées (granulées; n° 4 et 6) devaient représenter des réseaux formés par les prolongements des grains des couches n° 5 et n° 7 dans leurs connexions respectives d'une part entre eux, et d'autre part avec les prolongements protoplasmiques des cellules nerveuses (couche n° 3); mais on pensait à un réseau inextricable, par continuité des fibrilles, comme dans le prétendu réseau de Gerlach qu'à cette époque on croyait exister dans les centres nerveux (p. 819). — D'autre part, on avait à peine entrevu quelques *homologies* entre les éléments de la rétine et ceux des autres organes des sens (les épithéliums sensoriels).

Sur leurs homologies probables.

Épithélium sensoriel et partie cérébrale (Ranvier). — Un progrès important dans la recherche de ces homologies fut accompli par Ranvier. Se basant principalement sur ce que la rétine reçoit, à sa face interne, avec les fibres du nerf optique (artère centrale du nerf optique), des *vaisseaux* qui la pénètrent de dedans en dehors, mais dont les ramifications ne dépassent pas la couche n° 5 (couche *ganuleuse interne* ou des grains internes), c'est-à-dire sur ce que la rétine est composée de deux zones, l'une interne vasculaire, l'autre externe dépourvue de vaisseaux, et sur ce que, d'une manière générale (mais non absolue, p. 238), les épithéliums ne sont pas vasculaires, tandis que la substance des centres nerveux est munie de vaisseaux, Ranvier considéra la zone externe, non vasculaire, comme une *formation épithéliale*, un épithélium sensoriel, et la zone interne, vasculaire, comme une *couche cérébrale*.

Ranvier distingue une partie *épithéliale*, et une partie *cérébrale*.

« La rétine, dit-il, se divise en deux couches principales : une interne qui, chez l'homme et la plupart des mammifères, possède des vaisseaux sanguins; une externe qui n'en contient pas. Chez les poissons osseux et chez les batraciens ces deux couches se séparent l'une de l'autre sous l'influence des solutions chromiques diluées et de l'alcool au tiers. La partie externe de la rétine est constituée par des cellules sensorielles, *cellules visuelles* (les grains de cône et de bâtonnet avec leurs cônes et bâtonnets) et par un plexus nerveux basal (la couche réticulée externe, couche n° 6). Les cellules visuelles, disposées perpendiculairement au plexus basal, possèdent un prolongement

Cellules visuelles de Ranvier.

central qui s'y implante, et un prolongement périphérique dont l'extrémité libre regarde en dehors. Cette extrémité, dont les formes variées peuvent être ramenées à deux types principaux, a reçu, suivant celui de ces types auquel elle se rattache, le nom de cône ou celui de bâtonnet. La partie interne de la rétine, *partie cérébrale*, contient un appareil ganglionnaire compliqué. On y distingue, de dedans en dehors, et s'étageant d'une manière régulière : une couche de fibres nerveuses résultant de l'expansion du nerf optique; une couche de cellules nerveuses multipolaires; une couche d'apparence granuleuse ne contenant d'habitude aucun élément cellulaire, analogue par sa constitution à la substance dite moléculaire de l'écorce du cerveau et que pour cela il convient de désigner sous le nom de *plexus cérébral;* et enfin une couche de cellules ganglionnaires bipolaires. »

Plexus cérébral de Ranvier.

Conformément à cette description, Ranvier a donné aux neuf couches de la rétine les noms suivants, que nous faisons précéder, comme repère, des numéros d'ordre (voir les chiffres sur le côté gauche de la figure 406) : — *a*, *partie cérébrale :* 1° la limitante interne; 2° la couche des fibres du nerf optique; 3° la couche des cellules multipolaires; 4° le plexus cérébral; 5° la couche des cellules bipolaires; — *b*, *épithélium sensoriel :* 6° le plexus basal; 7° le corps des cellules visuelles; 8° la membrane limitante externe; 9° les cônes et bâtonnets ou extrémités des cellules visuelles.

Nouvelle nomenclature.

La rétine se développant par transformation des éléments d'un neuro-épithélium, c'est-à-dire des mêmes éléments qui, dans les centres nerveux, donnent naissance et à l'épithélium épendymaire et à la substance nerveuse proprement dite (p. 856), cette conception était rationnelle à tous les points de vue et complètement justifiée par l'embryologie, c'est-à-dire l'histogénèse.

Conception justifiée par l'embryologie.

Conceptions récentes (Cajal, Van Gehuchten). — Mais les recherches plus récentes, sans rien enlever à cette conception, l'ont précisée et complétée, et ont fait faire un progrès incomparable à nos connaissances sur la signification des divers éléments des couches de la rétine

Nouveaux progrès.

Nous connaissons, en prenant l'ensemble des divers appareils des organes des sens précédemment étudiés, trois sortes principales d'éléments entrant dans leur constitution, à savoir : des éléments dits cellules sensorielles, des neurones sensitifs périphériques et des neurones sensitifs centraux. Ces différents éléments peuvent n'être qu'en partie représentés dans un appareil sensoriel; ainsi l'épithélium olfactif n'a pas de cellules sensorielles (p. 923). D'autre part, ils peuvent être placés à des distances diverses les uns des autres, les neurones sensitifs périphériques et centraux pouvant être éloignés ou bien se rapprocher et même venir s'incorporer à l'épithélium de l'organe des sens, prendre place entre les cellules de soutien de cet épithélium sensoriel.

Rappel des éléments que peut renfermer un épithélium d'un organe des sens.

Or la rétine, en partant de ces données suffisamment développées dans les paragraphes relatifs aux terminaisons gustatives, olfactives et auditives (voir le schéma de la fig. 395, p. 907), la rétine nous apparaît précisément comme un épithélium sensoriel, dans lequel sont présents et placés en couches sucessives tous les éléments en question, c'est-à-dire dans lequel, outre les cellules de soutien (fibres de Muller), on trouve, disposés au-dessous des cellules sensorielles (grains de cônes et de bâtonnets) munies de leurs prolongements spéciaux (cônes et bâtonnets), non seulement les neurones sensitifs périphériques (grains internes, cellules bipolaires), mais encore les neurones sensitifs centraux (cellules nerveuses multipolaires). — Cette dernière conception est due essentiellement aux beaux travaux de Ramon y Cajal et de Van Gehuchten. S'il était permis, dit cet auteur, de comparer l'appareil olfactif à l'appareil rétinien, on pourrait considérer la muqueuse et le bulbe olfactif comme une rétine dissociée en deux formations éloignées l'une de l'autre. C'est-à-dire que, en d'autres termes, en rapprochant le bulbe olfactif (BO, fig. 402) de l'épithélium (EP, fig. 402), et le soudant, par la pensée, à la face profonde de celui-ci, on aurait une disposition qui est naturellement réalisée dans la rétine, les cellules multipolaires de celle-ci répondant aux cellules mitrales du bulbe olfactif (comparer les fig. 402 et 406).

La rétine possède tous ces éléments.

En acceptant cette conception, et modifiant légèrement la

manière dont l'a schématisée Cajal, nous arrivons à simplifier singulièrement la rétine ; faisant abstraction des cellules de soutien (fibres de Muller) et des limitantes qui en dépendent, et ne considérant que les couches formées par les corps cellulaires des éléments de la rétine et non les zones où ces éléments entrent en connexion, nous arrivons à pouvoir dire que la rétine se compose simplement de trois couches d'éléments, savoir (fig. 406) : la couche des cellules visuelles (I), la couche des neurones sensitifs périphériques (II) et la couche des neurones sensitifs centraux (III) ; entre ces trois couches d'éléments sont deux *zones d'articulation* de ces éléments. La figure 406 représente cette constitution de la rétine; les neurones sensitifs (centraux et périphériques) y sont figurés en noir; les cellules sensorielles sont en clair (simple contour) : on y voit que les éléments de chacune des trois couches sus-indiquées présentent les caractères suivants et s'articulent les uns avec les autres de la manière suivante :

Simplification de l'étude de la rétine.

Seulement trois couches d'éléments,

Avec des zones d'articulations.

1° *Couche des cellules visuelles* (fig. 406, en I). — Ces cellules ont un *corps cellulaire* dont la partie moyenne, élargie, est représentée par ce qu'on a appelé les grains de cônes et de bâtonnets. Elles ont d'autre part deux prolongements.

L'un, externe, se dirige vers la surface externe de la rétine, et, au niveau de la limitante externe, se continue par un prolongement dit cône ou bâtonnet, qui dépasse la limitante externe et représente une formation homologue des bâtonnets et cils gustatifs ou auditifs.

L'autre prolongement, l'interne, est un peu différent pour les cellules visuelles de cônes et pour celles de bâtonnets. — Pour les cellules visuelles de cône, ce prolongement, relativement épais, descend dans la profondeur de la rétine, pour, au niveau de ce qu'on appelait autrefois couche réticulée externe et que nous appellerons *zone d'articulation des cellules visuelles avec les cellules bipolaires* (ou neurones sensitifs périphériques), se terminer par un *pied* élargi en cône court (pied de cellule visuelle de cône ; fig. 406, zone 6), dont le contour basilaire émet quelques fibrilles se terminant presque aussitôt par des extrémités libres. — Pour les cellules visuelles de bâtonnet, ce

Cellules visuelles de cône.

Cellules visuelles de bâtonnet.

prolongement, très fin et plus court, descend vers cette même zone d'articulation et s'y termine par un petit renflement sphérique (*sphérule*) complètement dépourvu de fibrilles ou ramuscules.

On voit donc que les cellules visuelles présentent en somme une morphologie très analogue à celle des cellules gustatives, par exemple, sauf le fait des courtes fibrilles que porte le pied des cellules visuelles de cône, fibrilles qui établissent une certaine ressemblance entre ces cellules visuelles et des cellules nerveuses, et en effet nous savons qu'il y a, histogénétiquement, les rapports de parenté les plus intimes entre les cellules sensorielles en général et les cellules nerveuses proprement dites (voir ce qui a été dit à propos des cellules gustatives, ci-dessus, p. 904).

Homologies avec les autres cellules sensorielles.

Neurones sensitifs périphériques.

2° *Couche des neurones sensitifs périphériques* (ou *cellules bipolaires;* fig. 406, en II). — Ces éléments sont des cellules nerveuses fusiformes, bipolaires, c'est-à-dire avec un prolongement externe et un prolongement interne.

Le *prolongement externe* se dirige en dehors et se termine au niveau soit des pieds des cellules visuelles de cônes, soit au niveau des renflements sphériques terminaux internes des cellules visuelles de bâtonnets; dans l'un comme dans l'autre cas le prolongement s'épanouit en ramifications libres qui entourent soit le pied soit la sphérule en question (fig. 406, zone 6); autour de la sphérule ces ramifications dessinent un panache de forme arrondie; autour de la base des pieds elles forment un panache aplati. — On voit que ces prolongements nerveux affectent avec les cellules visuelles des rapports très analogues à ceux que présentent en général les terminaisons des fibres périphériques des neurones sensitifs avec les cellules sensorielles; seulement, au lieu de s'étaler tout le long de la cellule sensorielle, comme par exemple dans l'appareil gustatif (fig. 394) ou l'appareil auditif (fig. 395), ces terminaisons se ramifient seulement autour de l'extrémité en sphérule ou en pied des cellules visuelles. Tels sont les rapports, le mode d'articulation des cellules visuelles et des neurones sensitifs périphériques visuels. La zone où se font ces articulations cor-

respond à la couche réticulée ou granulée externe des auteurs classiques (6, fig. 406).

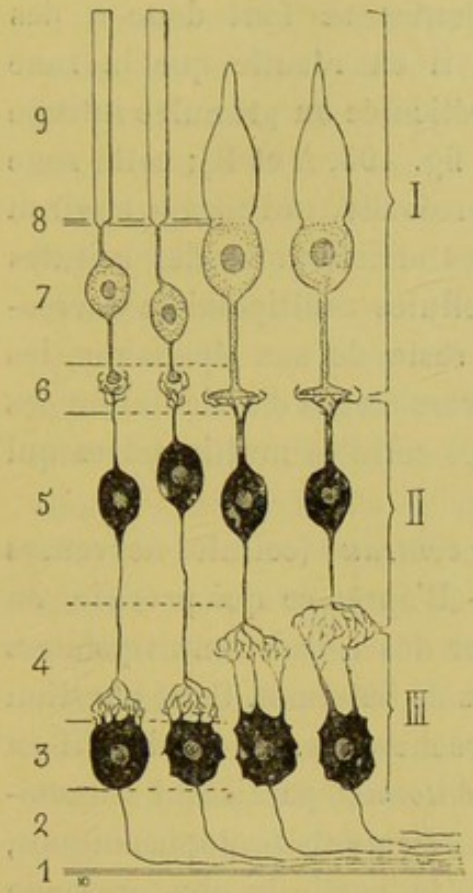


Fig. 406. — Schéma de la constitution de la rétine ramenée à trois couches (I, II, III) d'éléments.

Sur le côté droit, les chiffres romains indiquent ces trois éléments : — I. les cellules visuelles. — II. les neurones visuels périphériques (cellules bipolaires); — III. les neurones sensitifs centraux (cellules nerveuses multipolaires).

Sur le côté gauche les chiffres arabes rappellent les neuf couches classiques de la rétine : — 1, limitante interne; — 2. couche des fibres du nerf optique; — 3. couche des cellules nerveuses; — 4. couche granulée interne ou réticulée interne; — 5. couche granuleuse interne; — 6. couche granulée ou réticulée externe; — 7. couche granuleuse externe; — 8. limitante externe; — 9. couche des cônes et des bâtonnets.

D'après leurs rapports périphériques il faut donc distinguer des cellules bipolaires de cône et des cellules bipolaires de bâtonnet. Cette distinction est utile à établir pour la description des prolongements internes de ces éléments, prolongements qui, de par la morphologie générale des neurones, représentent des cylindres-axes (prolongements cellulifuges), tandis que les prolongements précédents sont des prolongements dits de protoplasma (cellulipètes, voir p. 824). Ils sont de deux catégories :

Le *prolongement interne* d'une cellule bipolaire de bâtonnet est très long et descend jusqu'au niveau de la limite externe de la troisième couche (cellules multipolaires ou neurones sensitifs centraux) et se termine, par des ramifications libres, au contact du corps de ces cellules, ou, pour mieux dire, au contact des très courts prolongements de protoplasma qu'elles émettent. Ceux dits de bâtonnets.

Le *prolongement interne* des cellules bipolaires de cône est de longueur très variable; les uns sont courts, les autres relativement longs, mais ils sont toujours moins longs que les précédents. Ils descendent en effet pour se terminer par un bouquet d'arborisations libres au contact des prolongements de protoplasma plus ou Ceux dits de cônes.

moins longs de certaines cellules nerveuses multipolaires.

Ces articulations des cellules bipolaires de cône avec les cellules multipolaires correspondantes se font donc à des niveaux, à des étages différents; il en résulte que la zone d'articulation en question (couche réticulée ou granulée interne des auteurs) est très épaisse (*g*, *g*, fig. 403, A et B); cette zone comprend, dans sa partie la plus profonde, qui forme environ un cinquième de son épaisseur, les articulations des cellules bipolaires de bâtonnet avec les cellules multipolaires correspondantes (fig. 406), et, dans le reste de son épaisseur (les quatre cinquièmes externes), les divers étages d'articulation des cellules bipolaires de cône avec les cellules multipolaires qui leur sont affectées.

Leurs zones d'articulation divisées en deux couches.

3° *Couche des neurones sensitifs centraux* (cellules nerveuses multipolaires, fig. 406, en III). — D'après ce qui précède, on voit qu'il faut ici encore distinguer des cellules multipolaires de cône et des cellules multipolaires de bâtonnet. Cette question demande cependant de nouvelles recherches. — Quoi qu'il en soit, les cellules multipolaires *de bâtonnet* paraissent caractérisées par la brièveté de leurs prolongements protoplasmiques, lesquels ne s'étendraient que dans la partie la plus profonde de la zone d'articulation dite couche réticulée interne, pour s'y mettre en rapport de contiguïté avec les terminaisons correspondantes des cellules bipolaires de bâtonnet. — Au contraire, les cellules multipolaires de cônes présentent des prolongements protoplasmiques en général longs, dont les ramifications s'étendent dans les étages moyens et supérieurs de la zone d'articulation en question, pour s'y mettre en rapport de contiguïté avec les terminaisons, disposées à divers niveaux, des cellules bipolaires de cône.

Probablement encore deux catégories.

D'autre part toutes ces cellules possèdent un prolongement cylindre-axe qui se dirige en dedans, se recourbe aussitôt pour courir parallèlement au plan de la rétine, et représente une fibre du nerf optique (couche des fibres du nerf optique). On voit d'après cela que ces fibres du nerf optique ne viennent pas se terminer dans la rétine, mais qu'elles y prennent naissance. C'est ce que confirme en effet et l'étude de leur déve-

Fibres dites du nerf optique.

loppement et celle de leur dégénérescence consécutive à une section.

Neurones d'association rétiniens. — Puisque la rétine renferme des éléments nerveux proprement dits, puisque, histologiquement, elle a bien la signification d'un centre nerveux, nous devons nous attendre à trouver en elle des *neurones d'association*, c'est-à-dire des cellules nerveuses qui, par leurs prolongements, relient diverses régions d'une même couche, comme le font par exemple les *cellules à corbeille* (p. 879) pour l'écorce grise du cervelet. C'est ce qui a lieu en effet; et de même que nous avons étudié des neurones d'association médullaires (p. 865), cérébraux (p. 869) et cérébelleux (p. 878), nous allons examiner les dispositions des *neurones d'association rétiniens*. Nous comprendrons sous ce titre les éléments généralement connus aujourd'hui (Cajal) sous le nom de *cellules horizontales* et de *spongioblastes*. La figure 407 représente ces cellules, figurées en noir, dans leurs rapports et connexions avec les autres éléments rétiniens, lesquels sont en blanc ou légèrement ombrés, c'est-à-dire figurés par un simple contour, selon le même mode de schématisation que nous avons précédemment employé pour les études de même ordre (fig. 369, 373, 375).

Homologies de la rétine avec les centres nerveux.

Cellules horizontales (CH_1, CH_2, fig. 407). — Ces éléments correspondent à la zone d'articulation des cellules visuelles avec les cellules nerveuses bipolaires (couche 6 des fig. 407 et 406); en effet leurs corps cellulaires sont placés soit dans la partie la plus externe de la couche des cellules bipolaires, soit dans la zone d'articulation de ces cellules avec les cellules visuelles, zone dans laquelle se ramifient et se terminent leurs prolongements. On distingue deux espèces de cellules horizontales : les petites et les grandes.

Cellules d'association placées dans la couche granulée externe.

Les *petites cellules horizontales* (CH_1, fig. 407), aplaties, étoilées, donnent de nombreux prolongements de protoplasma dont les ramifications forment un plexus touffu sous les pieds des cônes voisins, et un prolongement cylindre-axile, fin, se dirigeant horizontalement au loin pour aller se terminer en ramifications libres au contact des pieds de cônes plus ou moins éloignés.

Les *grandes cellules horizontales* (CH_2, fig. 407), plus volumineuses et en général placées un peu plus profondément que les précédentes (plus vers la couche n° 5, fig. 407), ont de même de nombreux prolongements de protoplasma qui se terminent, à une faible distance, par des ramifications courtes en rapport

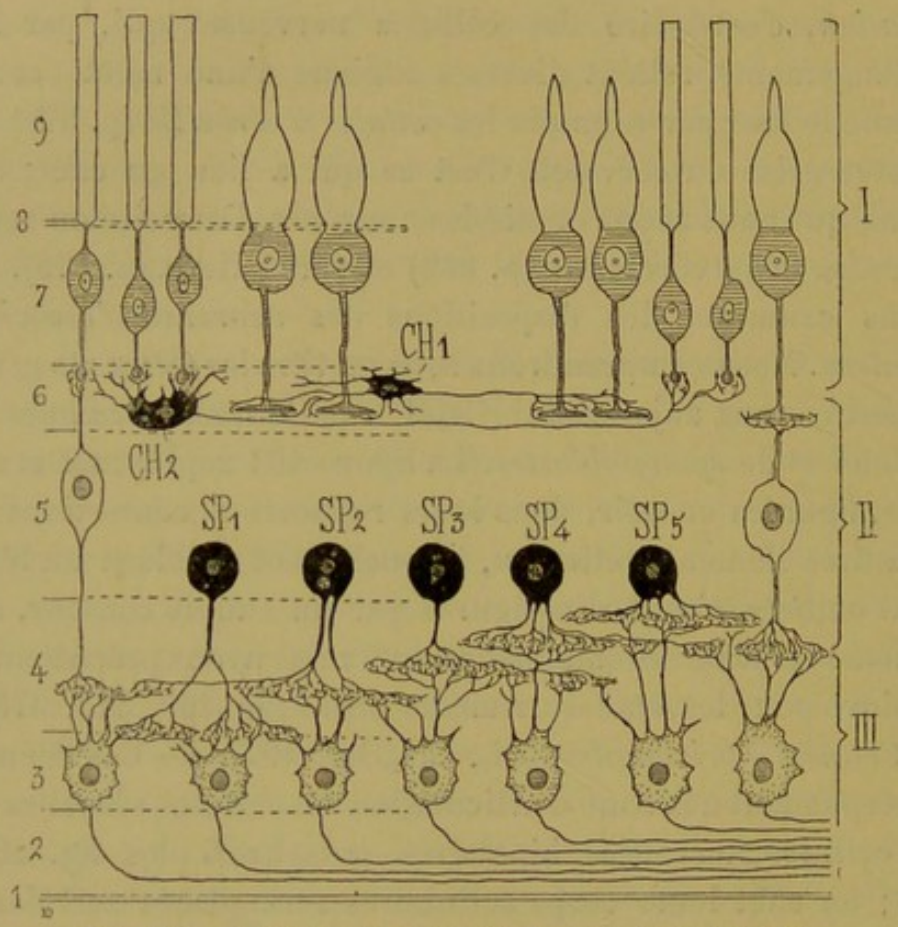


Fig. 407. — Schéma des neurones d'association rétiniens.
Ces neurones sont figurés en noir.

Sur le côté gauche de la figure les chiffres arabes rappellent les neuf couches classiques de la rétine (1, 2, 3, etc., voir l'explication de la figure 406). — Sur le côté droit les chiffres romains rappellent les trois éléments rétiniens : cellules visuelles (I) ; cellules bipolaires ou neurones sensitifs périphériques (II) ; neurones sensitifs centraux (III).
— CH_1, petite cellule horizontale ; — CH_2, grande cellule horizontale.
— SP_1, SP_2, etc., les cinq ordres de spongioblastes.

avec des sphérules de bâtonnets, et d'autre part un prolongement cylindre-axile relativement très long, que divers auteurs avaient vainement cherché à poursuivre, et dont Cajal a pu enfin déterminer le parcours et le mode de terminaison : « ces cylindres-axes ne sortent jamais de la couche réticulée ou plexiforme externe (6, fig. 407), mais, après un trajet très long,

Long prolongement cylindre-axe.

ils s'y terminent au moyen d'une arborisation variqueuse, dont chaque fibre envoie vers l'étage des sphérules de bâtonnets un ramuscule finissant par une varicosité.

Spongioblastes (SP_1, SP_2, etc., fig. 407). — Dans la couche des grains internes (5, fig. 406 et 407) ou couche des cellules bipolaires, on connaissait déjà, notamment grâce aux descriptions de Ranvier, des éléments cellulaires disposés dans la partie la plus profonde de cette couche, et remarquables par ce fait qu'ils émettent un seul prolongement, qui, disait Ranvier, pénètre dans le plexus cérébral (couche granulée ou réticulée interne, 4, fig. 406 et 407) et paraît se diviser dans son intérieur. Ranvier insistait sur la nature nerveuse de ces éléments, qu'il nommait *cellules unipolaires*, de sorte qu'il subdivisait la couche classiquement dite granuleuse interne ou des grains internes en deux couches, l'une plus en dehors, dite par lui *couche des cellules bipolaires*, l'autre plus en dedans, dite *couche des cellules unipolaires*. (La fig. 407 tient compte de ces superpositions, ces cellules unipolaires étant représentées en SP_1... SP_5.)

Cellules unipolaires antérieurement connues,

Ces cellules unipolaires ont été l'objet de nombreuses recherches, par les méthodes récentes de Golgi et d'Ehrlich ; actuellement désignées sous le nom de *spongioblastes*, elles présentent, d'après Cajal, les dispositions suivantes :

Dites aujourd'hui *spongioblastes*.

La couche granulée ou réticulée interne (dite aussi *zone plexiforme interne*, Cajal), contient une série d'étages d'arborisations (environ cinq, fig. 407), et chacun de ces cinq étages possède ses spongioblastes propres, dont le corps cellulaire est placé dans la partie la plus profonde de la couche des grains internes (en SP_1... SP_5, fig. 407). Comme le montre la figure 407, et conformément à la dénomination de cellules unipolaires, ces éléments paraissent n'avoir que des prolongements de protoplasma, tous émergeant d'un seul côté du corps cellulaire et prenant la même direction vers la couche réticulée interne, où ils s'articulent avec des prolongements protoplasmiques des cellules nerveuses multipolaires (neurones sensitifs centraux). Ce seraient donc des cellules nerveuses dépourvues de cylindre-axe, et par suite de signification assez problématique. Mais les

Elles ne sont pas réellement unipolaires.

très nombreuses recherches dont elles sont l'objet permettront certainement de les interpréter, et c'est ainsi que déjà Cajal a signalé les faits suivants : « les arborisations aplaties que les spongioblastes constituent, dit-il, dans chaque étage de la zone plexiforme interne, sont au moins de deux espèces : des arborisations courtes, lâches, irrégulières, formées de fibres épaisses flexueuses et ramifiées plusieurs fois, et des arborisations fines, très étendues, de fibres divergentes et horizontales, ayant tout l'aspect d'expansions nerveuses » (*op. cit.*, trad. fr., p. 119). Sans doute ces dernières arborisations représentent le prolongement cylindre-axile, les premières seules représentant les prolongements de protoplasma. Ces spongioblastes seraient donc entièrement comparables aux cellules horizontales ci-dessus décrites (CH_1, CH_2, fig. 407).

Résumé général sur les organes des sens. — Avec la rétine nous terminons l'étude des terminaisons des nerfs de sensibilité, et nous voyons que les dispositions des neurones et des cellules sensorielles, pour chaque ordre d'organes des sens, forme, de l'un à l'autre, et dans l'ordre où nous les avons examinés, une série régulière, telle que l'ordonnance de ces éléments dans la rétine ne peut être comprise que par la connaissance de celle des éléments homologues dans l'appareil de l'olfaction, qui lui-même n'est complètement intelligible que par les notions acquises sur celui de l'audition, etc., en remontant successivement aux éléments de la gustation et enfin à ceux de la sensibilité générale (terminaisons nerveuses intra-épithéliales de l'épiderme, par exemple).

Vues d'ensemble.

Ces rapprochements singulièrement instructifs et suggestifs, nous les avons déjà faits, par fragments, à propos de chaque organe des sens, et particulièrement comme considérations de transition, en passant de l'un à l'autre (voir, par exemple, p. 924). Nous pourrons donc être très brefs pour reprendre ces considérations dans une vue d'ensemble, schématisée par la figure 408. Nous classerons ces vues générales en trois ordres.

1° *Complexité croissante de l'organe périphérique des sens.* — Pour les nerfs de sensibilité générale, l'organe périphérique est très simple, car il se réduit (fig. 408 en A) à des ramifica-

tions nerveuses terminales au milieu d'un épithélium (terminaisons nerveuses libres dans l'épithélium de diverses muqueuses, fig. 378, dans l'épithélium de la cornée, fig. 377,

Rappel des divers épithéliums sensoriels.

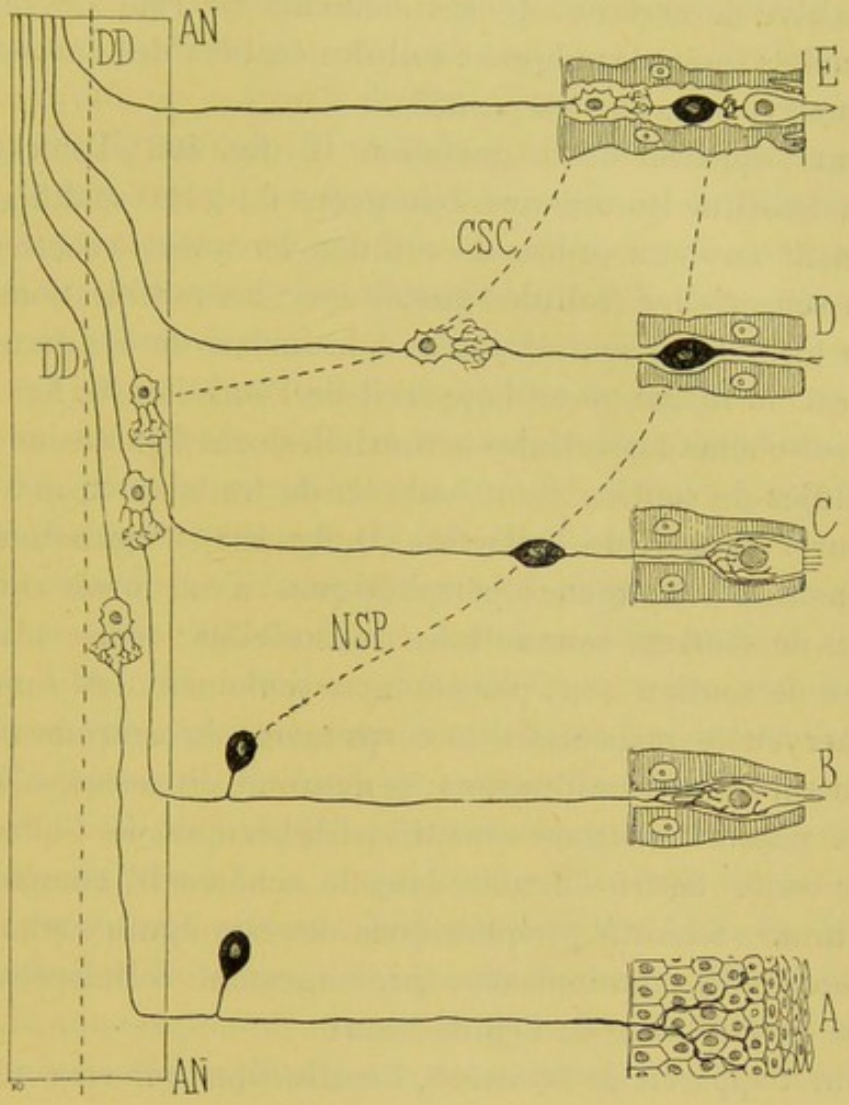


Fig. 408. — Schéma de la série des organes des sens : leurs épithéliums, leurs cellules sensorielles et leurs neurones.

A la partie droite de la figure, la série des épithéliums de la sensibilité générale (A), de la gustation (B), de l'audition (C), de l'olfaction (D), de la vision (E).

La ligne pointillée NSP marque le déplacement vers la périphérie des neurones sensitifs périphériques, à partir de celui de l'audition (C). — La ligne pointillée CSC marque ce même déplacement pour les neurones sensitifs centraux, à partir de celui de l'olfaction (D).

AN, l'axe nerveux. — DD, décussation des cylindres-axes des neurones sensitifs centraux.

dans l'épiderme, fig. 99). Les cellules de l'épithélium peuvent alors être dites *cellules de soutien ;* mais parfois certaines d'entre elles se différencient de leurs voisines, sont plus particulièrement en rapport avec les terminaisons nerveuses et méritent le nom de *cellules sensorielles* (fig. 379, p. 889). — De

même les ramifications nerveuses terminales peuvent se faire librement dans le tissu conjonctif, sans affecter de rapports spéciaux avec les cellules de ce tissu, ou bien avec adaptation particulière de certains de ces éléments au rôle de cellules sensorielles (mésodermiques : cellules tactiles des corpuscules de Grandry, etc., fig. 381 et 383).

Épithélium gustatif.

Pour l'appareil de la gustation (B, fig. 408), l'épithélium qui en constitue les organes (bourgeons du goût) se différencie nettement en deux ordres de cellules, les unes de soutien, les autres sensorielles (cellules gustatives) ; les ramifications nerveuses terminales sont disposées à la surface de ces dernières. Il en est de même pour l'appareil de l'audition (C, fig. 408) ; dans ces schéma les cellules sensorielles sont figurées en clair, les cellules de soutien étant ombrées de traits verticaux.

Épithélium olfactif.

Pour l'appareil de l'olfaction (D, fig. 408), l'épithélium qui en constitue les organes périphériques n'est formé que de cellules de soutien, sans cellules sensorielles ; mais entre ces cellules de soutien sont placées non seulement les ramifications nerveuses, mais encore le corps même du neurone auquel appartiennent ces ramifications ; ce neurone, dit *cellule olfactive* (mieux nommé neurone sensitif périphérique de l'olfaction, et par suite figuré en noir dans le schéma D, comme tous les neurones sensitifs périphériques de cette figure), étend son prolongement de protoplasma (prolongement cellulipète) jusqu'à la surface libre de l'épithélium.

Épithélium (neuro-épithélium) visuel.

Pour l'appareil de la vision, l'épithélium qui en constitue l'organe périphérique (rétine ; E, fig. 408) forme des cellules de soutien (fibres de Muller) et des cellules sensorielles (cônes et bâtonnets) ; de plus il renferme, comme l'épithélium olfactif, le neurone sensitif périphérique correspondant (cellules visuelles) ; et de plus encore il renferme le neurone sensitif central. Ce dernier détail paraît être sans analogue dans les types précédents ; et cependant il a été pour ainsi dire préparé par certaines tendances des neurones sensitifs centraux à se déplacer vers la périphérie, en suivant l'exemple des neurones sensitifs périphériques, comme nous allons le voir.

2° *Déplacement et modification morphologique du corps du*

neurone sensitif périphérique. — La figure 408 représente en noir le corps des neurones sensitifs périphériques. On voit que, pour la sensibilité générale comme pour la sensibilité gustative (A et B), le corps de ce neurone est une cellule unipolaire (à prolongement en T) et que ce corps est situé loin de la périphérie, tout près au contraire de l'axe nerveux (AN). — Puis, pour la sensibilité auditive, il s'éloigne de cet axe, pour se rapprocher de la périphérie et devenir très voisin de l'épithélium auditif (C); en même temps il cesse d'affecter la configuration de cellule unipolaire à prolongement en T, pour prendre la forme de cellule bipolaire; c'est cette forme qu'il va conserver dans les autres organes des sens, cette configuration étant du reste mieux adaptée à son incorporation dans l'épithélium. — En effet, pour la sensibilité olfactive (D), il arrive jusqu'à l'épithélium et prend place entre les cellules épithéliales. — Il en est de même pour le neurone sensitif périphérique de la sensibilité visuelle (E). La ligne ponctuée NSP marque, sur la figure 408, cette marche graduelle du neurone sensitif périphérique vers et jusque dans l'épithélium de l'organe des sens.

Neurone sensitif périphérique gustatif,

Auditif,

Olfactif,

Visuel.

3° *Déplacement du corps du neurone sensitif central.* — Pour la sensibilité générale (A), la sensibilité gustative (B) et la sensibilité auditive (C), le corps du neurone sensitif central est situé dans l'axe nerveux bulbo-médullaire (AN, fig. 408), en général dans la substance grise du bulbe (p. 830 et fig. 360) C'est là que ses prolongements de protoplasma s'articulent avec la terminaison du cylindre-axe du neurone sensitif périphérique; de là son prolongement cylindre-axe passe, par décussation, dans la moitié opposée du bulbe (p. 832 et fig. 360) pour gagner l'hémisphère cérébral. Donc ce prolongement cylindre-axile est toujours contenu dans la substance blanche ou dans la substance grise des centres; il ne fait jamais partie de ce qu'on appelle *un nerf* en anatomie descriptive.

Neurone sensitif central gustatif, auditif,

Pour la sensibilité olfactive (D, fig. 408), le corps cellulaire du neurone sensitif central n'est plus placé dans l'axe nerveux central (A N) mais dans un appendice, dans un lobe détaché de l'axe encéphalo-médullaire, dans le bulbe olfactif en un mot (fig. 402, p. 922; *cellules mitrales*). C'est dans ce bulbe ou lobe

Olfactif,

olfactif que se fait l'articulation des prolongements de protoplasma du neurone central avec la terminaison du cylindre-axe du neurone périphérique. Partant de ce bulbe olfactif, le prolongement cylindre-axe de ce neurone sensitif central de l'olfaction se rend à l'hémisphère du côté opposé, en se décussant (dans la commissure blanche antérieure) selon la loi à laquelle sont soumis tous les cylindres-axes de neurones sensitifs centraux (p. 832 et fig. 360). Dans ce trajet, avant sa décussation, ce cylindre-axe fait partie d'un cordon blanc qui a les apparences de ce qu'on nomme *nerf* en anatomie descriptive, cordon qu'on appelait autrefois *nerf olfactif*, mais que tous s'accordent aujourd'hui à considérer comme n'étant pas exactement l'homologue d'un nerf proprement dit, d'où le nom de pédoncules, tractus, bandelettes olfactives qu'on lui donne aujourd'hui (p. 924).

Visuel.

Enfin, pour la sensibilité visuelle (E, fig. 408), le corps du neurone sensitif central s'éloigne de plus en plus de l'axe nerveux (la ligne pointillée CSC, sur la fig. 408 marque ce déplacement graduel vers la périphérie à partir seulement du neurone sensitif central de l'olfaction), pour venir s'incorporer à l'épithélium de l'organe des sens (rétine); il est vrai que, de par l'embryologie, cet épithélium appartient à un véritable appendice, à un lobe détaché (vésicules oculaires) de l'encéphale. C'est dans cet épithélium, cela va sans dire, que les prolongements de protoplasma de ce neurone s'articulent avec le prolongement cylindre-axe du neurone sensitif périphérique. Quant au prolongement cylindre-axe de ce neurone sensitif central, il prend part à la constitution de ce qu'on nomme couche des fibres du nerf optique, dans la rétine, plus loin nerf optique lui-même, et il gagne l'encéphale en se décussant (chiasma optique). On voit donc que le nerf optique, dans les conceptions basées sur l'histologie, ne mérite pas ce nom de *nerf*, pas plus que le nerf olfactif, mais bien plutôt celui de pédoncules, tractus, bandelettes optiques.

Signification morphologique du *nerf optique*.

TABLE ALPHABÉTIQUE

A

Pages.

Absorption. 240
Absorption (bandes d') 630
Achromatine 48
Acinétique (division) 55
Acineuses (glandes). 291
Acoustiques (cellules) 908
Acoustiques (crêtes et taches) . . . 907
Adamantines (cellules) 518, 522
Adamantins (prismes). 509
Adamantoblastes. 518, 522
Adénoïde (tissu) 418, 751
Adipeuses (cellules) 77, 411
Adipeux (tissu) 367, 410
Adventice des capillaires. . . 673, 683
Albuginée 403
Alécithe (ovule). 107, 176, 202
Aleurone. 75
Allantoïde. 254, 258
Alvéolo-dentaire (ligament). . . . 511
Amibes. 32, 34, 86
Amiboïdes (mouvements) . . . 32, 41
Amiboïsme. 41
Amici (strie d'). 548
Amidon 75
Amphiaster. 57
Amphiblastula. 180, 186
Amphigastrula. 187, 191
Amyéliniques (fibres). 787, 813
Amygdales. 294
Anatomie microscopique 2, 19
Anilinophiles (cellules) 348
Anisotropes (disques) 548
Annulaires (étranglements) 797
Anses chromatiques. 57, 60
Aponévroses. 403
Apposition. 499

Pages.

Arachnoïde. 376, 403, 851
Araignée (cellule en) 835
Arborisations motrices 572
Arc cérébral 830
— cérébelleux 874
— réflexe. 828
Archiblastula 178, 183
Archigastrula. 185, 191, 196
Artères 365, 683
Artérioles. 683, 684
Articulaires (cartilages). . . . 425, 493
Articulaires (cavités) 380
Articulations. 380, 425
Articulation des neurones . . 822, 830
Association (neurones d'). 830, 832, 860
Aster (chromatique) 57, 60
Aster femelle. 161
Aster mâle. 161
Auditifs (neurones). 914
Auditive (fossette) 264
Auditive (vésicule) 264
Attractives (sphères) 66, 171
Aura seminalis. 153
Axoplasma. 792

B

Basale (couche) 223, 232
Basales (membranes) 235
Basilaire (couche) 222, 232
Bâtonnets (rétiniens). 931, 935
Battage (du sang). 607
Bichat. 4
Bichat (boule de). 413
Biconique (renflement) 979
Biliaires (capillaires) 318
Bipolaires (cellules nerveuses). . . 779

Pages.

Bipolaires (filaments) 58
Blastémes 53
Blastoderme. 16, 174, 206
Blastodermiques (origines) . . 18, 206
Blastula 175, 178, 182, 203
Bordeu 5, 350, 601
Boue splénique 762
Bourgeonnants (noyaux) 465
Bourgeonnement. 54
Bourgeons du goût 264, 902
Bourgeons terminaux. 588
Boutons terminaux. 588, 598
Bowmann (disques de) 538
Bronches 245, 253
Brownien (mouvement). 39
Buccale (fosse). 253
Buisson terminal. 418, 571
Bulbe pileux. 277, 282

C

Caillot du sang 607, 663
Calcaires (sels). 445
Calcification. 433, 473, 482
Calcifié (cartilage) . 426, 427, 433, 473
Calicicoles (papilles) 901
Caliciformes (cellules). 73, 246
Caliciformes (papilles) 901
Canal médullaire. 195
Canalicules du suc 424
Capillaires biliaires. 318
Capillaires lymphatiques 735
Capillaires sanguins. 668
Capillicules. 739
Capsule des cellules. 73, 419
Capsule du cristallin 268
Cardiaque (muscle). 530, 582
Cartilage 93, 433
Cartilagéine. 422, 434
Cartilagineuse (cellule). . . . 381, 419
Cartilagineux (tissu) 419
Caryocinèse. . . 55, 56, 169, 231, 421
Caryolyse 55
Caryomicrosome 31, 48
Caryomitome 31, 47
Case musculaire 550, 560
Caverneux (canaux). 747
Cellulaire (colonie) 97
Cellulaire (théorie). 10, 88, 95
Cellulaire (tissu). 332, 350, 363
Cellule (en général). . . . 10, 73, 76

Pages.

Cellule adipeuse 77, 411
Cellules vibratiles. 79
Celluleuse (couche). 364
Cellulifuge (prolongement). 824
Cellulipète (prolongement) 824
Cellulose. 72
Cément 511
Centrifuges (nerfs). 817, 881
Centripètes (nerfs) 816, 884
Centrosomes 63, 65, 171
Chaînes cellulaires 399
Chaînes de neurones. 828, 874
Champs de Cohnheim. 540
Chandelier (cellules en). 143
Chevrons musculaires. 545
Chimiotropisme. 44
Chimiotaxie 44
Chitine. 503
Chlorophylle. 75
Chondrine. 405, 422
Chondrogène (couche) 432
Chondroïdes (plaques) 435
Chondroïdes (tissus) 438
Chondroplaste 419
Chorion (des muqueuses). . . 367, 370
Choroïde. 416
Chromatine. . . . 48, 64, 86, 165, 167
Chromatique (filament, etc.) 48, 57, 106
Chromatique (réduction) 167
Chromatophores 418
Chromoblastes 415
Chyle 733
Chylifères 737
Cicatricule. 108, 181
Cils vibratiles. 79, 119, 243
Ciment intercellulaire. 234
Ciment interfibrillaire. 546
Cinèse 55, 57
Cinétique (division) 55, 57
Circulation protoplasmique. . . . 38
Clasmatocytes. 346
Clasmatose. 347
Closes (glandes). 292
Coagulation de la myéline. 793
Coagulation du sang 606, 663
Cœlome. 208
Cœruleus (locus) 775
Cœur. 582, 704, 711
Cohnheim (champs de). . 540, 583, 592
Collagènes (substances). 236
Collatérales (fibres nerveuses). 778, 869
Colonie cellulaire. 97

Pages.
Colonnes musculaires. . . 531, 537, 544, 583, 592
Colorimétrie 643
Compacte (substance osseuse). 452, 494
Cônes (rétiniens). 931, 935
Confluents lacunaires. 500
Conjonctif (tissu). 94, 215, 326, 362, 365
Conjonctives (cellules). . 331, 339, 374
Conjugaison. 102, 152
Conjugaison (cartilage de). . . 472, 492
Contractilité. 409, 558
Contraction (théories de la). . . . 551
Corbeilles (cellules à). 878
Corde dorsale. . . . 195, 200, 205, 436
Cornée (substance) 226
Cornée (couche). 226
Cornée transparente 341, 404
Cornéennes (cellules). 341, 405
Corpuscules osseux. 440
Corti (organe de). 909
Cortical osseux. 511
Costaux (cartilages). 425, 427
Couenne. 607
Crâne (os du). 483
Crêtes d'empreinte. 341, 400
Cristallin. 90, 267
Cristallinienne (vésicule). 266
Cristalloïde (membrane). 268
Cuticules. 80, 235
Cuticule du poil. 279
Cylindre-axe. 91, 792
Cylindre-axile (prolongement). . . 777
Cylindres de Leydig. . . 531, 537, 542
Cylindriques (cellules). 70
Cylindriques (épithéliums). . . 70, 221
Cytogène (tissu). 751
Cytomitome. 31

D

Défibrination. 607
Dégénérescence des nerfs. 836
Deiters (prolongement de). 777
Dendrites. 776
Dentaire (follicule) 513
Dentaire (lame). 513, 527
Dentaire (pulpe). 507
Dentine. 504
Dentitions 525
Dents. 439, 504
Dérivatifs (vaisseaux). 682
Pages.
Derme. 224, 367, 368
Dermo-papillaire (chorion). 370
Diapédèse. 41, 649, 657, 676
Diaphyse. 486
Diaster. 61
Diploé. 455, 485
Directrices (sphères). 66
Directrices (travées) 476, 482
Discoblastula. 182, 188
Discogastrula. 190, 192, 199
Disque proligère 111
Disques de Bowmann. 538
Disques musculaires (sombres et clairs). 548
Division des cellules. . 53, 55, 56, 62
Division du travail. 98
Donné. 13
Dorsale (corde). 195
Doyère (éminence de). 569
Dure-mère. 403, 485, 851
Dutrochet. 301
Dyspirème. 62

E

Écorce du poil. 279
Ectoblaste. 206
Ectoderme. 185, 206, 254
Ectoplacenta. 674
Élasticité 409, 559, 694
Élastique (cartilage). 433
Élastiques (fibres). . 330, 337, 373, 408, 433
Élastique (tissu). 408
Éléidine. 233, 281
Émail. 509, 521
Émail (organe de l') 515, 521
Embryologie. 16
Embryon. 190, 193, 204
Éminences de Doyère 569
Enchondral (os). 489
Enchondrale (ossification). . . 472, 488
Endartère 688, 691
Endoblaste. 207
Endocarde. 704
Endoderme. . . 185, 197, 199, 207, 253
Endogène (production) 54, 421
Endolemmales (ramifications). . . 576
Endoplasmiques (productions). 74, 544
Endothéliale (cellule). . . 372, 377, 394
Endothélium. . . 89, 219, 371, 372, 671

Pages.
Eosinophiles (leucocytes). 655
Épendymaire (épithélium) 263
Épiblaste. 206
Épiderme. 224, 232
Épidermicule. 279
Épididyme. 245
Épiglotte. 427
Épilemmales (ramifications). . . . 576
Épinèvre. 848
Épiploons. 373, 376, 386
Épiphyses. 490
Épithéliaux (dérivés). . . 275, 290, 369
Épithéliums. . . 89, 209, 215, 217, 240, 252, 262
Érectiles (tissus) 681
Éruption des dents. 526
Étoilées (cellules). 71
Étranglements annulaires. 797
Excrétion. 313
Exoplasmiques (productions) . . . 73

F

Fallope. 4
Fécondation. . 101, 126, 152, 163, 165
Fénétration de l'épiploon. 385
Fenêtrées (membranes). . 337, 385, 692
Ferments (cellules à). 315
Fibres-cellules. 589
Fibres élastiques 330, 337, 358
Fibres musculaires lisses. . . 90, 589
Fibres musculaires striées. 90, 530, 546
Fibres myocardiques 582
Fibres nerveuses. 91, 786
Fibres de Sharpey 455
Fibreuses (membranes) 403
Fibreux (tissu). 397, 403
Fibrine du sang. 606, 661
Fibrine musculaire. 561
Fibrinferment 665
Fibrinogène 665
Fibrilles conjonctives . . 330, 333, 355
Fibrilles striées 531, 546
Fibro-cartilage . . . 95, 432, 435, 437
Fibro-cutané (feuillet). . 197, 200, 208
Fibro-intestinal (feuillet). 197, 200, 208
Fibro-plastiques (corps) . . . 340, 355
Filaments d'union 236
Foie. 721
Folliculaire (substance) 751
Follicule dentaire 512, 513
Follicules de l'ovaire. 109
Follicule glandulaire 287
Follicule lymphatique. 749
Follicule pileux 275, 369
Fontanelles. 484
Fossette auditive. 264
Fossette cristallinienne 266
Frontal (os) 483
Fuseau de segmentation 58
Fuseau de direction. 159
Fusiformes (cellules) 71

G

Gaines épithéliales 277
Gaines lamelleuses. 392, 581
Gaines lymphatiques. 674, 853
Ganglions lymphatiques. 744
Gastrula 175, 185, 203
Gastrulation. 183, 186
Gélatine. 335, 444
Gélatine de Wharton 396
Géminés (noyaux). 400
Gemmes gustatives 901
Génératrice (couche) 231
Genèse. 52
Génitaux (corpuscules) 896
Génito-urinaires (muqueuses) . . . 254
Géotropisme. 44
Gerlach 28
Gerlach (réseau de) 777, 819
Germinatif (épithélium). . . . 114, 209
Germinative (vésicule). 106
Germinative (tache). 106
Gianuzzi (croissants de) . . . 308, 313
Glandes. . 89, 251, 262, 284, 288, 315
Glénoïdiens (bourrelets). 435
Glisson (capsule de) 365, 760
Globine 627
Globules polaires. 153
Globules blancs 35, 93, 647
Globules rouges 93, 609, 624
Globuline 624
Globulins. 654
Glomérule. 256, 290
Glycogène. 76, 420, 650
Golgi (cellules de) 869
Golgi (corpuscules de) 581
Golgi (méthode de). 821
Goodsir 301
Goût (organes du) 901

Pages.
Gouttière médullaire 195
Graaf (de). 109, 114, 117
Graisse. 412
Grandry (corpuscules de). 892
Granuleuse (membrane). 118
Grappe (glandes en) 292
Gubernaculum dentis. 515, 526
Gustatives (cellules). 903

H

Hamm (L.). 119
Havers (canaux de). 445
Havers (systèmes de) . . 447, 453, 470
Haversiens (systèmes intermédiaires) 497
Hécatéromères (neurones). 867
Hélicines (artères) 681
Héliotropisme 44
Hérédité. 170
Hermaphrodisme primitif. 140, 170, 260
Hématoblastes . . . 657, 715, 719, 767
Hématoblastique (crise). . . . 659, 716
Hématies 609, 610
Hématimètre 639
Hématine 627
Hématochromométrie. 644
Hématocristalline. 625
Hématoïdine. 628
Hémotopoièse 464, 467
Hématoscope. 632
Hémine 627
Hémocyanine. 637
Hémoglobine 612, 624
Hémoglobine musculaire 561
Hémolymphe. 637
Henle (cellule de) 142, 282
Henle (fentes de). 587
Henle (gaine de) 392
Hensen (strie de). 549
Hétéromères (neurones). . . . 867, 873
Histogénèse. 16, 175
Histologie (historique). 12
Holoblastique (ovule). 107
Holocrine (sécrétion) . . 303, 304, 314
Howship (lacunes de). 468
Huxley (cellules de). 282
Hyalin (cartilage). 422
Hyaloïde (humeur, etc.). 396
Hyaloplasma 31, 106
Hydrophile (muscles de l'). 549
Pages.
Hydropisie. 385
Hypoblaste. 207

I

Ilots de Wolff 213, 708
Incrémentales (lignes). 521
Interannulaires (segments) 799
Intercellulaire (ciment) 234
Intercellulaires (ponts) 236, 594
Intercellulaires (substances) . 74, 92
Interépithéliaux (canalicules). . . . 317
Intermédiaires (systèmes osseux) 451, 495
Intervertébraux (disques) 435
Intestino-glandulaire (feuillet). . . 207
Intra-épithéliales (fibres nerveuses). 238
885
Intussusception. 498
Iris 416
Isotropes (disques) 548
Ivoire 504
Ivoire (organe de l') 514, 519

J

Jaune de l'œuf. 69, 113
Jaunes (ligaments) 408

K

Kératine. 77, 226, 283
Kératohyaline 233
Kinésoplasma 777
Kölliker (cellules de) 142
Krause (corpuscules de). 895
Kühne (buisson de). 571, 576

L

Lacunaires (confluents) 500
Lamelles osseuses 449, 469
Lamelleux (tissu conjonctif). . 391, 581
Lamina fusca. 416
Lamineux (tissu) 332
Langerhans. 237, 317
Lauqé (sang). 625
Laticifères (cellules). 69

Pages.
Lauth. 351
Leeuwenhoek. 9, 398
Leucites. 75
Leucocytes. 35, 343, 647
Ligaments. 402
Ligament cervical. 409
Ligaments jaunes. 408
Limace artificielle (expérience de la). 244
Limbiforme (réseau). 412
Limitante élastique. 685
Limitante externe (rétine). . . 926, 928
Limitante interne 926, 930
Lobules adipeux 410
Lunules de Heidenham. 308
Lymphatique (capillaires). 220
Lymphatiques (cellules). . . 35, 93, 648, 732
Lymphatique (gaine). 674, 853
Lymphatiques (puits). 389
Lymphatiques (sacs). 384
Lymphatiques (vaisseaux). 215, 384, 389
Lymphe 92, 215, 600, 730
Lymphocytes. . . . 654, 717, 732, 762

M

Malaire (os). 483
Malpighi. 9, 23, 287
Malpighi (capsule de). 760
Malpighi (corps de) . . . 224, 236, 273
Malpighi (corpuscules de). 761
Massues terminales. 899
Matrice de l'ongle. 269
Meckel (cartilage de). 502
Médullaire (canal). 494, 498
Médullaire (gouttière). 195
Médullocelles. 462
Meissner (corpuscules de). . . 891, 894
Mélanine. 415
Membrane cellulaire. 73, 545
Membrane granuleuse. . . . 110, 118
Membrane (os dits de). 483
Méninges 403, 851
Ménisques tactiles. 889, 892
Méroblastique (ovule). 108
Mérocrine (sécrétion). . . 302, 303, 314
Mérotomie. 85
Mésenchyme. 352, 429, 593
Mésentère. 373, 388
Mésoblaste. 208
Mésoderme. . . 190, 195, 198, 206, 208, 212, 254, 352

Pages.
Mésonéphros. 255
Mésotendons. 381
Métagastrula 202
Métablastula. 203
Métanéphros. 259
Métaplastique (processus). . . 480, 483
Metchnikoff. 43
Micromètre. 68
Micron. 68
Micropyle. 105
Microscope. 8, 10
Micro-spectroscope. 633
Microsomes. 31, 48
Migratrices (cellules). . . 41, 238, 343, 384, 407, 675
Milieu intérieur. 93, 602
Mirbel. 10, 23
Mitome. 31, 48, 55
Mitose. 55, 57
Mitosique (division). 55, 57
Mitrales (cellules). 921
Modelante (résorption). 498
Moelle de cartilage 427
Moelle du poil 280
Moelle nerveuse. 793
Moelle osseuse. . . . 459, 475, 718, 725
Monaster. 57
Mononucléaires (leucocytes). . 652, 655
Monstres doubles. 160
Moteurs (nerfs). 817
Motrices (cellules). 817
Motrices (plaques). 570
Mucigène. 249
Mucine. 354
Mucus. 249
Muller (canal de). 261
Muller (fibre de) 926
Multipolaires (cellules). 774
Muqueuses (bourses). 383
Muqueuses (cellules). 246, 308
Muqueuses (glandes). 307, 312
Muqueuses (surfaces). 252
Muqueux (tissu). 354, 395
Musculaire (case). 550, 560
Musculaires (fibres). 90, 530
Musculaires (fibrilles). . . 531, 546, 591
Musculaire (système). 211, 529
Musculaires (tissus). 529
Musculosa-mucosæ 596
Musculo-tendineux (org. nerveux). 581
Myéline. 793
Myéline (fibres à). 787

Pages.
Myocarde. 582
Myélocytes. 51, 784
Myéloplaxes. 51, 465
Myoblastes. 543
Myoépithéliale (cellule). 324
Myohématine 562
Myolemme. 533
Myomère. 211
Myoplasma. 560
Myosine 561
Myotomes. 211

N

Nasmyth (cuticule de). . 511, 521, 523
Néoplastique (processus) 480
Néphrostomes. 256, 262
Nerveuses (cellules). 91, 773
Nerveuses (fibres). 91, 787
Nerveux (système) 263
Nerveux (tissu). 216
Nervoso-sensoriel (feuillet) 207
Neuro-musculaire (cellule). 325
Névroglie 263, 853
Neuroblastes. 784
Neuro-épithéliale (cellule). 786
Neuro-kératine. 805
Neurones. 817, 864, 879
Neutrophiles (leucocytes). 655
Névrilème 848
Niger (locus). 775
Notochorde. 196
Nourricier (trou). 459, 460
Noyau de la cellule 45, 50, 84
Noyaux d'origine. 717
Nucléaire (filament). 47
Nucléaire (membrane). 47, 49
Nucléine. 48, 86
Nucléole. 47, 49, 66
Numération des hématies. 637

O

Occipital. 483
Oculaires (vésicules). 265
Odontoblastes. . . . 471, 506, 508, 519
Œdème (boule d'). 329, 385
Œsophage (épithélium de l'). . 229, 242, 253
Olfactif (épithélium) 264, 917
Pages.
Ombilicale (vésicule). 192, 205
Ongles. 268, 274
Onychogène (substance) . 270, 274, 283
Oppositopolaires (cellules). 779
Oreille interne. 264, 906
Organogénèse 175
Osséine. 444
Osseuses (cellules). 442, 471
Osseux (tissu). 94, 439
Ossification. 468, 472, 476, 488
Ossiforme (zone) 475
Ostéoblastes. 458, 469, 472
Ostéoclastes. 468, 495
Ostéogène (couche). . . . 458, 461, 481
Ostéoïde (zone). 473
Ostéoplastes. 440, 446, 511
Oviducte 119, 245, 261
Ovigène (couche). 112
Ovisac. 189, 116
Ovocentre 171
Ovulation 112
Ovule . . . 69, 100, 101, 104, 109, 116 119, 139
Oxyhémoglobine 628

P

Pacini (corpuscules de). . . . 580, 897
Pancréas 316, 317
Panier (cellules en). 323
Panlécithe (ovule) 107
Paradentaires (débris) 516, 525
Paranucléine. 49
Parenchyme 287
Pariétales (cellules). 140, 141
Pariétaux (os) 483
Parotide (glande). 313
Pavimenteux (épithélium). . . 219, 222
Pénicillés (vaisseaux) 761
Périchondral (os) 487
Périchondre. 425, 431, 434
Périmédullaires (systèmes) 454
Périmysium 566
Périnèvre 392
Périoste. 457, 480
Périostique (ossification). . . 480, 489
Périthélium 672, 673
Péritoine. 371, 375, 384
Péricarde. 371, 375
Périvasculaire (gaine) 674, 853
Pfluger (tubes de) 116, 139

Pages.

Phagocytose 41
Phrénique (centre) 389
Physiologie générale 14
Pie-mère. 366, 376, 403, 852
Pigment. 416
Pigment cutané 225
Pigment rétinien. 266
Pigmentaires (cellules) 415
Plaque équatoriale 58, 60
Plaques motrices. 570
Plaquettes sanguines 657
Plasma musculaire 560
Plasma du sang 607, 661
Plasmatique (cellule). 339, 741
Plasmodies 27, 36, 52
Plastidules. 31
Plateaux cellulaires 73, 80
Plates (cellules) 70, 379
Pleuro-péritonéale (cavité) . . 198, 208
217, 255, 375
Plèvre. 371
Poils. 89, 274
Pointes d'accroissement. 711
Polaires (globules). . . . 155, 158, 164
Polynucléaires (leucocytes). . 651, 655
Polyspermie 160
Porte (vaisseau) 680
Préformative (membrane). . . 511, 519
Préosseuse (substance) 471
Prépuce. 364, 365
Prévertèbres 209, 211, 543
Prismes adamantins 509
Primordial (utricule) 24
Principe vital 6
Proligère. 111
Pronucléus femelle . . . 159, 161, 165
Pronucléus mâle 160, 161, 165
Pronéphros 255, 260
Protoplasma. 24, 27, 71, 539
Protovertèbres. 211
Pseudopodes. 32, 82
Puits lymphatiques. 389
Pulpe dentaire. 504, 507
Pulpe splénique 762
Purkinje (cellules de). 779
Purkinje (fibres de). 586
Purkinje (vésicule de). 106
Pyramidales (cellules). 777, 779

Q

Quadrille des centres. 173
Quiescent (état). 50

R

Pages.

Racine du poil. 280
Ranvier 14
Rate. 719, 757
Rebut (globules de). 158
Recklinghausen 220, 389
Récurrents (canalicules). 448
Réduction (bande de). 630
Régénération des nerfs 838
Rein 259
Remak. 53
Remak (fibres de). 598, 813
Renflement biconique. 799
Rénovation des épithéliums. . . . 230
Réseau de Malpighi. 224
Réseaux capillaires. 678
Réserve (matériaux de). . . . 413, 467
Résorption modelante. 498
Réticulé (cartilage). 433
Réticulé (tissu). . . 418, 749, 760, 765
Rétine. 264, 925
Rétrolinguale (glande) 312
Reviviscence. 29
Rigidité cadavérique 561
Robin 13

S

Sac dentaire. 515
Sacs lymphatiques 384
Sac vitellin. 192
Salivaires (glandes). 307
Sang 92, 215, 600
Santorini (cartilage de). 434
Sarcode 27, 40
Sarcodique (gouttes, etc.). . . 39, 40
Sarcolemme 533
Sarcoplasma. 537
Sarcous-elements. 539
Scalariformes (traits). 584
Schleiden. 10, 24
Schrön (épines de) 236
Schultze. 26
Schwann 11, 25
Sclérotique. 403, 416, 427
Sébacée (glande). 276, 305, 369
Sécrétions. 15, 240, 249, 286, 288, 300
Segmentation. 174, 176, 203
Segmentation (cavité de). . . 178, 180
Segments interannulaires. 799

Pages.
Semblables (parties) 1, 17, 96
Séminipares (tubes). 139
Sens (organes des). 263
Séreuses. 252, 370, 375, 384
Séreuses (bourses) 382
Séreuses (cellules) 311
Séreuses (glandes). 307, 311
Sérié (cartilage). 426, 473, 487
Sérosités, ... 385
Sertissure 525
Sertoli (cellules de). 142
Sérum (du sang). 607, 667
Sexuelles (cellules) 101
Sharpey (fibres de) . 455, 457, 482, 484
Similaires (parties). 1
Sinus lymphatiques. 748
Somatopleure 208
Sommeil. 847
Sous-cutanées (bourses). 382
Sous-cutané (tissu cellulaire) . . . 363
Sous-maxillaire (glande). 313
Sous-périostique (moelle). . . 458, 481
Sous-séreux (tissu cellulaire) . . . 371
Soutien (cellules de) 145
Spallanzani. 153
Spermatoblaste 136, 139, 142
Spermatocytes 145
Spermatogénèse. 135, 139, 140
Spermatogonies. 145
Spermatozoïdes. . . 101, 119, 135, 143
Sperme 125
Sphères de direction. 156
Spermiducte 260
Spermistes. 153
Spermocentre 171
Sphères directrices. 63, 65
Spirème 57
Splanchnopleure 208
Splénique (pulpe). 762
Spongieuse(substance osseuse). 422, 469
Spongioblastes. 941
Spongioplasma. 31
Stigmates 673
Stomates. 390, 673
Stratifiés (épithéliums). . 219, 222, 227
Stratum granulosum. 226, 233, 273, 281
Stratum intermedium. 507
Stratum lucidum. 226, 233
Strie d'Amici. 548
Strié (muscle). 530, 546
Stroma (globuline) 624
Spectroscopie du sang. 629

Pages.
Sublinguale (glande). 313
Substance fondamentale. 422
Sudoripares (glandes). . 200, 320, 369
Suturales (fibres). 404
Sympathique (grand) 833
Synoviales. 380
Systèmes organiques. 2, 96

T

Tables (des os plats). 455, 485
Taches motrices. 598, 697
Tactiles (ménisques) 889
Tartriques (glandes). 516
Tautomères (neurones). 867
Taxies. 44
Télolécithe (ovule). 108
Tendineuse (cellule). 399
Tendineux (tissu). 397
Tendineuse (fibre). 397
Tendineuses (gaines). 380, 381
Tendons. . . . 397, 435, 530, 579, 595
Tentes (systèmes de). 393, 404
Thymus. 294
Thyroïde. 292
Tissus. 3, 88, 215
Tomes (fibres de). 506
Tonus vasculaire. 695
Trachée. 245, 427
Traits scalariformes. 584
Trophiques (centres). 840
Trophiques (nerfs). 882
Trophoplasma. 776
Tropisme. 44
Trou nourricier. 459
Tubuleuses (glandes) 291

U

Unguéale (plaque). 269
Unguéale (substance) 272
Unipolaires (cellules) 780
Uretère. 259
Urinaire (appareil). 254
Utricule. 23, 287

V

Vacuoles cellulaires. 250
Vacuoles contractiles. 39

	Pages.
Vaginaux (noyaux)	574
Vaisseaux (en général)	96
Vaisseaux lymphatiques	735
Vaisseaux sanguins	668
Valvules du cœur	706
Valvules des veines	703
Valvules lymphatiques	744
Variqueuses (fibres nerveuses)	795
Vasa vasorum	696
Vasculaire (feuillet)	212
Vaso-formatives (cellules)	723
Vater (corpuscules de)	896
Veines	697, 700
Veinules	698
Velvétique (état)	426
Vertèbres	435
Vésicule auditive	264
Vésicules closes	293
Vésicule germinative	106, 155
Vésiculeuses (cellules)	438
Vessie (épithélium de la)	223
Vessie (tissu cellulaire de la)	365
Vibratile (épithélium)	79, 89, 241, 245
Vibratiles (cellules)	82, 122, 128, 133, 227
Vibratiles (cils)	79, 119, 122
Vibratiles (mouvements)	82, 119
Vignal (cellules de)	808
Villosités intestinales	678, 737
Virchow	12, 54, 339, 356
Vitellin (noyau)	155, 156, 161
Vitelline (membrane)	105, 111
Vitellin (sac)	192
Vitellus	105
Vitré (corps)	396
Vitrée (membrane)	235

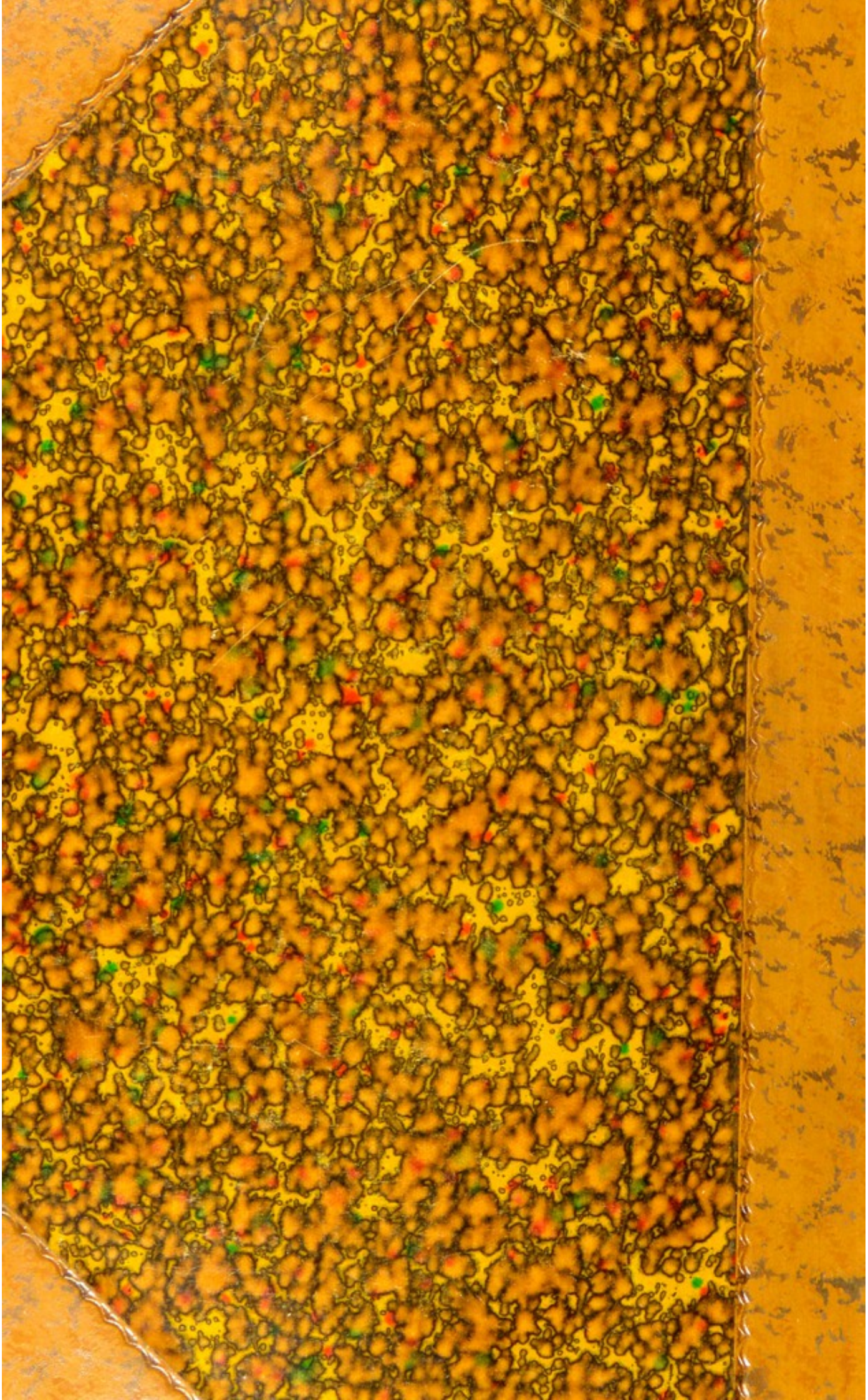
W

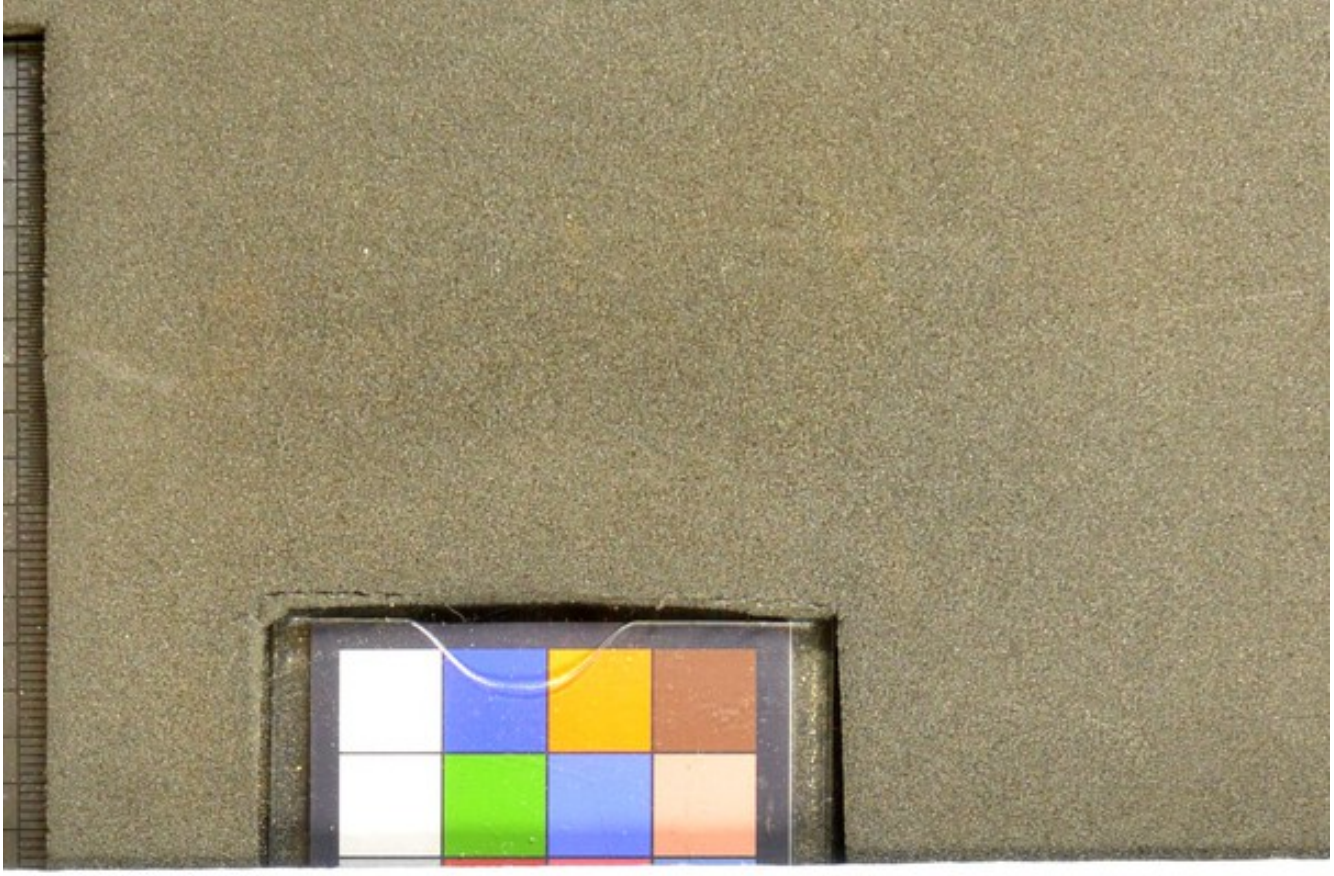
	Pages.
Wagner (tache de)	106
Waldeyer	115
Weissmann (segments de)	584
Wharton (gélatine de)	396
Wolff (canal de)	255, 260
Wolff (corps de)	256, 260
Wolff (ilots de)	213, 708
Wrisberg (cartilage de)	434

Z

	Pages.
Zone pellucide	105
Zoospermes	120
Zygospore	102
Zymogène	316

Paris. — Typ. Chamerot et Renouard, 19, rue des Saints-Pères. — 33758





DIAGRAM

SOME TIGHT GUTTERS