

Structure et usages de la rétine : thèse pour le concours d'agrégation (anatomie et physiologie) / par Mathias Duval.

Contributors

Duval, Mathias, 1844-1907.
Giraldès, Joachim Albin Cardozo Cazado, 1808-1875
Royal College of Surgeons of England

Publication/Creation

Paris : J.-B. Baillière et fils, 1873.

Persistent URL

<https://wellcomecollection.org/works/whk4b496>

Provider

Royal College of Surgeons

License and attribution

This material has been provided by This material has been provided by The Royal College of Surgeons of England. The original may be consulted at The Royal College of Surgeons of England. 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>

266
12
4
FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

STRUCTURE ET USAGES

DE

LA RÉTINE

THÈSE POUR LE CONCOURS D'AGRÉGATION

(Anatomie et Physiologie)

PAR

Le D^r Mathias DUVAL

PROFESSEUR DE L'ANCIENNE FACULTÉ DE MÉDECINE DE STRASBOURG



AVEC FIGURES INTERCALÉES DANS LE TEXTE.

PRESENTED BY

M. Gossardis

PARIS

LIBRAIRIE J.-B. BAILLIÈRE ET FILS,

19, Rue Hautefeuille, près le boulevard Saint-Germain.

—
1873

TRAVAUX DU MÊME AUTEUR.

— Étude sur la valeur relative des procédés de section du maxillaire supérieur, applicables à l'extraction des polypes naso-pharyngiens. — Thèse Strasbourg, 1869.

— Recherches expérimentales sur l'inflammation, par Duval et Straus. (*Gazette médicale de Strasbourg*, juillet 1870).

— Recherches expérimentales sur les rapports d'origine entre les globules du pus et les globules blancs du sang. (*Archives de Physiologie*, numéros de mars et de mai 1872).

— Articles : *Génération, Gout, Greffe animale*, du nouveau Dictionnaire de médecine et de chirurgie pratiques. Paris, 1872-1873, t. XV et XVI.

— Cours de Physiologie professé à la Faculté de médecine de Strasbourg par E. Küss, rédigé par le Dr Mathias Duval.

— De la structure des centres nerveux (d'après les travaux de Luys); revue analytique (*Archives générales de médecine*, juillet 1872).

— Note pour servir à l'étude de quelques papilles vasculaires (vaisseaux des poils). *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie* de Ch. Robin, janvier 1873.

— Du microscope dans ses applications à la clinique et au diagnostic, par les Drs Mathias Duval et L. Lereboullet (sous presse).

TABLE DES MATIÈRES.

	Pages
<i>Introduction, historique, place.</i>	5
 PREMIÈRE PARTIE.	
<i>Anatomie descriptive</i>	12
<i>Structure de la rétine</i>	14
10 Membrane limitante interne	14
20 Couche des fibres du nerf optique.	16
30 Couche des cellules nerveuses.	19
40 Couche granulée interne.	21
50 Couche granuleuse interne.	23
60 Couche granulée externe.	25
70 Couche granuleuse externe.	27
80 Membrane limitante externe.	32
90 Couche des cônes et des bâtonnets.	33
 <i>Résumé général ; texture de la rétine.</i>	 49
Vaisseaux de la rétine.	57
Papille du nerf optique.	60
Tache jaune.	62
Ora serrata et partie ciliaire.	67
 <i>Embryologie.</i>	 71
 DEUXIÈME PARTIE ; Physiologie.	 76
 <i>Excitabilité et excitants de la rétine.</i>	 79
Variations de cette excitabilité selon les régions.	83
Sensibilité à la lumière des diverses couches de la rétine.	88
Influence de la grandeur des derniers éléments de la rétine sur la vision nette.	92
 <i>De la marche de la lumière sur la rétine.</i>	 97
Question de la vue droite avec les images renversées.	105

DES DIFFÉRENTES FORMES DE L'EXCITATION DE LA RÉTINE, DANS LEURS RAPPORTS
AVEC LES DIFFÉRENTES FORMES DE L'EXCITANT LUMIÈRE. 108

I. *De l'impression de la rétine par les rayons colorés du spectre.* 109

 Hypothèses physiologiques pour expliquer l'excitabilité de la rétine par les
 trois couleurs élémentaires. 111

 A. Des couleurs élémentaires. 114

 B. De la saturation d'une couleur. 116

 C. Faits empruntés à la dischromatopsie 118

 Bases anatomiques des théories des excitations colorées. 119

II. *Des variations de l'excitation selon la grandeur des ondes lumineuses.* . . . 126

SUPPLÉMENT. 131

 Durée de perception lumineuse. 131

 Persistance des images. 132

 Phénomènes de contraste. 135

 Vision binoculaire, stéréoscopie. 137

BIBLIOGRAPHIE 141

A MES MAITRES DE LA FACULTÉ DE STRASBOURG

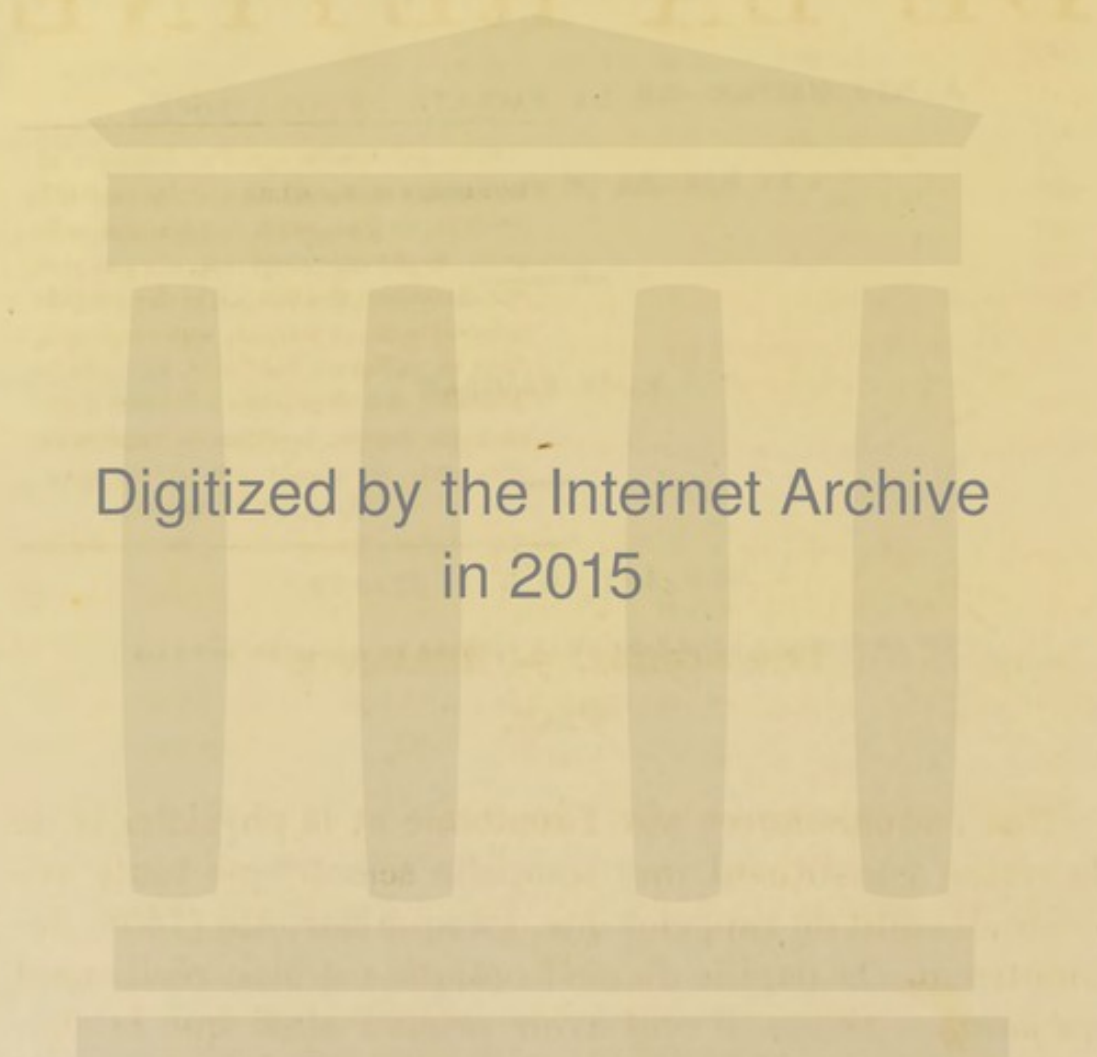
A LA MÉMOIRE DU PROFESSEUR E. KÜSS

A MA FAMILLE

A MON AMI LE D^r I. STRAUS

CHEF DE CLINIQUE SUPPLÉANT DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

LIBRARY OF THE
STATE OF NEW YORK
DE LA BRETTE



Digitized by the Internet Archive
in 2015

ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE

STRUCTURE ET USAGES DE LA RÉTINE

Celui qui appelle âge d'or l'époque où les savants cesseront d'avoir des vues différentes, ou bien, selon l'expression ordinaire, de discuter entre eux, n'a pas plus une idée claire des besoins et des progrès incessants de la science, que celui qui, dans sa suffisance indolente, se vante de défendre, depuis plusieurs dizaines d'années, les mêmes opinions en matière de géognosie, de chimie et de physiologie.

ALEX. DE HUMBOLDT.

INTRODUCTION. — HISTORIQUE.

PLAN.

Nos connaissances sur l'anatomie et la physiologie de la rétine constituent une conquête scientifique toute récente. Il suffit de rappeler que, lorsque Mariotte (1668) démontra que la papille du nerf optique est bien réellement un *punctum cæcum*, il crut avoir prouvé ainsi que la choroïde est la membrane essentiellement sensible (1), puisqu'elle fait défaut précisément au niveau de cette *place aveugle*. Quant aux nombreuses couches dont se compose la rétine, elles étaient à peine soupçonnées avant ce siècle. Tout au plus, Ruysch et Albinus (2) avaient-ils démontré

(1) Helmholtz. Conférences de Heidelberg. (Revue des Cours scientifiques, 1869)

(2) Sappey, Anatomie, t. III, p. 753.

qu'elle peut se décomposer en deux membranes, l'une externe nerveuse, l'autre interne, mieux connue aujourd'hui sous le nom de *membrane limitante*. La membrane nerveuse fut elle-même dédoublée en 1819 par Jacob (1) en une couche externe mince, à laquelle cet anatomiste donna son nom (*membrane de Jacob ; couche des cônes et des bâtonnets*), et une couche interne plus épaisse, que l'on nomma *intermédiaire* (entre la membrane limitante et la membrane de Jacob), et que Langenbeck en 1836 montra composée de plusieurs parties stratifiées, les unes fibreuses, les autres analogues à la substance grise du cerveau (2). Ces vues furent confirmées par les travaux de Remak (1839) et de Bidder (1840).

C'est à H. Müller que nous devons nos connaissances les plus précises sur la structure et la texture de la rétine : dans une série de mémoires publiés de 1851 à 1856, cet histologiste s'attacha à déterminer la composition intime de chacune des couches de la rétine, les connexions qui unissent entre eux les éléments d'une même couche et ceux des couches différentes. Il montra ainsi que l'épaisseur de la rétine est formée d'une série de fibres juxtaposées perpendiculairement au plan de cette membrane, et que l'on peut poursuivre depuis la *limitante interne* jusqu'à la *membrane de Jacob* : de ces *fibres de Müller* (3), les unes sont de

(1) A. Jacob. In Philosoph. Transact, 1819, p. 300 : « I find that the retina is covered on its external surface by a delicate transparent membrane united to it by cellular substance... »

(2) « Tribus iterum laminis s. stratis hæc tunica composita apparet arc-tissime quidem sibi invicem junctis, diversa tamen structura gaudentibus. « In homine et majoris ordinis animalibus adultis res minus perspicua, nec sine arta singulæ laminæ separantur ; in fœtibus autem tenerrimis, nec non animalibus quibusdam inferioribus omnia absque artificio manifestiora sunt, adeoque in oculos cadunt ut minime possint negari, etiamsi recentissimis adhuc temporibus a viris celeberrimis negata invenias. » (Op. cit., p. 45.)

(3) C. Morel. Traité d'histologie humaine, 1864, p. 269.

Et M. Schultze : « Les fibres de soutien de la rétine sont désignées sous

nature nerveuse, ou du moins doivent être considérées comme faisant suite aux fibres du nerf optique ; les autres, auxquelles on a plus spécialement donné le nom fibres de Müller, sont des *fibres de soutien*, de nature probablement conjonctive.

Sur beaucoup de ces points, et particulièrement sur les *fibres radiées de soutien*, les résultats obtenus par H. Müller furent si nets et si complets, que les recherches de ses successeurs ne firent que confirmer ses conclusions, sans ajouter nombre de faits nouveaux d'une grande importance. Mais la structure intime de chaque élément fut mieux déterminée. Nous ne citerons que les noms de Ritter, Jacobowitsch, Manz, Krause, Kœlliker, Henle, Hasse, Zenker et Max Schultze.

Ce dernier anatomiste, dont les travaux ont jeté tant de lumière sur la terminaison du nerf olfactif dans la pituitaire, s'est attaché également à déterminer le mode précis de terminaison du nerf optique : il a étudié jusque dans ses plus intimes détails la structure des *cônes* et des *bâtonnets* (membr. de Jacob) au niveau desquels il place cette terminaison. Il a repris l'étude complète de la rétine, confirmant et développant les découvertes de ses prédécesseurs. Dans un récent mémoire (1), qui est comme le dernier mot de nos connaissances sur cette membrane sensible, il a résumé ses propres recherches et celles des nombreux histologistes qui ont abordé cette délicate question. C'est ce travail de Max Schultze, nous devons le dire tout d'abord, que nous avons pris comme base de cette étude. Nous devons cependant beaucoup encore à W. Krause (2), dont les manières de voir sur la terminaison ultime des fibres du nerf

le nom de *fibres de Müller*. Ritter, au contraire, veut attribuer le nom de *fibres de Müller* aux fibres radiées nerveuses seulement. » (In Journ. de Ch. Robin, 1868 ; loc. cit.)

(1) In Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen, etc., 2^e partie. Leipzig, 1872.

(2) Journal de l'anat. de Ch. Robin, 1869.

optique différent en de nombreux points de celles de Schultze. De là des travaux de contrôle et des discussions (1), qui ont puissamment contribué à éclaircir plusieurs points, laissant dans le doute quelques questions sur lesquelles il eût été imprudent de formuler pour le moment des conclusions trop précises.

Après quelques rapides indications sur l'*anatomie descriptive* de la réline, nous aborderons couche par couche la *structure* de cette membrane : nous étudierons dans chaque couche à la fois les *éléments nerveux* et les *éléments dits connectifs*; ce serait en effet trancher trop hâtivement une question dont plusieurs points sont encore douteux que de séparer dès le début l'étude de chacune de ces espèces d'éléments. Nous nous attacherons à déterminer dans chaque couche les connexions de ces divers éléments entre eux et avec ceux des couches précédentes. Aussi suivrons-nous ces couches de dedans en dehors, c'est-à-dire de la *membrane limitante interne* vers la *membrane de Jacob*. Cet ordre nous rendra plus facile, après l'étude de chacune des couches en particulier, la conception d'un vaste schéma

(1) Malheureusement pour le caractère de ces savants, ces discussions ont dégénéré en polémique parfois tellement envenimée, qu'elle manque absolument son but, qui est de faciliter les recherches et d'éclaircir les points douteux par le contrôle des opinions. Elles nous montrent du moins que les savants allemands ne se ménagent pas toujours, même entre eux. Nous citons ici quelques phrases caractéristiques : « Also, weil Herr Schultze Etwas nicht gefunden hat, so kann davon keine Rede sein? Was soll man zu einer solcher Ausdrucksweise sagen? Giebt es vielleicht plötzlich in der Histologie Autoritäten, denen wir glauben müssen?... »

« Weiter vermuthet Herr Schultze, er habe mich vielleicht *nicht oft genug citirt*... In Wahrheit ist es nicht ganz leicht zu constatiren, wie oft Herr Schultze mich in seinen letzten Arbeiten über die Retina citirt hat. Ich denke, es werden ungefähr 20 Mal gewesen sein, während es niemanden gewundert haben würde, wen er mich gar nicht citirt hätte. » C'est après sept pages de ce langage que Krause se décide à commencer la partie sérieuse de son article. Schultze, de son côté, n'est pas moins acerbe : « Auch Krause in Göttingen *hackt* an mir herum, » s'écrie-t-il. Ce dernier mot est complètement intraduisible avec le Dictionnaire de l'Académie. (Voy Krause, In Archiv de Du Bois-Reymond et Reichert, 1867, p. 644.)

nous montrant comment les divers éléments se rattachent les uns aux autres pour former deux ordres de fibres, dont les unes représentent la suite des fibres du nerf optique, les autres constituent des travées connectives ou de charpente.

Nous étudierons ensuite la vascularisation de la rétine, puis nous déterminerons les particularités que cette membrane présente en diverses régions, c'est-à-dire que nous étudierons la papille du nerf optique, la tache jaune, et la partie antérieure de la rétine (*ora serrata*.) — L'embryologie de cette membrane terminera cette première partie essentiellement anatomique.

L'étude de la structure de la rétine dans l'échelle zoologique, et surtout chez les animaux inférieurs, constituerait une analyse du plus haut intérêt ; il va sans dire que nous ne pouvons consacrer un chapitre spécial à cette étude, sur laquelle les travaux de Leydig, Hensen, Babuchin ont jeté tant de jour ; mais nous aurons soin d'invoquer les faits empruntés à l'anatomie comparée, chaque fois qu'ils seront propres à éclaircir l'étude de la structure et des fonctions de la rétine humaine.

Dans une monographie de ce genre, sur une mince membrane dont l'étude forme en quelque sorte une spécialité scientifique, nous ne pouvons guère viser à l'originalité quant au fond du sujet ; nous ne pouvons espérer que de jeter une certaine clarté sur cette étude, par l'ordre et la forme de l'exposition. La critique est également difficile, ou, pour mieux dire imprudente, du moment que le temps ne nous permet pas de la baser sur des recherches personnelles. Il nous faut résumer des faits précis et parfois les rapporter presque exactement dans les termes employés par les auteurs qui nous les ont fait connaître ; mais du moins nous tâcherons d'être complet et de rendre à chacun ce qui lui revient en indiquant exactement les sources où nous avons puisé. Un index bibliographique achèvera d'établir ces indications.

Nous verrons que les travaux français sont peu nombreux sur ce sujet; il a donc fallu se livrer à de laborieuses recherches dans les diverses archives d'anatomie et de physiologie publiées en Allemagne. Nous avons toutefois été puissamment aidé dans ces recherches par les indications que nous ont fournies quelques *Revue critiques* récentes; nous nous faisons un devoir d'indiquer dès maintenant à ce sujet les articles de Krause (*in Journ. de Ch. Robin; loc. cit.*) et ceux de F. Terrier (*Arch. génér. de médecine, 1868-1869.*)

Qu'il nous soit permis de témoigner ici toute notre reconnaissance à notre maître, le professeur Rouget, pour les précieuses notes qu'il a bien voulu nous communiquer, particulièrement sur l'Embryologie et la Physiologie; sur ce sujet, ses vues essentiellement originales, bien connues de ses élèves, n'avaient encore été qu'incomplètement publiées dans la Thèse de Rigail, et dans le *Traité de Physiologie* de Longet.

Si l'étude anatomique de la rétine a formé la spécialité histologique de quelques micrographes, bien plus immense est le nombre des médecins, qui, dans tous les pays, ont fait une spécialité de l'ophtalmologie, bien plus considérable le nombre des travaux publiés sur l'examen ophtalmoscopique de la rétine à l'état normal ou morbide, sur son anatomie pathologique, sur son examen *post mortem*. Nous avons dû, pour rendre notre travail possible, n'emprunter à ces recherches que quelques rares faits, souvent précieux, pour démontrer un point d'anatomie normale par l'étude de ses transformations pathologiques. L'aspect normal sur le vivant, l'aspect cadavérique de la rétine ont dû être également laissés à peu près complètement de côté; et cependant nous aurions eu à citer sur ce dernier sujet les recherches si intéressantes de Corlieu, de Bouchut, de

Liebreich, de notre ami le docteur Poncet (1). Mais nous avons dû nous souvenir que cette étude anatomique ne devait être pour nous qu'une introduction à l'étude physiologique des *usages* précis de la membrane sensible de l'œil.

(1) Arch. génér. de médecine, avril 1870.

PREMIÈRE PARTIE

Anatomie.

La *Retine* (*Retina*; *Netzhaut*) est la troisième membrane, la tunique la plus profonde de l'œil; elle est placée entre le corps vitré et la choroïde, à laquelle elle adhère, mais sans continuité vasculaire. La couche interne, pigmentaire de la choroïde, appartient même en partie à la rétine. Elle semble formée par l'épanouissement (papille) du nerf optique, dont les fibres s'épuisent à mesure que l'on se rapproche de l'extrémité antérieure du globe oculaire. Son épaisseur moyenne est de 0mm,18 à 0mm,24; elle s'amincit progressivement en avant.

Sa face externe correspond à la choroïde; nous verrons qu'elle a avec la couche interne de cette membrane des rapports dont l'étude embryologique fait saisir toute l'importance.

Sa face interne recouvre le corps vitré et adhère à la membrane hyaloïde.

Son origine postérieure est représentée par le point de pénétration et d'épanouissement du nerf optique; mais ce point n'est pas à l'extrémité postérieure de l'axe visuel; il est situé un peu en dedans et au-dessous de cette extrémité. — Ce qui correspond à peu près exactement à cette extrémité, c'est une tache ovale à grand diamètre transversal, de coloration *jaune* (chez l'homme, et le singe), au milieu de laquelle on remarque une dépression ou fossette (*fovea centralis*).

Son extrémité antérieure paraît se trouver au niveau d'une zone festonnée qui correspond exactement au bord, également festonné, de la zone choroïdienne; mais nous verrons, qu'au point de vue de l'étude microscopique, elle se prolonge en réalité plus loin, sinon comme éléments nerveux (Gosselin) (1), du moins comme éléments connectifs ou de charpente.

La rétine est à peu près complètement transparente sur le vivant et à l'état frais sur le cadavre; mais elle devient bientôt opaline après la mort, et se présente alors, lorsqu'on dissèque les membranes de

(1) Gosselin. Recherches sur l'abaissement de la cataracte. (*Arch. gén. de médéc.*, janv. et fév. 1846).

l'œil de dehors en dedans, comme un voile blanchâtre recouvrant le corps vitré. Elle est très délicate, très-fragile.

L'étude de sa structure ne présente pas des difficultés aussi grandes qu'on pourrait le croire *a priori*. Sur une tête de grenouille ou de salamandre convenablement durcie, on pratique aisément des coupes d'ensemble suffisantes pour donner une bonne idée de ses couches et de leurs rapports. Sur un œil tout frais de lapin, en coupant un morceau de rétine avec la partie de la choroïde correspondante et en le pliant de telle sorte que le côté qui regarde le corps vitré forme le bord libre et observable, on aperçoit facilement, avec un grossissement de 350 à 400 (Brücke) : la membrane limitante interne, au-dessous d'elle les fibres optiques, puis les cellules nerveuses sous la forme de sphérules limpides ; les couches suivantes n'apparaissent que très-vaguement.

Les réactifs employés pour la conserver, la durcir et en faire des préparations, ne présentent rien de particulier. L'acide chromique, en solutions de concentrations diverses, est encore le meilleur agent à utiliser. Dans ces derniers temps, Max Schultze s'est beaucoup servi de l'acide hyperosmique. Nous indiquerons l'emploi des divers réactifs à propos de chaque élément à l'étude desquels ils sont plus spécialement destinés.

Il faut remarquer que la constance de certains résultats obtenus par des observateurs, sans que d'autres anatomistes parviennent à les vérifier, a eu souvent pour cause ce fait, que chacun d'eux avait donné la préférence à un réactif ou à une série de réactifs dont il se servait presque exclusivement. C'est ainsi que H. Müller et Kölliker se servaient du bichromate de potasse ; Henle et Manz de l'alcool ; Steinlin de l'acide oxalique et sulfurique ; Krause du chlorure d'or et des alcalins, etc., etc. (1).

(1) Voy. Krause. Journ. de Robin, 1869, page 444.

STRUCTURE DE LA RÉTINE.

En allant de la face interne vers la face externe de la rétine, on s'accorde généralement aujourd'hui, avec Max Schultze, à décrire dans cette membrane 10 couches, qui sont :

1. La membrane limitante interne,
2. La couche des fibres du nerf optique,
3. La couche des cellules nerveuses,
4. La couche granulée interne,
5. La couche granuleuse interne,
6. La couche granulée externe ou intermédiaire,
7. La couche granuleuse externe,
8. La membrane limitante externe,
9. La couche des cônes et des bâtonnets,
10. La couche de pigment externe.

Cette nomenclature est à peu près celle que H. Müller avait proposée dès 1856; M. Schultze y a de plus introduit la distinction de la *membrane limitante externe*; Henle avait divisé la *couche granulée externe* ou *intermédiaire* (n^o 6) en deux zones, l'une *fibreuse*, l'autre *finement granulée*, mais nous verrons qu'il est plus naturel de rattacher avec Schultze cette *couche fibreuse* à la *couche granuleuse externe* (n^o 7).

I. *Membrane limitante interne.*

La *membrane limitante interne* (*couche de substance amorphe*, Ch. Rob. — *Limitans interna*, Sch. *Limitans hyaloïdea* (1))

(1) Dénomination impropre, car elle tendrait à confondre cette membrane avec l'*hyaloïdienne*, qui, quand elle existe comme couche limitante membriforme et séparable du corps vitré, n'en appartient pas moins au corps vitré (surtout sous le rapport de son développement), tandis que la *membrane limitante interne* forme une partie intégrante de la rétine.

Henle), est une pellicule fine de 1, 1 μ d'épaisseur, qui se détache parfois en lambeaux assez considérables quand on dilacère la rétine. Seule elle occupe toute l'étendue de la rétine, c'est-à-dire qu'elle passe au devant du point d'épanouissement du nerf optique. De plus, elle s'étend très-loin en avant, dépassant la circonférence externe ou postérieure des procès ciliaires, pour arriver jusqu'à la capsule du cristallin, où elle cesse circulairement (Ch. Robin).

Cette membrane résiste longtemps à l'action des acides et des alcalis; son aspect est en général parfaitement hyalin, de sorte que la plupart des auteurs n'hésitent pas, avec Kölliker, à la rattacher aux membranes amorphes hyalines, aux *basement-membranes* (Henle). Cependant, d'après Schultze (1), cette membrane ne serait pas toujours amorphe et présenterait souvent un aspect réticulé comme un fin tissu de filigrane; même au niveau de la tache jaune, où cette membrane se réduit à sa plus simple expression, elle présenterait encore une structure fibrillaire. Wecker dit y avoir trouvé quelques noyaux disséminés, et la considère comme se distinguant de la membrane vitreuse (hyaloïde) par une rigidité particulière et par la présence de stries irrégulières.

La face interne de la membrane limitante interne est appliquée sur la membrane du corps hyaloïde, à laquelle elle adhère; cette adhérence est surtout sensible au niveau de l'*ora serrata* (M. Schultze), ce qui rend très-difficile l'isolement complet de la rétine.

Sa face externe est en rapport avec la *couche des fibres du nerf optique*, sans présenter d'adhérence avec ces fibres; mais elle affecte un rapport plus intime, et sur la nature duquel nous aurons à revenir, avec les *fibres radiées de Müller*, qui prennent précisément naissance sur cette face externe.

(1) Stricker, page 1018.

II. *Couche des fibres du nerf optique.*

La *couche des fibres du nerf optique* (*stratum fibrillosum* ; *couche des tubes nerveux*, Ch. Robin ; *couche fibreuse*, Sappey ; *Opticus fasern*, Schult.), est formée, comme son nom l'indique, par l'épanouissement des fibres du nerf, à partir de la papille. Ces fibres forment de petits faisceaux qui rayonnent régulièrement dans tous les sens ; mais, au niveau de la tache jaune, elles circonscrivent un espace ovale, les unes se dirigeant en droite ligne vers l'extrémité interne de cette tache, les autres s'arrêtant après un trajet curviligne sur ses bords supérieur et inférieur. Cette disposition persiste encore quelque temps au delà (en dehors) de la tache jaune, de sorte que les fibres dessinent en ce point un *raphé*, *une raie blanche*, *située sur le prolongement de l'axe de la tache jaune* (Kölliker).

L'épaisseur de cette couche est très-variable : de 20 μ autour de la papille, elle présente ailleurs une épaisseur moyenne de 8 μ , de 4 à 5 μ seulement au bord de la tache jaune ; elle diminue extrêmement vers les régions antérieures, pour se réduire à 3 ou 4 μ vers l'*ora serrata*.

Les fibres qui la composent doivent être considérées comme des cylindre-axes. Ehrenberg, en 1854, avait déjà indiqué leur identité avec les fibres des centres nerveux, c'est-à-dire avec les fibres nerveuses sans gaine. Pour constater leur nature, il faut, autant que possible, d'après Schultze, les étudier à l'état frais, même sur un œil encore chaud, en recueillant les débris de la membrane dans le liquide du corps vitré. La région de l'*ora serrata* (1), où ces éléments nerveux sont plus rares, est la plus avantageuse pour cette étude ; dans ces circonstances on se trouve en présence de fibres de 1 μ d'épaisseur en moyenne, sans

1) Voy. plus loin.

aucun noyau sur leur trajet et d'un pouvoir réfringent très-considérable. Kölliker semble s'étonner de n'avoir jamais trouvé de cylindre-axe dans leur intérieur, ce qui nous paraît tout naturel aujourd'hui que M. Schultze (et antérieurement Bowman) ont montré que ces éléments représentent simplement des *cylindre-axes*.

Sur le cadavre, ou dès que la préparation est un peu ancienne, ces fibres prennent un aspect variqueux, qui ne tient pas, comme dans les autres éléments nerveux, à une coagulation irrégulière de la *myéline*, puisque la *gaine médullaire* est ici absente. Cet aspect est dû à une imbibition irrégulière du cylindre-axe dont la texture se trouve altérée : de finement strié cet élément devient granuleux et irrégulier ; les solutions concentrées d'acide chromique empêchent ou retardent la production de ces varicosités. D'après H. Müller (1), dans les cas d'œdème de la rétine, on verrait se produire, par imbibition, des varicosités de ce genre, varicosités si considérables que Zenker les avait prises pour des renflements cellulaires et décrites comme des cas d'ectopie des cellules nerveuses.

Ces fibres ne paraissent pas se bifurquer dans leur trajet ; les dichotomies décrites par Corti et Gerlach seraient, d'après Schultze, des prolongements fourchus des cellules nerveuses sous-jacentes (2).

Nous avons dit que ces cylindre-axes sont dépourvus de gaine médullaire ; c'est là la règle générale pour les mammifères, cependant chez le lapin (Robin) (3) ce tube existe autour de beaucoup d'entre eux jusqu'à leur connexion avec les cellules de la couche suivante ; ils formeraient, d'après Bowman, deux faisceaux blancs irradiés chez le lièvre. On trouve aussi parfois chez l'homme des fibres qui sont accompagnées de myéline, de sorte qu'en

(1) Schultze. in Stricker. Op. cit., page 984.

(2) Voy. plus loin, page 20).

(3) Dict. de méd., page 1339.

ces points la rétine n'est pas transparente et paraît blanche; Virchow le premier a décrit un cas de ce genre: il s'agissait d'un homme qui présentait quatre rayons partant de la papille (1); une autre présentait une sorte d'anneau. Ces faits, constatés sur le cadavre, ont été depuis reconnus sur le vivant, à l'aide de l'ophthalmoscope. Dönitz (2) a observé sur lui-même une tache blanche de cette nature, formant une espèce de *punctum cæcum*. Les fibres nerveuses que nous venons de décrire ne présentent aucune connexion avec la membrane précédente.

Outre les fibres nerveuses, on trouve dans cette couche l'origine des fibres de soutien de la rétine; ce sont des fibres relativement résistantes, qui se distinguent par leur apparence rugueuse et leur direction perpendiculaire au plan de la rétine. Elles commencent, au milieu des expansions des fibres optiques, par des masses en forme de *colonnes à bases élargies*, qui prennent naissance sur la *membrane limitante interne*. H. Müller et Kölliker les représentent en ce point comme des renflements triangulaires. D'après M. Schultze, la limitante interne résulterait tout simplement de la fusion de ces bases, qui en effet se décomposeraient elles-mêmes en fibrilles très-fines; mais ces connexions sont encore douteuses (Kölliker), car la limitante interne, malgré l'aspect de tissu de filigrane que lui attribue Schultze, présente, avons-nous déjà dit, tous les caractères d'une *membrane amorphe* très-résistante aux réactifs chimiques, tandis que la base des fibres de soutien est remarquable par son altérabilité très-grande; pour peu que la rétine soit altérée, elles deviennent invisibles ou n'existent plus que par fragments.

Par leur extrémité externe, les fibres de soutien (fibres

(1) Follin a donné une bonne figure d'une rétine semblable examinée à l'ophthalmoscope. (Voy. *Leçons sur l'exploration de l'œil*. 1863, page 129, fig. 28).

(2) Arch. de Du Bois-Reymond, Op. cit., 864, page 1741.

radiées), se prolongent dans la couche suivante d'une façon très-visible.

III. *Couche des cellules nerveuses.*

La *couche des cellules nerveuses* (*couche ganglionnaire, couche des vésicules caudales nucléées* de Bowman) est caractérisée par la présence de *cellules ganglionnaires* analogues à celles du système nerveux central; ces cellules, indiquées pour la première fois par Valentin et par Krause en 1842, sont de dimensions très-variables (du simple au double); elles mesurent en moyenne 10 à 15 μ de diamètre et forment une couche unique; au niveau de la tache jaune, elles deviennent plus nombreuses et se stratifient pour disparaître ensuite complètement au niveau de la dépression centrale. Elles sont granulées, mais dépourvues de pigment; cependant, d'après Corti, elles présenteraient dans la rétine de l'éléphant une *couleur jaunâtre* pouvant aller jusqu'au brun. Elles offrent un beau *noyau* et un *nucléole*, comme les cellules nerveuses centrales; leur étude est, comme celle des fibres, plus facile au niveau de l'*ora serrata* (1), où elles se trouvent plus disséminées. A l'état vivant, elles sont d'une transparence parfaite; leur nucléole paraît un peu étoilé (Schultze).

D'après Wecker il serait très-facile de se convaincre de l'existence d'une membrane d'enveloppe sur ces cellules, chez les grands animaux et en particulier chez la baleine. On rencontrerait parfois des cellules éventrées, dont la *membrane* est munie de *prolongements* qui eux-mêmes renferment encore une partie du contenu granuleux de la cellule.

D'après Santi-Sirena (2) les cellules ganglionnaires mul-

(1) Voyez plus loin. p. 68.

(2) Op. cit. in Centrblt. 1872, n° 13, page 206.

tipolaires de la rétine du cheval possèdent, comme celles du grand sympathique et des ganglions spinaux, une *membrane renfermant des noyaux*, et qui se continue pendant un certain temps sur les prolongements de la cellule. Il n'a pu retrouver cette *enveloppe nucléée* sur les cellules ganglionnaires de la rétine de la baleine.

Schultze leur décrit une structure par *couches* plus ou moins *concentriques* et par fibrilles irrégulières, ainsi qu'on l'a décrit depuis Stilling sur les cellules des centres nerveux (1).

Ces cellules sont multipolaires, rarement bipolaires ; ces prolongements sont en général ramifiés et se dirigent, les uns en dedans vers la membrane précédente, les autres en dehors vers la membrane suivante.

Les prolongements qui se dirigent vers la *couche des fibres du nerf optique* sont remarquables par leur épaisseur relativement considérable ; il est aujourd'hui admis par tout le monde que ces prolongements, comme Corti le démontra l'un des premiers en 1850, vont se mettre en connexion avec les cylindre-axes de la couche précédente. Manz, dans des rétines de grenouille préparées par l'alcool, a pu enlever la couche des fibres nerveuses en entraînant celle des cellules et mettre ainsi en évidence cette continuité. Nous pouvons donc dire que les cylindre-axes du nerf optique viennent passer par les cellules nerveuses de cette couche pour se rendre à la périphérie, mais il est encore permis de se demander, avec M. Schultze, si toutes les fibres du nerf optique passent par ces cellules pour se rendre aux couches suivantes. Le nombre des cellules ganglionnaires, comparativement aux fibres nerveuses, paraît à Steinlin trop inférieur ; de sorte qu'il est porté à admettre une autre terminaison de ces dernières. Peut-être des différences de

(1) Voy. de plus : Grandry, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, mars 1868 — et Onimus (notes à la *Physiologie de Hermann*, p. 482).

ce genre expliqueraient-elles des différences de fonctions dans les fibres.

Les prolongements externes sont relativement plus nombreux, plus petits et plus ramifiés; ils se rendent dans la couche granulée interne, où nous essaierons bientôt de les suivre.

Outre ces prolongements internes et externes, Corti (sur l'éléphant) en a encore décrit d'autres qui uniraient entre elles les cellules nerveuses de cette couche. J'ai cru moi-même, dit Wecker (1), en avoir constaté l'existence; mais des recherches plus assidues, auxquelles je me suis livré pendant quatre années, ne m'ont jamais permis d'obtenir les préparations propres à appuyer cette première opinion. Il est donc probable que je m'étais trompé.

Les cellules nerveuses que nous venons d'étudier sont placées au milieu d'une *substance de soutien* qui fait directement suite aux fibres radiées étudiées avec la couche précédente. Elle se compose de substance amorphe, de fibrilles et de plaques membraneuses formant de *grandes vacuoles* pour loger les cellules ganglionnaires, circonscrivant de plus petits espaces pour donner passage aux prolongements nerveux et aux cylindre-axes.

IV. *Couche granulée interne.*

La couche *granulée interne* (*matière grise vésiculaire*, de Bowman; *couche finement granulée interne*, Kœlliker; *couche de substance grise*, des auteurs) présente un aspect granulé caractéristique, dû à la présence de fines fibrilles irrégulièrement enchevêtrées et perdues au milieu d'une matière amorphe semblable à celle de la substance grise cérébrale. Cet aspect est dû encore sans doute à la présence de véritables *granulations*, mais sur ce point, ainsi que sur la déter-

(1) Op. cit., page 40.

mination exacte de la nature et des connexions des fibrilles, Schultze lui-même est obligé d'avouer son impuissance. En somme, la couche granulée interne est la plus incommode à interpréter; elle vient interrompre ou tout au moins obscurcir l'étude du trajet des fibres rétiniennes.

L'épaisseur de cette couche varie entre 3 et 4 centièmes de millimètre (H. Müller).

Les fibrilles qui la composent sont probablement les unes de nature nerveuse, les autres de nature connective.

Les *fibrilles de nature nerveuse* résultent de la subdivision des prolongements externes des cellules de la couche précédente, prolongements tout à fait comparables à ceux que Deiters a décrits sous le nom de prolongements de protoplasma dans les centres nerveux. Schultze les désigne sous le nom de *fibrilles nerveuses mourantes*. Elles ont surtout été étudiées par Remak et Pacini. Schultze recommande pour leur étude la région de la *tache jaune*, où ces fibrilles dominant presque seules dans la constitution de cette couche et peuvent, jusqu'à un certain point, être suivies, malgré leur intrication, jusque dans la couche suivante; nous trouverions donc là la connexion qu'il est si désirable de démontrer dans les éléments de la rétine.

Quant aux *fibrilles conjonctives* ou *lamineuses*, elles proviendraient de l'épanouissement des fibres de soutien étudiées dans les couches précédentes; mais cette disposition est peut-être encore fort douteuse. On sait combien est grande la tendance des histologistes allemands et notamment de Kœlliker à admettre l'existence d'un fin réseau de nature conjonctive dans la substance grise des centres nerveux. « Cependant, dit Kœlliker, je n'ose encore me prononcer au sujet de l'existence constante d'un *réseau conjonctif* dans la couche granulée interne de la substance grise de la rétine (1). » Toujours est-il que dans certains points les

(1) Kœlliker. Histol., 2^e édit. franc., page 881.

fibres de soutènement, étudiées dans les couches précédentes, se continuent à travers la couche granulée interne, de manière à la segmenter en faisceaux perpendiculaires au plan de la rétine.

Outre cette *segmentation*, la couche granulée interne présente encore parfois une *stratification* concentrique, qui rappelle les couches de la substance grise des circonvolutions cérébrales. G. Wagner a compté jusqu'à 8 de ces couches stratifiées.

Retzius, dans un récent mémoire (Centrbli. fur die medic. Wissenschaft. 1872, n° 2) a repris l'étude de la couche granulée interne : il se sert de préparations durcies dans l'acide hyperosmique, sur le brochet, la grenouille, la poule, le lapin. Chez aucun de ces animaux il n'aurait pu constater l'existence du réseau serré décrit par Max Schultze; toujours les prolongements venus des couches voisines traversent la granulée interne sous forme de fibres droites presque verticales. Cette couche ressemblerait à un *protoplasma*, avec substance fondamentale claire, presque transparente, devenant finement fibrillaire sans l'action des réactifs. Il confirme, contre Krause, l'opinion de Schultze, c'est-à-dire l'existence de prolongements des fibres de soutien à travers cette couche jusque dans la granuleuse interne.

V. Couche granuleuse interne.

La couche granuleuse interne est mince (de 16 à 18 μ . H. Müller); elle s'amincit encore plus au niveau de l'ora serrata; au niveau de la tache jaune, elle atteint jusqu'à 60 μ .; elle est caractérisée par la présence de deux espèces d'éléments globulaires et de deux espèces de fibres.

Les éléments globulaires les plus gros paraissent être de nature nerveuse : ce sont des *cellules ganglionnaires bi-*

polaires, régulièrement éparses dans cette couche (1); elles sont formées par un noyau très-volumineux, entouré d'un corps cellulaire granuleux, peu abondant, surtout sur les parties latérales, et se prolongeant aux extrémités interne et externe pour se continuer avec les fibres correspondantes. Le noyau contient un nucléole très-visible, quoique extrêmement petit. — On y trouve de plus, d'après Ch. Robin, de nombreux *myélocites*, qui, au niveau de la tache jaune (*fovea centralis*), se confondent avec la *couche externe des myélocites* que nous étudierons plus loin (voy. p. 27).

Les fibres de la première espèce correspondent aux éléments que nous venons de décrire, qui n'en sont qu'un *renflement*, absolument comme les cellules bipolaires des ganglions spinaux ne sont qu'un renflement des tubes nerveux des racines postérieures. Ces fibres, par leur finesse, leur aspect, leur dégénérescence variqueuse sous l'influence de l'imbibition, se rapprochent de la nature des cylindre-axes que nous avons étudiés dans les couches précédentes. Considérées relativement aux cellules bipolaires qu'elles prolongent, elles forment un prolongement interne plus petit, qui se dirige vers la couche granulée interne et se met en connexion avec les fibrilles nerveuses (*cylindres d'axes ; fibrilles nerveuses mourantes* de Schultze) (2)

(1) Ces éléments, comme leurs homologues de la couche granuleuse externe, présentent dans la rétinite albumineuse un dépôt remarquable de granulations graisseuses : ce sont ces amas plus ou moins considérables qui apparaissent à l'ophtalmoscope sous la forme de taches arrondies d'un blanc jaunâtre et d'un aspect brillant (Ed. Larrieu : des Hémorragies rétiniennes, Th. de Paris, 1870).

(2) Pour H. Müller, ces cellules présenteraient deux prolongements internes : l'un correspondant à celui que nous venons d'indiquer, allant se continuer avec les cellules nerveuses de la couche n^o III ; l'autre, traversant les couches précédentes pour aller s'unir, par son extrémité profonde, à la membrane limitante interne. (Voy. fig. 680, in Sappey, t. III, page 654). Ce dernier prolongement n'était autre chose que la fibre radiée de soutien, que Muller n'avait pu poursuivre au-delà de la couche granuleuse interne. Nous verrons bientôt que cette fibre s'étend bien au delà de cette zone, puisqu'on l'a poursuivie aujourd'hui jusqu'à la limitante externe.

de cette couche, et un prolongement externe plus volumineux (Merkel) qui se dirige vers la couche suivante (couche granulée externe) pour y contracter des connexions analogues et tout aussi compliquées que celles que nous venons d'indiquer.

Les éléments globulaires plus petits, qui, nous l'avons dit, sont considérés par Ch. Robin comme des myélocytes, appartiennent pour les histologistes allemands, à la substance conjonctive; ils sont donc, en tous cas, étrangers aux éléments nerveux et se trouvent appliqués contre les fibres des outien, sinon inclus dans celles-ci. — Ces fibres de soutien, très-volumineuses relativement aux fibres nerveuses, reproduisent l'aspect qu'elles nous ont présenté dans les couches précédentes; elles sont radiées, rugueuses, se décomposant en fibrilles et plus souvent en plaques membraneuses d'une substance plus ou moins amorphe, circonscrivant des vacuoles, des trous de dimensions variables, qui logent les éléments globulaires et donnent passage aux fibrilles; elles sont en continuité évidente avec les éléments de même nature de la couche précédente.

VI. *Couche granulée externe ou intermédiaire* (1).

Cette couche, très-mince, est une reproduction en mi-

Cependant Krause décrit encore aujourd'hui (Voy. Schultze, In Stricker, p. 990), dans la couche granuleuse interne, des noyaux (les plus externes de la couche) qui ne présenteraient aucun prolongement extérieur; leur prolongement interne viendrait se mettre en connexion avec les fibres du nerf optique. Ce sont, sans doute, des fibres de ce genre que Müller avait vues s'arrêter dans la couche granuleuse. Quant à la description de Krause, si tant est que son objet soit réel, on ne pourrait l'interpréter que par l'existence de *cellules unipolaires* en connexion uniquement avec les fibres du nerf optique.

(1) *Stratum intergranulosum*. Beaucoup d'auteurs décrivent, en effet, les deux couches granuleuses comme une seule couche, dans la région moyenne de laquelle la couche granulée externe serait interposée. On l'appelle aussi, comme sa congénère du côté interne, *stratum moleculare*.

niature de la couche granulée interne; on peut dire, d'une manière générale, avec Ch. Robin, qu'elle se compose d'une matière amorphe granulée, traversée par de nombreux cylindre-axes; elle est à peu près partout également épaisse (10 μ .). Les fibrilles lisses (variqueuses par imbibition) qui la composent essentiellement doivent, ici encore, être considérées comme des analogues des prolongements de protoplasma de Deiters (pag. 22); elles sont en continuité avec les prolongements nerveux externes de la couche précédente. On trouve, au milieu de la substance amorphe, de nombreux noyaux que Kœlliker et Schultze rattachent à la substance conjonctive; ce dernier auteur y décrit même de belles *cellules étoilées*.

Comme sa congénère précédemment étudiée (membrane granulée interne), elle présente parfois une stratification, mais en couches moins nombreuses et moins nettement indiquées.

Hulke donne à cette couche le nom de *plexus des fibres des cônes*, dénomination dont nous comprendrons toute l'importance en étudiant l'ensemble des connexions des fibres nerveuses ou de conduction dans la rétine (voy. p. 52 et suiv.).

Les belles *cellules étoilées* de Schultze, auxquelles nous avons fait allusion quelques lignes plus haut, viennent d'être étudiées de nouveau par un anatomiste italien. En faisant macérer longuement une rétine de cheval dans une solution faible d'acide chromique, S. Rivolta (1) a pu isoler de grandes cellules qui forment une couche mince, étalée dans la couche intermédiaire, et que l'on peut parfois isoler sur une assez grande étendue, comme une membrane mince. Ces cellules de Kœlliker et de M. Schultze sont aplaties horizontalement (selon le plan de la rétine). Elles sont irrégulières, allongées, fusiformes, rondes, polygo-

(1) In Centrblt., 1872, n° 36, p. 560-567.

nales, étoilées, etc. Du corps de la cellule partent 2 à 6 prolongements qui se divisent dichotomiquement en un nombre considérable de fibres plus fines. Celles-ci sont très-longues, très-fragiles, et forment dans la couche intermédiaire une trame fibrillaire très-serrée ; elles sont souvent variqueuses. Krause avait regardé cette disposition comme tenant à l'existence d'une véritable membrane fenêtrée. Mais Rivolta voit dans ces cellules des cellules ganglionnaires. Santi Sirena les avait déjà aperçues ; mais, par une erreur singulière, d'après Rivolta, il les aurait confondues avec les éléments de la couche ganglionnaire proprement dite de la rétine du cheval.

Rivolta conclut que la couche intermédiaire (granulée externe) de la rétine du cheval est formée de cellules ganglionnaires à prolongements nombreux, se divisant plusieurs fois, et communiquant les uns avec les autres ; que les fibres horizontales qu'on observe dans cette couche sont des prolongements de ces cellules ; que les masses moléculaires qu'on y a trouvées sont des détritits de ces cellules facilement détruites par les réactifs(?)

VII. *Couche granuleuse externe.*

La couche granuleuse externe (*couche des noyaux, couche des grains*, Wecker), précède immédiatement celle des cônes et des bâtonnets dont elle est séparée par la membrane limitante externe (1). Les cônes et les bâtonnets étant, de toutes les parties de la rétine, celles qui ont été étudiées avec le plus grand soin, il en résulte que les plus grands efforts ont été faits en même temps pour élucider la structure de la membrane granuleuse externe, qui présente avec eux les connexions à la fois les plus intimes et les plus évidentes. En effet, la couche granuleuse externe se com-

(1) Voy. p. 32.

pose essentiellement de fibres qui peuvent être considérées comme les pédicules (*racines* de Max Schultze) des cônes et des bâtonnets ; nous aurons donc à étudier ce qu'on appelle les *fibres de cône* et les *fibres de bâtonnet*. Sur le trajet de chacune de ces fibres, nous trouverons un *renflement* ou *noyau* (*noyau de cône*, *noyau de bâtonnet*). Enfin, nous trouverons encore ici la suite et la terminaison des fibres radiées de charpente.

D'après Ch. Robin, les noyaux de cône et de bâtonnet sont bien distincts des *myélocytes* que l'on trouve dans cette couche. Ces derniers se présentent sous la forme de noyaux ou de cellules, lesquelles sont souvent petites et peu régulières ; mais les noyaux prédominent : ils sont plongés au milieu d'une petite quantité de matière amorphe, semblable à celle de la substance grise cérébrale.

Les noyaux placés sur le trajet des fibres (*noyaux de cônes*, *noyaux de bâtonnets*) se trouvent surtout situés sur la moitié externe de cette membrane, de façon que la partie interne de celle-ci est presque exclusivement fibreuse. H. Müller rattachait cette partie fibreuse à la membrane granulée externe ou intermédiaire, qu'il divisait en deux couches ; une interne ou *finement granulée*, une externe ou *fibreuse*. Kœlliker s'est attaché à défendre cette classification adoptée aussi par Henle ; mais il faut bien reconnaître, avec Max Schultze, que la couche fibreuse ne peut pas être séparée, même théoriquement, de la couche granuleuse externe ; il n'y a même pas lieu de lui conserver le nom de couche fibreuse ; car tout est fibreux dans la couche granuleuse externe, seulement les noyaux (grains de cônes, grains de bâtonnets) étant principalement groupés vers les zones externes, il en résulte que la zone interne a un aspect un peu plus fibreux que le reste (1).

(1) « Si Max Schultze refuse de compter la couche fibreuse externe avec la couche intermédiaire, il n'y a naturellement rien à objecter ; je dois faire remarquer seulement que H. Müller et moi, nous avons, dans toutes nos

1° *Fibres.*

A. *Fibres de cônes.* — Ces fibres sont relativement épaisses; à leur extrémité interne, c'est-à-dire au contact de la membrane granulée externe, elles s'épaississent en une expansion conoïde, qui paraît se composer d'une foule de fibrilles fines. Sur des préparations heureuses, macérées dans le sérum iodé, Schultze a vu ces fibrilles, que leur aspect variqueux (par imbibition) doit faire rapprocher des cylindres d'axe, se mettre en connexion avec les éléments fibrillaires de la couche granulée externe. A leur extrémité externe, les fibres de cônes se renflent subitement en une sorte de cellule (grain de cône), à laquelle nous verrons succéder immédiatement la base des cônes. Les fibres de cônes n'existent donc qu'en dedans des grains des cônes : vu la situation tout à fait excentrique de ces grains, il n'y a pas lieu de diviser (si ce n'est dans quelques cas exceptionnels sur lesquels nous reviendrons) (1), les fibres des cônes en une portion externe et une portion interne, comme nous avons dû diviser précédemment les fibres de la couche granuleuse interne, et comme nous devons diviser dans un instant les fibres de bâtonnets de la couche granuleuse externe.

Quant à la structure intime des fibres de cônes, leur aspect strié longitudinalement et leur décomposition par imbibition dans le sérum iodé en fibrilles variqueuses, nous permettent de les considérer comme un faisceau de fibrilles cylindre-axes : cette manière de voir est, du reste, d'accord avec ce que nous avons dit quelques lignes plus

planches et descriptions, considéré cette couche comme la partie la plus essentielle de la couche intermédiaire, bien que nous sussions fort bien que la plupart des fibres de cette couche sont des prolongements des fibres de Müller. » (Kœlliker, Hist., 1871, p. 886.)

(1) Voy. *Tache jaune*, p. 67.

haut, à propos de la composition de leur expansion conique interne.

B. *Fibres de bâtonnets*. — Ces fibres, parallèles aux précédentes, entre lesquelles elles sont situées, sont d'une étude beaucoup plus délicate; plus minces, plus fragiles, plus difficiles à conserver, elles sont surtout difficiles à étudier au point de vue des connexions de leur extrémité interne. Le renflement qui leur correspond (noyau de bâtonnet) étant situé en des points variables, mais d'ordinaire sur la partie moyenne de leur trajet, il y a lieu de diviser ces fibres en deux segments : *segment interne* et *segment externe*.

Le *segment interne* représente comme une miniature de la fibre de cône : plus mince et plus fragile, il devient plus facilement variqueux ; mais il ne paraît jamais se diviser en fibrilles (du moins chez l'homme); par son extrémité externe, il se continue avec le grain correspondant ; par son extrémité interne, il arrive jusqu'à la membrane granulée externe ; mais à ce niveau, sa fragilité est telle, sa tendance à la varicosité est tellement grande qu'il paraît souvent se terminer en petite massue (grosse varicosité), au moment d'atteindre la couche précédente. Mais, chez les oiseaux, les poissons et les amphibiens, Max Schultze a pu constater qu'à ce niveau la fibre de bâtonnet forme un faisceau de fibrilles fines, très-nettes, qui se mettent en connexion avec les éléments correspondants de la couche granulée externe. Ajoutons, toutefois, que chez les poissons, il n'y a presque pas de différence entre la *fibre de cône* et la *fibre de bâtonnet*, sinon que cette dernière est un peu moins épaisse.

Le *segment externe* des fibres de bâtonnet est également très-fragile et difficile à conserver ; il est, toutefois, moins variqueux que l'interne, dont il présente du reste l'apparence et la structure. Plus court que le précédent, il unit les *noyaux des bâtonnets* aux *bâtonnets*.

2^o *Noyaux en grains.*

A. *Grains de cônes.* — Les noyaux de cônes sont situés presque uniquement à la limite externe de la couche granuleuse externe ; ils se continuent par une extrémité interne effilée avec la fibre de cône ; au contraire, leur extrémité externe, courte et épaisse, se trouve en continuité presque immédiate avec le segment interne des cônes.

Les éléments auxquels on donne assez improprement le nom de *noyaux* ou de *grains* nous représentent donc plutôt une *cellule bipolaire* analogue à celles que nous avons étudiées jusqu'à présent (voyez *couche granuleuse interne*) ; ils sont en effet formés d'une masse cellulaire à fines granulations, à membrane d'enveloppe peu ou pas apparente. Ils sont remplis par un énorme noyau sphérique ou légèrement allongé, avec un *nucléole* relativement volumineux.

B. *Grains de bâtonnets.* — Ces grains sont situés principalement dans la partie moyenne de la couche granuleuse externe ; parfaitement transparents pendant la vie, ils sont remplis par un gros noyau hyalin à nucléole très-petit ; sur le cadavre, cette petite masse tend à se diviser en granulations, qui se groupent en *stries transversales* plus ou moins nettes formant des zones alternativement claires et foncées (1). Les acides accentuent encore plus cet aspect, qui est entièrement artificiel.

Henle a attaché à ces stries une importance trop grande ; il les a trouvées chez l'homme, le mouton, le bœuf et le cheval (2) ; d'après lui, elles se composeraient de parties

(1) Voy. fig. 481, p. 647. In *Anatomie descriptive*, de J. Cruveilhier, 4^e édit., par Marc Sée et Cruveilhier fils. (*Organes des sens.*)

(2) En effet, d'après Ritter (*Arch. für Ophth.*, vol. XI, p. 98), ces grains striés s'observeraient uniquement dans les yeux des mammifères ; il n'a pu les retrouver chez d'autres animaux.

prismatiques : il les compare aux stries des muscles de la vie animale.

D'après Schultze, cette *stratification* tiendrait à une division du noyau. Elle se constate moins bien, d'après G. Wagener, avec un fort qu'avec un faible grossissement, ce qui prouve qu'elle est due à un groupement grossier de granulations.

3° *Fibres de soutien.*

Les *fibres de soutien* (*fibres radiées* de Müller), que nous avons pu poursuivre à travers toutes les couches précédentes, se prolongent encore à travers la couche granuleuse externe jusqu'à la *membrane limitante externe*, avec laquelle elles affectent les mêmes rapports qu'avec la limitante interne. En général cette disposition est ici moins visible ; mais dans certaines régions, et en particulier vers l'*ora serrata*, on voit très-nettement ces fibres s'insérer par des extrémités élargies sur la limitante externe (Kœlliker. Schultze). Ici les fibres de soutènement sont souvent reliées les unes aux autres par des ponts ou tractus membraneux d'apparence amorphe.

VIII. *Membrane limitante externe.*

Cette membrane présente le même aspect que sa congénère du côté interne ; nous ne reviendrons donc ni sur les discussions qu'à soulevées la question de la structure de ces *pellicules* en apparence *amorphes*, ni sur leur connexion, ou, pour mieux dire, leur *continuité* avec l'extrémité externe des *fibres radiées de soutien*. C'est Schultze qui a établi par ses recherches l'existence, aujourd'hui incontestable, de cette membrane, et lui a donné le nom de *limitante externe*, dénomination acceptée depuis par Ritter et Kœlliker.

Cette membrane est située précisément entre la *couche granuleuse externe* et la *couche des cônes et bâtonnets* (membr. de Jacob); aussi Schultze, dans ses premières publications, la comparait-il à une planche chargée d'œufs, sur laquelle la couche la plus externe des granulations externes représentait les œufs. Ayant depuis reconnu que cette membrane est largement percée de trous dans lesquels s'enfoncent les extrémités internes des *bâtonnets* et des *cônes*, de sorte que, par sa situation, cette *limitante* empiète un peu sur la membrane de Jacob, il l'a comparée plus justement à une *planche à bouteilles*, dans laquelle les éléments de la membrane de Jacob sont fichés comme des bouteilles.

Nous verrons qu'au point de vue embryologique il existe, en effet, des rapports très-intimes entre la *limitante externe* et les éléments en *bâtonnet* et en *cône*.

IX. *Couche des cônes et des bâtonnets.*

Cette couche (*stratum baccillosum*, Brücke; *couche mosaïque*, Henle (1); *membrane de Jacob*; *couche bacillaire*;) est la plus remarquable des nombreuses couches de la rétine; c'est elle qui a exercé le plus la patience et la sagacité des micrographes, depuis H. Müller jusqu'à Krause et Schultze. Malheureusement, malgré tant de travaux consciencieux et d'ingénieuses recherches, nous sommes encore loin d'être fixés sur la nature et sur la signification des éléments qui la composent.

Cette couche est très-délicate. Après la mort, elle ne tarde pas à se séparer des couches précédentes, de sorte

(1) Henle. *Eingeweidelehre*, 1865.

« C'est la seule couche spéciale à la rétine, — les autres sont analogues à celles de l'encéphale, tant grises que blanches, y compris la membrane limitante qui est analogue à la pie-mère rachidienne. » (Ch. Robin. Programme du cours d'histologie, 1870, pg 333.)

qu'on l'aperçoit sur la face interne de la choroïde, lorsqu'après avoir enlevé celle-ci avec le plus grand soin on la plonge sous l'eau. C'est ainsi que Jacob (1) et Langenbeck l'ont décrite. Cette membrane intrigua beaucoup les anatomistes qui ont précédé H. Müller. Arnold la regarda comme de nature muqueuse; Weber et Franzel (2) la disaient séreuse (3). En 1836, Huschke, en Allemagne, et Giraldès, en France, démontrèrent qu'elle est unie aux autres parties de la rétine à l'état frais.

Cette couche, épaisse en moyenne de 40 à 50 μ , se compose de deux espèces d'éléments : les *bâtonnets* (*bacilli*) et les *cônes* (*coni*). Ces éléments peuvent être comparés, d'une manière générale, à de petits cylindres, parallèles entre eux et placés perpendiculairement à la surface de la rétine, de sorte que, lorsqu'on examine un fragment de cette couche par sa face externe, elle se montre comme composée par les *pièces d'une mosaïque*, pièces dont les unes sont plus petites et les autres plus larges, selon qu'elles répondent à des cônes ou à des bâtonnets.

A. *Bâtonnets* (*bacilli, stäbchen*).

Les *bâtonnets*, déjà aperçus par Leeuwenhoek, en 1722, dans la rétine de la grenouille, sont à peu près cylindri-

(1) J.-T. Walther (de Berlin) et Zinn auraient découvert et nettement indiqué cette couche avant Jacob, d'après Langenbeck. (Voyez des preuves à l'appui in Langenbeck., op. cit., p. 34, remarq. 1.)

(2) Cités par Ph. Bérard. Art. *Œil*, in Dict. en 30 vol., 1840, t. XXI.

(3) On trouve déjà dans Jacob., op. cit., p. 301 : « A distinct and perfect membrane, apparent by of the same nature as that, wick lines serous cavities. »

Voyez encore J. Sichel (Iconographie ophthalmologique. Paris, 1852-59) p. 149 : — « La membrane de Jacob a l'aspect d'une membrane mince, opaline, séreuse, ou tout à fait semblable à une séreuse. Si le microscope n'y fait pas reconnaître les caractères anatomiques propres aux membranes séreuses, on ne peut nier qu'elle n'ait au moins les plus grandes analogies avec elles par ses fonctions, sa pathologie, etc... »

ques; ils sont longs de 50 μ (chez l'homme) et larges de 2 μ . Vers la région de l'*ora serrata*, ils deviennent un peu plus courts tout en conservant la même épaisseur. Ils sont serrés les uns contre les autres; les cônes se trouvent placés de distance en distance entre eux (en général à 8 ou 10 μ de distance dans les régions moyennes de la rétine) de sorte qu'il y a trois ou quatre bâtonnets entre deux cônes.

Par leur extrémité interne effilée, les bâtonnets se continuent, comme nous l'avons vu, avec les fibres correspondantes. L'extrémité externe est coupée carrément.

Ils se divisent en deux *segments*: l'un *interne* et l'autre *externe*. Cette séparation (1) n'est pas toujours très-nette sur les pièces bien fraîches. Quand elle est bien marquée, elle se fait pour tous les bâtonnets sur une même ligne, de sorte que la *membrane de Jacob* paraît divisée en deux couches. Comme cette séparation existe, d'une façon on ne peut plus évidente, sur les cônes, qui, nous le verrons, ne sont en somme qu'une variété de bâtonnets; comme, d'autre part, Schultze a démontré que, même pendant la vie, les propriétés chimiques et optiques sont différentes pour la partie interne et la partie externe des bâtonnets, on peut se croire aujourd'hui autorisé à décrire séparément, dans ces éléments, un segment interne et un segment externe.

a. *Segment interne*. — Le segment interne est un peu plus large, plus pâle; il a plus de tendance à se gonfler et à devenir variqueux, parfois finement granulé. Il ne présente pas les propriétés optiques que Schultze a signalées dans le segment externe; il se colore plus facilement par le carmin, tandis qu'il reste beaucoup plus longtemps à se colorer en noir ou même ne se colore pas du tout par l'a-

(1) Indiquée d'abord par Hannover (Müll., Arch., op. cit., 1840, p. 320, et *Recherches microscop. sur le système nerveux*, 1844), puis par Krause (1861), Braun et H. Müller.

cide hyperosmique. — On observe sur sa surface des stries longitudinales (Krause, oiseaux), striations qui seraient dues, d'après Schultze, non à de simples cannelures, mais à une véritable *division en fibrilles* ; cette division est parfois très-visible chez l'homme, mais évidente surtout sur les bâtonnets de la grenouille et des poissons. Ces stries sont au nombre de quarante ou cinquante. Vers le sommet ou extrémité interne de ces segments, ces stries se rapprochent, de sorte qu'elles tendent à se confondre (Schultze) (1). Ces stries sont *parallèles* ou décrivent une *spirale* très-peu prononcée. Krause a observé la décomposition très-nette de ce segment en fibrilles qu'il nomme *aiguilles* (Nadel) ; ces aiguilles, sur des rétines altérées, resteraient parfois isolément fichées sur la membrane limitante externe, qui, vue de face, paraît alors finement ponctuée.

Ritter a décrit un *filament central* (*filament de Ritter*) qui apparaît dans ce segment sur les rétines abandonnées quelque temps à elles-mêmes. Quelques auteurs considèrent ce filament, dont la présence est encore bien douteuse, comme un prolongement de cylindre-axe. Nous reviendrons sur ce sujet à propos de l'étude du segment externe, ainsi qu'à propos de celle des cônes, où l'on a cru trouver un filament analogue. — Krause avait décrit ce filament central du segment interne des bâtonnets comme se terminant, vers la jonction des deux segments, par un corps ellipsoïde (*opticus ellipsoïd*) ; cette disposition, qui n'existe chez aucun mammifère (Schultze), mais que l'on constate chez les oiseaux, paraît tenir en effet à l'existence de *corps lenticulaires*, que Schultze a décrits, mais qui sont sans connexion avec le prétendu filament central. On les retrouve chez les reptiles (Schultze), où ils figurent une véritable *lentille biconvexe*, et là il est évident qu'ils ne représentent pas, comme le croyait Krause, d'après ses pre-

(1) Pg. 1001 (In Stricker).

nières recherches sur la poule (1), une terminaison en massue de cylindre-axe. Chez quelques oiseaux, cette lentille se compose de deux moitiés différentes, et quant à l'action des réactifs et quant aux propriétés optiques. Ainsi, chez le faucon, sa face interne, sous l'influence de l'acide acétique, s'allonge en pointe mousse, et finit par se détacher en se cassant nettement comme la pointe d'un crayon. (Voy. M. Schultze, *In Stricker*, page 1008; fig. 358; 2, 3 et 4.)

b. *Segment externe*. — Le segment externe est un peu plus mince, se colorant facilement par le carmin, devenant noir sous l'influence de l'acide hyperosmique. Schultze et Rudneff (1865) ont trouvé que le segment externe des bâtonnets chez la grenouille, traité par l'acide nitrique, prend une teinte noire; dans les bâtonnets des mammifères cette action serait nulle. Ils sont d'un brillant gras et présentent, d'après Schultze, le phénomène de la double réfraction. — Ce que ce segment externe présente de plus remarquable, c'est sa division spontanée, mais lente (nous verrons qu'elle se produit très-rapidement pour les segments correspondants des cônes) en lamelles très-minces, figurant une pile de monnaie. L'imbibition dans l'eau ou le sérum dilué favorise cette division; mais l'imbibition, étant irrégulière, produit des déformations et des fléxuosités qui rendent bientôt les éléments méconnaissables. Dans les solutions plus concentrées (surtout en ac. chromique), cette division lamellaire se produit d'une façon régulière et élégante. Les grands bâtonnets de la rétine de la grenouille présentent très-vite cette division, qui est même déjà apparente sur la rétine toute fraîche et, pour ainsi dire, encore vivante, pourvu que l'on fasse usage de la lumière oblique (M. Schultze). Dès que l'imbibition commence, tout devient irrégulier et finit par disparaître.

(1) Arch. de Reich. et Du Bois-Reymond, 1867, p. 644 (Op. cit.)

Dans les alcalis, les segments externes des bâtonnets s'entortillent; ils restent homogènes, mais leur longueur augmente: quelquefois, ils se renflent en crochet à leur extrémité externe (1). Dans 35/100 de potasse, ils restent pendant plusieurs heures sans éprouver aucun changement. L'épaisseur des lamelles qui les constituent est, chez le cochon d'Inde, de 8/10 de μ (Krause). W. Zenker les a trouvées, chez la grenouille, de 6/10 de μ ; Max Schultze, de 5/10 chez le triton. Dans l'acide acétique, ces lamelles paraissent beaucoup plus minces.

La surface de ce segment externe présente, même chez l'homme, des stries fines, que l'on aperçoit surtout en se servant de l'acide hyperosmique et en faisant l'examen avec un grossissement de 1000 diamètres. D'après Schultze, ces stries sont aussi fines et aussi difficiles à apercevoir que celle de la *Nitzschia sigmoïdes*, diatomée qui constitue un test-objet bien plus fin encore que le *Pleurosigma angulatum* généralement employé. Hensen a le premier indiqué ces lignes longitudinales et a même remarqué qu'elles décrivent une spirale très-allongée et à peine sensible. Mais Schultze a déterminé leur nature en montrant qu'elles ne résultent pas d'une composition fibrillaire (comme pour le segment interne), mais qu'elles constituent de simples *cannelures*, qui ne pénètrent que très-superficiellement dans l'épaisseur du segment externe. C'est ce que l'on voit très-bien sur une lamelle isolée résultant de la décomposition précédemment décrite de ce segment: cette lamelle présente alors sous la forme d'un disque avec des dentelures analogues à celles d'une roue dentée, mais moins larges et moins profondes.

Ritter a également décrit, dans ce segment externe, un *filament central* qu'il compare à un cylindre-axe. Cet aspect n'aurait rien de réel, d'après Schultze, et serait le résultat

(1) Voy. fig. 430, *b, d*; Robin (In Littré et Robin, Dictionnaire de médecine, 1873. Art. *Rétine*.)

d'une altération. Cependant, Manz et Schiess ont adopté la description de Ritter. Ajoutons que sur les disques résultant d'une récente division lamellaire du segment, on aperçoit un *point central*, de teinte différente, qui pourrait être pris pour un fragment du prétendu cylindre-axe : telle est, en effet, l'interprétation de Hensen ; mais Zencker attribue cet aspect à une différence de réfraction entre la partie centrale et la partie périphérique. Malgré ces objections, Hensen décrit non-seulement un cylindre-axe dans le centre du segment externe, mais prétend même en avoir aperçu trois sur certains bâtonnets.

B. Cônes (*coni*; *Zapfen*.)

Les cônes, décrits nettement pour la première fois par Gottsche (1836), ont été comparés par tous les micrographes à une bouteille. Ce sont, en effet, des bâtonnets dont le segment interne s'épaissit, tandis que le segment externe se rétrécit et même s'effile à son extrémité. Cette séparation en *segment interne* et *segment externe* se fait ici beaucoup plus facilement que pour les bâtonnets ; nous étudierons donc successivement chacun de ces segments. Plusieurs détails de structure intime que nous avons analysés à propos des bâtonnets se trouvant ici reproduits, nous pourrions passer plus rapidement sur leur description.

a. *Segment interne*. — Le *segment interne* (ou *cône proprement dit* de quelques auteurs) est plus court que le segment interne des bâtonnets (15 à 20 μ). Par suite, la ligne qui correspond aux points de séparation de ces segments de cône est placée plus en dedans que la ligne semblable dont nous avons parlé à propos des bâtonnets.

Ce segment est épais de 6 à 7 μ vers sa base ; immédiatement au-dessous de celle-ci, il présente un léger renflement, comme une bouteille un peu ventrue.

Il est formé d'une substance très-finement granulée, qui présente la même altérabilité que celle des segments correspondants des bâtonnets. Son extrémité interne se continue par un léger rétrécissement avec le grain de cône; nous avons déjà vu (voy. page 29) qu'il n'y a pas là de fibre interposée, mais presque continuité directe. On a décrit sur ce segment la même *striation fibrillaire* que pour les bâtonnets; seulement, les stries n'arrivent pas ici jusqu'à la base (extrémité interne) du segment et s'arrêtent sur une ligne assez tranchée, vers le milieu de leur trajet: elles n'occupent donc que la moitié externe. On a aussi décrit dans ce segment des *corpuscules lenticulaires*, mais dont la présence serait beaucoup plus rare que sur le segment interne des bâtonnets. De même pour la *fibrille centrale*, ou le prétendu cylindre-axe. Ritter, qui a décrit ces fibres axiles (1869), basait ses affirmations sur des recherches faites sur les yeux d'une baleine, parce que, dans l'œil d'un animal aussi colossal, toutes les parties et leurs connexions doivent se montrer avec une grande évidence. Ces yeux lui arrivaient des mers du Nord, conservés dans l'acide chromique, mais très-compromis par la gelée. Il est évident que, dans ces conditions, comme le fait remarquer Krause, toutes les parties, et surtout les cônes et bâtonnets, ont dû être plus ou moins altérées, et que, par conséquent, on ne peut attribuer une grande valeur à la découverte faite par Ritter d'un cylindre-axe dans les cônes de la baleine (1).

b. *Segment externe*. — Ce segment (*bâtonnet de cône*, pour quelques auteurs) (2), se sépare très-facilement du précé-

(1) Cependant L. Wecker dit avoir eu beaucoup à se louer de l'étude de l'œil sur la baleine: il lui a paru que celui du *Balena mysticetus* pourrait avantageusement fournir un type de structure rétinienne.

(2) Ce nom, donné primitivement au segment externe des cônes, n'est pas à conserver, car il amène de la confusion dans la nomenclature. *Ce n'est pas segment externe, mais le cône tout entier qui est l'analogue des bâtonnets*, ainsi

dent; il semble que les deux segments sont contenus dans une enveloppe commune, mais cette connexion paraît être la seule qui existe entre eux, et l'on ne trouve, d'après Max Schultze, aucune autre espèce de continuité entre la substance des deux segments.

Ce segment externe est beaucoup plus court que celui des bâtonnets; par suite, il n'arrive pas jusqu'à la périphérie de la rétine, et se termine en pointe plus ou moins effilée. Cette différence est surtout sensible dans les régions où les cônes sont régulièrement mêlés aux bâtonnets; elle est très-marquée dans la rétine du porc, d'après M. Schultze. Mais là où les cônes tendent à dominer, cette différence tend à disparaître, et le segment externe s'allonge, en même temps du reste que, par tous ses autres caractères, le cône se rapproche sensiblement de la structure du bâtonnet. Du reste, vu l'extrême altérabilité de ce segment externe, il est très-difficile de déterminer sa véritable longueur, ainsi que la forme précise de son extrémité terminale externe.

Tout ce que nous avons dit de la *segmentation en lamelles discoïdes*, de la *striation en cannelures*, de la présence d'un *prétendu cylindre-axe* dans le segment externe des bâtonnets, a été retrouvé également dans les segments externes des cônes; mais ici ces particularités sont plus difficiles à constater, vu la grande délicatesse de ces éléments; la segmentation lamellaire se produit plus vite, mais devient aussi plus rapidement irrégulière par imbibition.

Nous voyons donc en somme que les cônes ne sont que des bâtonnets modifiés, surtout quant à leurs formes et à leurs dimensions; aussi ces différences tendent-elles à s'effacer dans certaines régions de la rétine de l'homme (*tache*

que nous le verrons. A moins qu'on ne veuille pousser la confusion dans les termes jusqu'à sa dernière limite, en désignant, avec Frey, la partie interne des bâtonnets sous le nom de *cône des bâtonnets*, et la partie externe des cônes sous celui de *bâtonnet des cônes*.

jaune); toute distinction nette disparaît même lorsque l'on étudie la rétine dans l'échelle animale.

Les détails minutieux auxquels ont abouti les recherches récentes sur la structure des bâtonnets et des cônes ne doivent pas être considérés comme des faits dignes au plus de fixer la curiosité des micrographes. Il est permis d'espérer que ces connaissances, encore si indécises, en même temps qu'elles pourront acquérir une plus grande précision, deviendront de la plus haute importance au point de vue physiologique. Quelque exiguës que soient les dimensions des lamelles et des autres parties constituantes des éléments que nous venons d'étudier, il faut remarquer avec M. Schultze (1) qu'il s'agit ici de grandeurs de $7/10$ de μ , ce qui est précisément la longueur moyenne des ondes lumineuses à la limite visible de la portion rouge du spectre, et de $4/10$ de μ , ce qui est à peu près la longueur des ondes lumineuses à l'extrémité visible de sa portion violette. (Voy. 2^e partie, Physiologie de la rétine.)

C'est à des considérations analogues, dont nous développerons l'importance à propos de la physiologie de la perception des couleurs, que paraît se rattacher la présence des *boules colorées* placées au point de jonction du segment externe et du segment interne des cônes de la rétine des oiseaux. Ces boules, découvertes par Valentin (1837), ont surtout été étudiées par M. Schultze. Chez ces animaux, ainsi que chez quelques reptiles (Krause), on trouve en ce point un *globule coloré* transparent, jaune pour certains cônes, orangé ou même rouge pour d'autres. Les boules colorées ont été étudiées par Krause dans la rétine du lézard : elles y sont de trois couleurs différentes : rouge orangé, jaune verdâtre, bleu pâle. Ces sphères colorées sont bien distinctes des *corps lenticulaires*, constatés (voy. p. 36) surtout sur les bâtonnets (extrémité externe du

(1) In Stricker, p. 1006.

segment interne); cependant on a trouvé chez quelques oiseaux des *disques lenticulaires colorés* (Max Schultze).

Les cônes présentent parfois une disposition qui a fort intrigué les micrographes : nous voulons parler des *doubles cônes* (*Zwillingszapfen* oder *Doppelzapfen*) ou *cônes jumeaux*, signalés dès 1841 par Hannover (1). Ce sont deux cônes accolés côte à côte, de telle sorte que les deux segments internes sont presque confondus, tandis que les externes sont parfaitement distincts. Schultze se demande si l'on ne se trouverait pas en présence d'un cône en train de se segmenter (?). Ces cônes jumeaux n'ont jamais été vus chez les mammifères; on les rencontre chez les amphibiens et surtout chez les poissons. Kœlliker représente cette disposition chez la perche (2). De ces deux cônes jumeaux, l'un possède d'ordinaire une *boule colorée*, tandis que l'autre est souvent muni d'un *disque lenticulaire* (Voy. p. 36 et 42), est vrai que ce disque présente souvent une coloration particulière. Enfin les deux cônes jumeaux ne sont pas égaux (Schultze); celui qui possède la boule colorée présente toujours une longueur plus considérable. L'autre, plus petit, est nommé par Krause *cône auxiliaire* (3).

Dans le *cône principal* du lézard, existe la goutte graisseuse (comme chez les poissons); dans la partie externe du *cône auxiliaire*, il y a du pigment jaune. Dans le cône auxiliaire de la poule et du faucon, on trouve vers l'extrémité un noyau conoïde jaune.

La distribution des cônes et des bâtonnets a été étudiée avec grand soin dans ses variations, selon les diverses régions de la rétine humaine et selon les espèces ani-

(1) Il faut distinguer ces véritables cônes jumeaux de ce que Brücke appelait *coni gemini*, appliquant ce nom à tous les cônes des poissons, « parce qu'ils sont coniques à leurs deux extrémités. » (In Desmares, loc. cit., p. 29.)

(2) 2^e édit. franc., p. 367, fig. 477, C.

(3) Voy. Journ. de Ch. Robin, 1869, p. 551.

males. Ces faits ayant une grande importance au point de vue du rôle que Schultze tend à attribuer aux cônes dans la perception des couleurs, nous en indiquerons rapidement les résultats :

Nous avons déjà dit, et nous verrons plus loin avec plus de détails que vers la tache jaune les cônes forment une couche presque continue ; dans les parties moyennes de la rétine, il y a 3 ou 4 bâtonnets entre 2 cônes (voy. page 35), disposition qui se maintient jusque vers l'*ora serrata*, où les cônes sont encore plus rares.

Quelques poissons (raie, requin) ne possèdent pas de cônes (M. Schultze).

Il en est de même de quelques mammifères (chauve-souris, hérisson, taupe).

Par contre le lézard, la tortue, un grand nombre de serpents et peut-être tous les reptiles, n'offrent que des cônes. D'après Schultze, les conclusions parfois inverses de Hulke à ce sujet n'auraient aucune valeur, car cet auteur se serait mépris sur les caractères distinctifs des cônes. Nous avons du reste déjà dit qu'on trouve des transitions insensibles entre ces deux espèces d'éléments. La nature des cônes du lézard, la présence ou l'absence de boule graisseuse colorée ont été l'un des principaux sujets, entre Krause et Max Schultze, de ces polémiques trop peu courtoises auxquelles nous avons fait précédemment allusion.

Chez les oiseaux, les cônes l'emportent en nombre sur les bâtonnets ; mais, chose remarquable, chez les oiseaux nocturnes, les cônes diminuent au contraire. En même temps, on trouve des variations analogues dans la distribution des *boules graisseuses colorées* de Max Schultze : les rouges tendent à dominer chez les nocturnes, les jaunes, au contraire, chez les diurnes.

Chez les oiseaux, comme chez les mammifères, plus l'animal se distingue par ses habitudes nocturnes, plus les segments externes des cônes et des bâtonnets sont

longs, plus ils se décomposent en nombreuses lamelles ou plaques discoïdes.

Cependant ces faits sont contredits par Krause, qui aurait trouvé, en 1868, les cônes aussi évidents chez le hibou que chez d'autres oiseaux; ils seraient même aussi nombreux : 11260 par millimètre carré de rétine chez le faucon; 11900 chez le hibou; « seulement, dit Krause, il est plus difficile de trouver les cônes chez les oiseaux nocturnes que chez les diurnes; voilà pourquoi ils ont échappé aux recherches d'une méthode insuffisante de M. Schultze » (1).

La couche des cônes et des bâtonnets ne possède-t-elle que ces éléments? La membrane de Jacob ne renferme-t-elle rien qui continue les *fibres de charpente*? La plupart des histologistes s'accordent pour répondre par la négative et admettent que la membrane limitante externe représente la dernière expression de l'appareil de soutènement interposé, dans tout le reste de la rétine, aux éléments nerveux ou de sensation. — Il n'en serait pas ainsi d'après Max Schultze, et l'on trouverait encore, vers la partie interne de la membrane de Jacob, des fibrilles interposées aux segments internes des cônes et des bâtonnets, et jouant à leur égard le rôle d'appareil de soutien.

Voici quelle est, d'après cet auteur, la disposition de ces éléments : vers la base des cônes et des bâtonnets, on voit partir, de la surface externe de la membrane limitante externe, une série de petits filaments qui entourent ces bases et remontent à peine jusqu'au niveau de la partie moyenne du segment interne des cônes et des bâtonnets. Schultze compare ces fibrilles ainsi disposées à de petites *corbeilles* (*faserkörbe*) destinées à loger les segments internes,

(1) Krause, in Journ. de Ch. Robin, 1869, p. 630.

d'après ses figures et ses descriptions, nous les comparons plutôt à une *corolle* de fleur radiée, formée de fleurons excessivement fins. Schultze (1) lui-même ne peut se prononcer sur leur nature; quelques caractères de fragilité, de varicosité peu évidente lui font se demander si ce ne seraient pas là des éléments nerveux; cependant « ces fines fibres se laissent difficilement poursuivre en arrière dans la couche granuleuse externe, à travers la membrane limitante externe, mais j'ai pu constater avec certitude qu'elles se mettent en connexion avec le tissu interposé entre les fibres de cône et de bâtonnet. Comme ce tissu est incontestablement du tissu conjonctif, il en résulte que les fibrilles en question sont un prolongement de la substance conjonctive également finement fibrillaire ou striée de la couche granuleuse externe; elles constituent des corbeilles (*stützende faserkörbe*) pour la base des cônes et des bâtonnets. Mais leur destinée ultérieure, une fois qu'elles se sont accolées à la surface extérieure des cônes, chez l'homme, est rendue douteuse par une nouvelle complication de la partie interne du corps des cônes. En effet, d'après mes recherches, on y trouve une masse épaisse de très fines fibrilles (2) qui s'étendent de la surface à toute la profondeur du cône, si bien qu'il est impossible de distinguer les fibres superficielles des profondes. Les fibrilles internes, chose remarquable, n'arrivent pas jusqu'au niveau de la limitante interne, mais s'arrêtent brusquement un peu au-dessus de cette membrane..... » (3).

X. *Couche de pigment.*

La *couche pigmentaire* de la face interne de la choroïde doit être rattachée à l'étude de la rétine au point de vue

(1) In Stricker, p. 1002, 1003.

(2) Voy. plus haut, p. 36 : *striation* dite *fibrillaire*.

(3) In Stricker, p. 1004.

physiologique, comme Rouget (1) l'avait déjà indiqué. Nous verrons de plus que l'embryologie nous force à établir définitivement ce rapprochement au point de vue anatomique (2). Nous n'insisterons cependant que sur l'étude de la partie la plus interne, et surtout sur les prolongements de cette couche pigmentaire, regardant, avec tous les classiques, la description générale du pigment comme faisant partie de l'anatomie de la choroïde.

La face chorôidienne des cellules pigmentaires est peu chargée de pigment : on trouve en ce point le noyau de la cellule, et, chez la grenouille, des granulations graisseuses colorées en jaune intense. La partie interne ou rétinienne de ces cellules est au contraire très-riche en pigment, et présente de petites fossettes qui reçoivent les extrémités des cônes et des bâtonnets. Mais ce que cette face des cellules pigmentaires présente de plus remarquable, c'est qu'elle est chargée de petits prolongements très-déliçats qui pénètrent entre les segments externes des cônes et des bâtonnets. M. Schultze a étudié avec grand soin cette disposition, très-visible chez les vertébrés inférieurs (H. Müller) et qu'il a de plus montrée chez les mammifères : « ces prolongements forment aux cônes et bâtonnets de véritables gaines pigmentées : d'aspect vaginiforme (Scheidenartig), ces prolongements se terminent à leur extrémité libre, ou interne, en une infinité de fines fibrilles qui souvent sont tout à fait incolores, et ressemblent à une forêt de cils vibratiles. Chez l'homme, ils arrivent au moins jusqu'à la limite qui sépare le segment externe de l'interne. Chez quelques animaux ils arrivent jusqu'à la limitante externe. Ils embrassent étroitement les cônes et les bâtonnets, mais bientôt après la mort ils se fondent. Cependant, si l'on durcit la rétine toute fraîche dans de l'acide hyperosmique, les segments externes des cônes et bâtonnets, même

(1) In *Archives* de Brown-Séguard, 1861 et 1862.

(2) Koelliker, *Entwicklungsgesch.*, p. 284, 1861

chez l'homme, restent emprisonnés si étroitement dans les cellules pigmentaires, que plutôt que de s'en détacher, ils se brisent à leur jonction avec le segment interne, ou même dans l'épaisseur de leur propre substance » (1).

L'intensité de la pigmentation de ces gaines est variable selon les régions et selon les sujets : elle présente son maximum au niveau de la tache jaune ; elle est partout très-intense chez le nègre ; elle est très-peu prononcée chez les blonds, nulle chez les albinos ; nulle aussi, cela va sans dire, dans les points des yeux des mammifères qui présentent ce qu'on appelle le *tapis*. Mais dans tous ces cas, les cellules et leurs prolongements existent : seulement ces parties sont incolores.

Nous ne nous arrêterons pas ici sur la nature de ce pigment : Frisch (in Stricker, p. 1014) le dit composé de petits cristaux ellipsoïdes. Nous ne pouvons mieux faire que de renvoyer au récent mémoire de Ch. Robin, sur les *pigments* (2).

L'étude de ces gaines pigmentaires à l'état pathologique est très-intéressante, et confirme les données précédentes. Contentons-nous de dire ici que dans la rétinite pigmentaire on voit le pigment disparaître par places, tandis qu'il se multiplie outre mesure en d'autres points : dans ces dernières places, les bâtonnets et les cônes s'atrophient, disparaissent ; le pigment infiltre irrégulièrement tout le tissu de la rétine, et pénètre jusque dans les gaines péri-vasculaires des vaisseaux.

(1) In Stricker, p. 1013 et 1014.

(2) Ch. Robin. Sur les colorations noires hématiques et mélaniques (in Journ. de l'anat. et de la physiol., janvier 1872).

Résumé général. — Texture de la rétine.

Après avoir étudié les éléments qui composent chaque couche et les connexions de ces couches entre elles, il nous sera facile d'indiquer, dans une sorte de schéma général, l'idée que l'on peut se faire de la *texture* de la membrane rétinienne.

La *rétine* est composée de deux sortes d'éléments : 1^o des éléments *essentiels*, nerveux, ou en connexion directe avec le système nerveux, ou servant à l'adaptation des extrémités nerveuses quelles qu'elles soient ; 2^o des *éléments de soutien*, de charpente, représentés par une substance amorphe, par des fibres lamineuses, ou, pour employer l'expression même des histologistes allemands auxquels nous devons la plus grande partie de nos connaissances sur ce sujet, par des *éléments de tissu conjonctif*. C'est par l'étude de ces derniers éléments que nous allons commencer.

A. *Charpente conjonctive de la rétine (Radial fasern)*. — Nous connaissons déjà cette charpente au niveau de chaque couche. Si nous la considérons d'une manière générale, la première question qui se présente est celle de sa *nature*. Malheureusement les anatomistes sont loin d'être d'accord sur ce sujet. On la compare généralement à la *névroglie* des centres nerveux (1) ; cette comparaison est juste, surtout au niveau des *couches granuleuses* interne et externe ; mais la nature de la névroglie elle-même est loin d'être complètement élucidée aujourd'hui. Si dans les centres nerveux tout tend à la faire considérer comme une subs-

(1) L'anatomie pathologique confirme en maintes circonstances (voy. p. 59) l'analogie de nature entre la rétine et les centres nerveux. Pour ne citer qu'un fait, l'existence des *corps amyloïdes*, si fréquente sous l'épendyme cérébral et médullaire des vieux sujets, vient d'être constatée parallèlement chez les mêmes sujets dans l'épaisseur de la rétine, par M. le Dr H. Liouville (communication orale).

tance nerveuse diffuse, à la constitution de laquelle les prolongements de protoplasma de Deiters prendraient une grande part, cette manière de voir semblerait précisément être confirmée par l'importance que les recherches de Schultze attribuent aux cylindre-axes dans la constitution des couches granulees.

Les histologistes allemands ont une grande tendance à voir dans la névroglie un *réseau de fibres connectives*; dans la moelle épinière, ils n'hésitent pas à poursuivre des fibrilles rayonnant de la face externe de l'épendyme jusqu'à la face interne de la pie-mère; nous n'avons pas à discuter ici ce que cette opinion a de réel. Dans la rétine cette disposition est évidente. Mais hâtons-nous de dire que si certaines couches de cette membrane peuvent être identifiées à la partie grise des centres nerveux, elle ne peut l'être en totalité.

Quoiqu'il en soit, les deux membranes limitantes de la rétine (interne et externe) sont unies entre elles par des fibres radiées de soutien, auxquelles on attribue plus généralement le nom de *fibrilles de Müller* (voy. pag. 6), fibres qui s'anastomosent entre elles par un réseau plus ou moins fin, perdu dans une substance amorphe. Ces éléments se distinguent des éléments nerveux par une plus grande résistance aux réactifs (1) ainsi qu'à la décomposition spontanée; on peut ainsi les retrouver, alors que tous les éléments nerveux ont disparu. On remarque alors l'apparence rugueuse et irrégulière de ces fibres contrastant avec l'aspect lisse des fibrilles nerveuses étudiées sur d'autres préparations. On voit alors, ce qui du reste

(1) Cependant l'aspect spongieux et finement poreux que présente la masse de ces fibres dans certaines régions, et particulièrement au niveau des deux couches dites finement granulees, a été considéré comme le résultat d'un artifice de préparation dû à la coagulation provoquée par l'acide chromique. Mais on peut se convaincre, sur des pièces fraîches, que cette masse spongieuse préexiste (voy. H. Frey, *Histologie*. Trad. franç. de P. Spillmann, p. 748).

ne fait que résumer nos études précédentes, que les fibres radiées de soutènement s'élèvent, pour employer la comparaison de Schultze, comme des arbres avec leurs racines, à partir de la limitante interne, et montent jusqu'à la limitante externe; cependant elles finissent déjà en partie dans le réseau de la couche granuleuse externe.

D'une manière générale, on peut dire, avec Wecker, que la nature des éléments nerveux de la rétine détermine la forme des éléments connectifs qui y sont associés; que dans les points où il existe des éléments nerveux globuleux, le tissu cellulaire affecte la forme de cavités; que là où la substance nerveuse forme des fibres, le tissu cellulaire constitue des réseaux.

Dans leur trajet, ces fibres sont plantées en rangées méridiennes et forment comme des feuillets dans l'intervalle desquels sont les parties nerveuses de la rétine; dans la couche nerveuse, ces feuillets s'avoisinent tellement que dans l'intervalle de deux d'entre eux il reste tout juste l'espace suffisant pour loger une cellule ganglionnaire. Manz, qui avait d'abord nié complètement (1860) la présence de cellules ganglionnaires dans la rétine de la grenouille, les a depuis reconnues et a précisé leurs rapports ainsi que ceux de leurs prolongements avec les fibres de soutien. Il les a trouvées multipolaires avec 2 à 6 prolongements, dont les externes, plus nombreux, s'étendent le long d'une fibre rayonnée pour traverser avec elle la couche granulée interne. Les fibres rayonnées servent donc pour ainsi dire de *véritable guide* aux cylindre-axes.

Nous avons déjà indiqué les noyaux qui paraissent appartenir à ces fibres, ou tout au moins à la trame de la rétine; ils sont surtout évidents dans la couche granuleuse interne; d'après Schultze, ils seraient toujours en rapport avec les fibres radiées et, pour chaque fibre, on n'en trouverait jamais plus d'un, situé d'ordinaire sur la limite de cette couche granuleuse (myélocytes de Ch. Robin). Nous

avons déjà exprimé les doutes des histologistes sur les rapports plus ou moins intimes de ces noyaux avec les fibres radiées. « Les noyaux s'y fixent presque toujours sur le côté de la fibre, couchés, comme logés dans le diverticulum de celle-ci, sans qu'on puisse indiquer plus distinctement la manière dont a lieu leur union » (1).

B. *Éléments nerveux.* — Nos études précédentes nous permettent de résumer très-rapidement les connexions des éléments nerveux dont l'ensemble constitue *la fibre rétinienne* proprement dite ou sensitive ; on tend aujourd'hui à admettre que les cylindre-axes du nerf optique, après avoir pris part dans une étendue plus ou moins considérable à la constitution de la couche nerveuse (couche n° 2), se réfléchissent perpendiculairement à leur trajet primitif pour prendre une direction radiée. Ils se mettent alors en connexion avec les cellules nerveuses. De celles-ci partent des prolongements qui forment un réseau presque inextricable au niveau de la couche granulée interne, puis se dégagent, pour traverser, dans une direction de nouveau radiée et avec un trajet très-net, la couche granuleuse interne, en présentant sur leur trajet un renflement nucléé bipolaire. Arrivés à la membrane granulée externe, ils y sont de nouveau soumis à une intrication tout aussi com-

Explication de la-figure 1 et 2. (Figures empruntées à Schultze ; in Stricker.)

- Fig. 1. — *Schema de la substance connective ou de soutien de la rétine* (fibres de Müller : 1, membr. limitante interne ; 3, la substance de soutien au niveau de la couche des cellules nerveuses ; 4, au niveau de la couche granulée interne ; 5, au niveau de la couche granuleuse interne ; 6, au niveau de la couche granulée externe ; 7, au niveau de la couche granuleuse externe ; 8, membr. limitante externe. (Au delà on voit les fibrilles décrites par Schultze, et entourant le segment interne des cônes : Voy. pag. 46).
- Fig. 2. — *Schema des éléments nerveux de la rétine* : 2, couche des fibres du nerf optique ; 3, couche des cellules nerveuses ; 4, couches granulée interne ; 5, couche granuleuse interne ; 6, couche granulée externe ou intermédiaire ; 7, couche granuleuse externe ; 9, couche des cônes et des bâtonnets.

(1) M. Schultze, in Journ. de Ch. Robin, 1868 ; loc. cit. p. 127.

Fig: 1

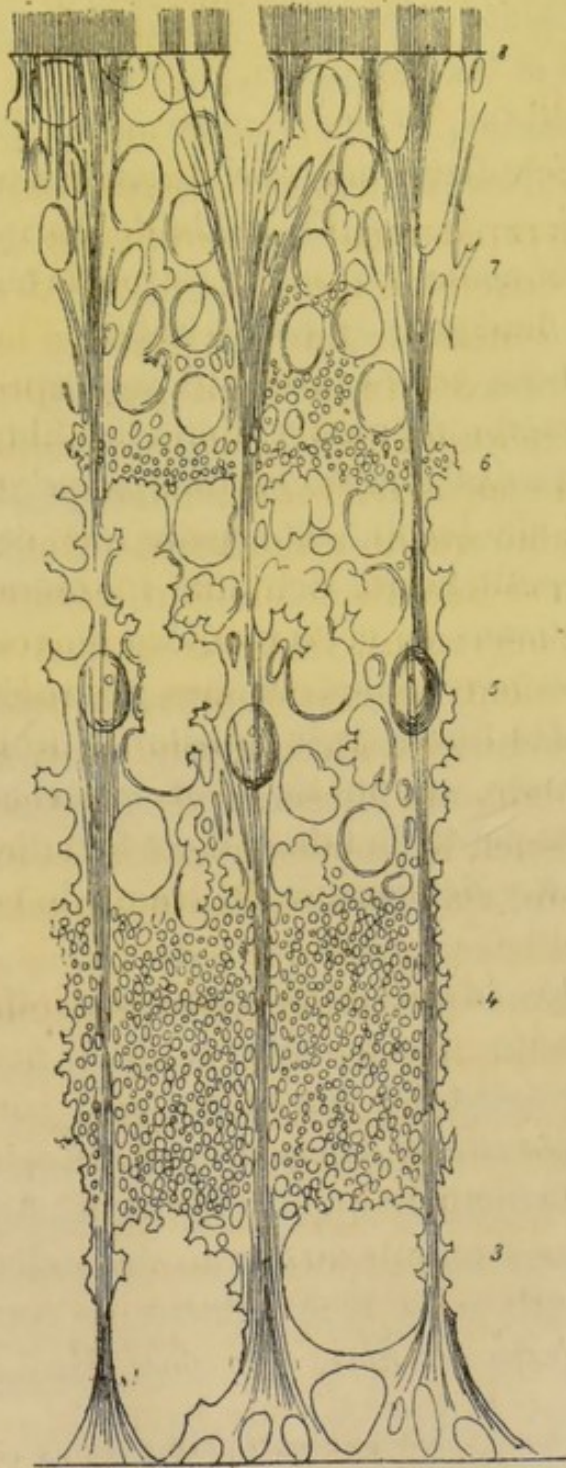
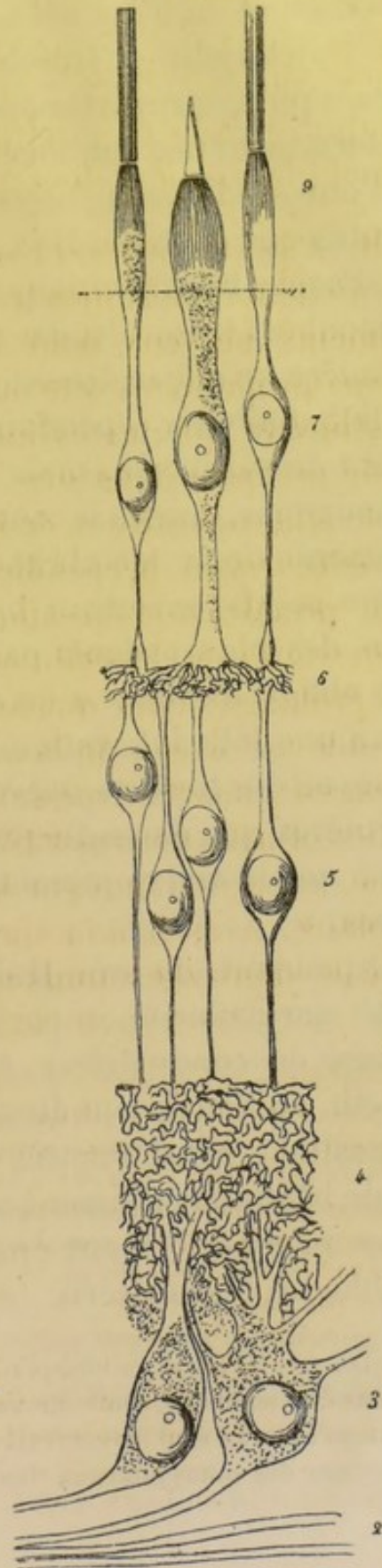


Fig: 2



pliquée, mais de moindre durée que dans la couche granulée interne, puis ils se dégagent, sous le nom de fibres de cônes et de bâtonnets, pour traverser de nouveau dans un trajet radié et très-distinct la couche granuleuse externe; puis, après avoir présenté un renflement bipolaire (1) se terminent par les cônes et les bâtonnets.]

Pour étudier ces dispositions, et les rendre aussi évidentes que possible, Max Schultze s'est servi de préférence de l'acide hyperosmique ($\frac{1}{1000}$ à $\frac{1}{100}$). Ce mode de durcissement est très-utile, car cet acide agit sur la rétine de telle manière qu'elle se dissocie dans ses segments radiés.

Il faut ajouter cependant que cette continuité, non-seulement de substance, mais même de nature, dans les fibres rétiniennes, depuis la couche des fibres nerveuses jusqu'aux éléments de la membrane de Jacob, est encore sur certains points purement hypothétique. Schultze lui-même, l'un des plus ardents partisans de cette manière de voir, est obligé d'avouer « qu'au niveau des couches granulées il y a une telle intrication des fibres de la substance unissante et des fibrilles nerveuses, qu'on ne peut isoler ces dernières que dans une très-petite étendue. Il est fort douteux qu'on arrive jamais à y déterminer le trajet de ces fibres. »

Cependant, d'après Hulke, la rétine du caméléon offre cette particularité importante que les fibres, dites nerveuses ou conductrices, croisent les fibres de tissu conjonctif, au lieu de leur être parallèles. On peut, grâce à cette disposition, constater très-facilement que les fibres de cône ou de bâtonnets unissent ces éléments aux granules externes; qu'elles forment ensuite à la face interne de cette couche un réseau serré (*plexus des fibres des cônes*, Hulke;

(1) D'après H. Frey, on observait quelquefois plusieurs grains réunis par un seul filament; de même on verrait aussi deux bâtonnets ne communiquant qu'avec un seul filament (H. Frey, op. cit., p. 751). Cela doit peut-être s'entendre des cônes jumeaux dont nous avons parlé, p. 43.

couche granulée des auteurs); que de là elles traversent la couche granuleuse interne pour entrer en connexion avec les cellules nerveuses. *Elles constituent ainsi le lien anatomique entre les cônes ou bâtonnets et les fibres du nerf optique.*

Krause, cependant, élève les doutes les plus sérieux sur cette continuité. D'après lui, les cellules ganglionnaires sont le seul élément de la rétine dont les *connexions anatomiques* avec les fibres optiques aient été suffisamment démontrées. Pour résoudre cette question, il s'est adressé à l'expérimentation, aux vivisections : ayant pratiqué la section du nerf optique chez le lapin, il remarqua que, tandis que les fibres nerveuses (couche n° 2) subissent une dégénérescence graisseuse, toutes les autres parties de la rétine restent normales ; il en conclut que ces dernières parties n'ont aucune connexion avec les fibres optiques et qu'elles ne peuvent être considérées comme nerveuses. Manz (1), arrive à ces mêmes conclusions en s'appuyant sur des faits tirés de l'anatomie d'un anencéphale ; mais Schultze fait remarquer que ces expériences démontrent simplement une certaine indépendance dans la vie des éléments les plus externes. On observe des faits d'indépendance analogue entre des faisceaux nerveux des organes centraux, dont les connexions sont incontestables, et établies au moyen de cellules nerveuses. Les cellules ganglionnaires de la rétine ne pourraient-elles pas empêcher la dégénérescence dans les parties externes de la rétine ? Il est facile, répond Krause à son tour, de réfuter cette objection, *vu que les cellules ganglionnaires dégénèrent également.* Elles n'ont pas la faculté de se protéger elles-mêmes contre la dégénérescence graisseuse, comment pourraient-elles protéger les couches suivantes ?

Krause arrive par suite à des conclusions anatomiques qui sont comme une transition à l'étude physiologique de

(1) Arch. de Virchow, 1851.

la rétine. Il distingue trois sortes d'organes dans la rétine :

1° Un appareil catoptro-dioptrique, représenté par : les cellules pigmentaires, le tapis (chez certains animaux), les cônes et les bâtonnets avec leurs gouttelettes huileuses et leurs lentilles ellipsoïdes ; il y joint les grains de cônes et de bâtonnets.

2° Une partie connective servant de point d'appui aux autres éléments, et comprenant la membrane limitante externe, les fibres de cônes et de bâtonnets, les fibres rayonnées et la membrane limitante interne.

3° Les éléments nerveux, c'est-à-dire les fibres optiques, les cellules ganglionnaires avec leurs prolongements, « probablement aussi une partie des granulations internes. *Les terminaisons du nerf optique ne sont pas encore connues à l'heure où nous écrivons ; elles siègent probablement dans la couche granuleuse interne.* »

L'étude des yeux à facettes des invertébrés (crustacés et insectes), nous présente comme un schéma de la fibre rétinienne proprement dite ; seulement, tandis que la surface libre des cônes et des bâtonnets est tournée en arrière chez les vertébrés ; chez les invertébrés, au contraire, les organes analogues aux bâtonnets ont leurs surfaces terminales dirigées vers l'extérieur. En avant, au-dessous de ces bâtonnets munis de lentilles cristalliniennes (opticus-ellipsoïde de Krause), on trouve des couches de cellules grosses et petites, de noyaux, de masses ponctuées et fibrillaires. Cette stratification est surtout visible dans l'œil de l'écrevisse (voy. fig. 136, *Histologie de Leydig*, trad. franç., 1866, p. 288) ; dans l'œil de l'araignée, on trouve même une couche de cellules ganglionnaires bipolaires, puis enfin les fibrilles du nerf optique. — F. Boll, qui a récemment repris cette étude (Cp. cit., *Centrabl.*, 1872), a nettement montré que, chez les écrevisses, on voit facilement aboutir à la partie postérieure de la pyramide cristallinienne ou

bâtonnet, des fibrilles nerveuses, peu nombreuses, qu'on ne peut regarder comme une rétine. Il en conclut qu'on ne peut considérer les yeux composés des insectes comme une agglomération d'yeux simples. La cornée et la pyramide cristallinienne des yeux des insectes ne peuvent être regardées comme analogues à la cornée et au corps vitré des vertébrés ; mais, ainsi que Brucke l'avait déjà indiqué depuis longtemps, il faut chercher leurs analogues dans la couche des bâtonnets (1).

Ces considérations nous amènent directement à l'étude des fonctions de la rétine ; mais nous devons auparavant étudier la *vascularisation* de cette membrane, les points où elle présente une structure particulière (*papille, tache jaune, ora serrata*), et enfin son embryologie.

Vaisseaux de la rétine.

Les *artères* de la rétine proviennent principalement de l'artère centrale ; au niveau de la *papille* ou plutôt de la *cupule* (voy. plus loin, p. 61) du nerf optique, cette artère se divise en deux branches principales, l'une supérieure, l'autre inférieure, qui bientôt se dirigent en dehors pour former une vaste ellipse autour de la *tache jaune*. Elles se divisent dans ce trajet et fournissent des ramuscules qui se répandent dans tous les sens : cet aspect est bien connu des ophthalmologistes. Ces rameaux s'étendent jusqu'à la région de l'*ora serrata*. Ils n'arrivent pas jusqu'au centre de la tache jaune, mais disparaissent insensiblement à une certaine distance d'elle.

Chez le lapin, la rétine ne possède de vaisseaux que dans

(1) Voyez du reste Rouget, in Journ. de Br.-Séguard, 1860.

cette partie assez limitée où se trouvent en même temps des fibres nerveuses à double contour (c'est-à-dire pourvues de myéline, voyez ci-dessus, p. 17, et la fig. 28 de Follin). — Les oiseaux, les reptiles, les amphibiens ne possèdent pas de vaisseaux dans la rétine (Hyrtl).

Une question importante est celle des anastomoses de ces artères; on avait prétendu que les vaisseaux rétiniens et choroïdiens s'anastomosaient au niveau de l'*ora serrata*. Quels qu'aient été les résultats, comme circulation collatérale, des ligatures du nerf optique chez les animaux, les fines injections de Th. Leber (1) paraissent avoir prouvé qu'il n'y a pas chez l'homme d'anastomose entre les vaisseaux rétiniens et choroïdiens dans cette région. Mais, au contraire, vers l'entrée du nerf optique, d'après le même auteur, il y aurait de nombreuses anastomoses entre les vaisseaux rétiniens d'une part, et d'autre part les vaisseaux de la choroïde et de la gaine du nerf optique (2); ces derniers se rendraient plus spécialement vers la région de la *tache jaune* (3). La structure de ces vaisseaux serait remarquable, d'après Gimbert (4), par la présence de fibres musculaires longitudinales dans leur tunique moyenne. Signalons enfin, autour des artérioles, la présence de la *gaine lymphatique* découverte par Ch. Robin autour des artérioles céré-

(1) In Journ. de Robin, 1866. Voy. aussi : Rosow ; Comptes rendus de l'Académie des sciences, t. XLIX, fasc. 1. p. 431 et t. L, fasc. 2 ; p. 369.

(2) Deux branches des artères ciliaires courtes atteignent la sclérotique, tout près de l'entrée du nerf optique. Au lieu de perforer simplement cette membrane, elles suivent dans son épaisseur un trajet circulaire. Les rameaux de ce circuit entrent d'une part dans la choroïde, d'autre part ils se dirigent vers le centre pour entrer dans le nerf optique. Les derniers rameaux se perdent dans le réseau capillaire (extrêmement riche) du nerf optique, et s'anastomosent avec les rameaux de l'artère centrale de la rétine (Leber, loc. cit., p. 545).

(3) X. Galezowski. Traité des maladies des yeux, 1872.

(4) Gimbert. De la structure et de la texture des artères. Thèse de Paris, 1865, et Journ. de Robin, 1866.

brales (1). Du reste, d'après Schultze, la membrane externe de ces vaisseaux affecte avec le tissu connectif les mêmes rapports que ceux décrits par His et Kœlliker, dans les ganglions lymphatiques, avec le tissu cytogène des Allemands (2).

Les *veines* ne présentent rien de particulier; elles naissent quelquefois d'une *vénule circulaire* antérieure (Hyrtl), qui n'est représentée le plus souvent que par des tronçons épars. A chaque branche artérielle correspondent deux vénules. Il arrive donc, vers la papille du nerf optique, quatre vénules principales qui s'engagent dans l'intérieur du nerf optique et se fusionnent en deux en parcourant son axe. Pour les veines, la seule communication entre les veines de la choroïde et celles du nerf optique et de la rétine, se fait par de petits rameaux qui sortent du bord de la choroïde pour entrer directement dans la substance du nerf optique. (Leber, *loc. cit.*, p. 545.)

A part la *gaine périvasculaire* de Ch. Robin, on ne connaît pas d'origines lymphatiques dans la rétine. On n'y connaît pas non plus de nerfs. L'existence des filets nerveux provenant de la cinquième paire que Tiedemann et Langenbeck avaient indiqués comme accompagnant l'artère centrale, et venant se ramifier dans la rétine (nerfs de sensibilité générale), est aujourd'hui controuvée (Sappey) (3).

(1) C'est donc là un nouveau point de ressemblance entre la rétine et les centres nerveux proprement dits. L'anatomie pathologique est venue compléter encore ces analogies. Les anévrysmes miliaires, dont le siège d'élection est en quelque sorte dans la pulpe cérébrale, se rencontrent ainsi sur les artérioles rétiniennes, ainsi que notre excellent ami M. H. Liouville l'a signalé pour la première fois (voy. Comptes-rendus de l'Académie des sciences, 7 mars 1870. — *Note sur la coexistence d'altérations anévrysmale dans la rétine avec des anévrysmes des petites artères dans l'encéphale*).

(2) His. in Zeitschrift für wissenschaft Zoologie, 1865, XV, p. 140.

(3) Au risque de multiplier les citations empruntées à l'intéressante monographie de Langenbeck, nous ne pouvons nous empêcher de rapporter les quelques lignes dans lesquelles il décrit ces ramuscules nerveux. On y verra que les preuves sur lesquelles il s'appuie pour démontrer l'existence

Il en est de même des filets nerveux mentionnés par Huschke, et que les nerfs ciliaires fourniraient à la rétine par les branches qui cheminent dans la choroïde (1).

Les artères de la rétine sont intéressantes à étudier, surtout au point de vue de leur situation. Nous verrons que la solution de cette question est d'une haute importance pour l'explication de certains faits physiologiques. Il est aujourd'hui démontré, grâce aux recherches de Max Schultze et de Th. Leber, que les plus gros vaisseaux prennent leur cours dans la couche des fibres nerveuses de la rétine; les rameaux plus fins se trouvent surtout dans la couche des cellules ganglionnaires et aussi jusque dans la couche granulée interne. Le réseau capillaire pénètre plus profondément encore, mais ne pénètre jamais jusqu'à la couche granulée externe; il n'y a donc de vaisseaux ni dans la couche granuleuse externe, ni dans la membrane de Jacob.

PAPILLE DU NERF OPTIQUE.

Nous n'insisterons pas sur l'étude de ce *lieu d'épanouissement* du nerf optique; en ce point la rétine n'existe réellement pas; c'est là qu'elle commence. Mais les considérations physiologiques dans lesquelles nous devons entrer nous obligent à indiquer les principales dispositions de la papille.

de ces nerfs sont loin de présenter les caractères d'exactitude que l'on exigerait aujourd'hui : on dirait que Langenbeck n'a été porté à cette assertion que par un touchant hommage de piété filiale. Op. cit., p. 91 : « *Duo* extant in museo anatomico patrum dilectissimi capita humana, partem cephalicam nervi sympathici maximi, *nitissima sane dissectione* ab ipso erutam exhibitia; in utroque autem nervulum vides, ganglii ciliaris progeniem, per medium nervum opticum una cum arteriola centrali ad retinam decurrem. »

(1) Voy. Courvoisier. Beobachtung über den sympathischen Graenzstrang Arch. für Mikroskop. Anat., 1866).

Nous conservons le nom de *papille* parce qu'il est généralement employé, surtout par les ophthalmologistes; mais en réalité, comme l'a fait remarquer Sappey, le point d'irradiation des fibres du nerf optique est légèrement déprimé en forme de cratère, et porterait mieux le nom de *cupule*.

La papille du nerf optique n'est pas située au centre de l'hémisphère postérieur du globe oculaire (voy. p. 12). Elle est à 3 millimètres en dedans et à 2 millimètres au-dessous (Sappey). Elle mesure, chez l'adulte 1^{mm},5 à 1^{mm},8; chez le nouveau né elle n'a guère que 1 millimètre d'étendue (1); elle est arrondie ou légèrement ovale.

La papille est formée par le nerf optique, qui traverse la sclérotique, puis la choroïde et s'épanouit; en traversant la sclérotique, les filaments du nerf se tamisent en quelque sorte à travers les pertuis d'un trou criblé, qui n'est en somme que la tranche terminale du névrilème ou gaine profonde. C'est assez dire qu'à ce niveau les fibres nerveuses se dépouillent de leurs gaines fibreuses. Immédiatement en avant de la lame criblée, au moment où elles se réfléchissent de toutes parts sous un angle droit, pour courir dans le plan de la rétine, elles perdent également leur contour froncé, c'est-à-dire qu'elles se dépouillent de leur enveloppe médullaire (2); nous avons déjà vu (p. 17) que, cependant, la myéline peut encore se présenter pendant une certaine durée du trajet rétinien proprement dit, soit d'une manière régulière, soit par places diversement distribuées. Le bord de la papille, par suite de la réflexion subite des fibres qui se superposent en ce point, se dessine tantôt par un relief taillé à pic, tantôt par un anneau mince qui s'épaissit graduellement sous un angle aigu

(1) Wecker, *Traité des maladies des yeux*, 1868, t. II, p. 42.

(2) Aussi la papille se traduit-elle à l'ophthalmoscope par une teinte plus claire que le reste de la surface, ce qui est dû à ce qu'en ce point la lame criblée, plus ou moins mise à découvert, réfléchit plus vivement la lumière. (M. Perrin; *Traité d'ophthalmologie et d'Optométrie*, p. 243. — 1870.)

(Wecker). Par contre, le centre de la papille, centre de divergence, forme un petit enfoncement, duquel émergent d'ordinaire les vaisseaux sanguins (*porus opticus*). Mais on peut voir ces vaisseaux sortir par tout autre point de la papille (1). D'après Wecker, la fossette pourrait même être placée excentriquement sur des yeux parfaitement physiologiques.

On voit donc qu'au niveau de la papille toutes les couches de la rétine font défaut, et que cette membrane n'est représentée que par les fibres du nerf optique.

Tache jaune.

Le centre de la *tache jaune* (*macula flava*, *macula lutea centralis*) correspond très-exactement au diamètre antéro-postérieur de l'œil. Elle se présente sous la forme d'une tache ovale, à grand diamètre horizontal et d'une longueur de 2^{mm}. Le centre même de la tache jaune se déprime en *fossette* (*fossette centrale*, *favea centralis*; *foramen centrale Sæmmerringii*; *foramen cæcum*); les bords de la tache jaune sont au contraire très-légèrement relevés ou épaissis. Mais le pli que l'on a décrit à ce niveau (*pli central de Michaelis*), sur lequel reposerait la tache jaune, et qui en dehors de celle-ci se diviserait, selon quelques anatomistes, en plis radiés très-vagues (2), ce pli n'existe pas à l'état normal.

(1) Ils peuvent même émerger parfois en dehors de la papille. Zinn avait déjà dit : « Interdum tamen unum alterum ve ramulum (arteriæ centralis) ad exteriorem faciem retinæ, perforata medulla, emergentem vidi, qui brevi ad interiorem faciem iterum rediit. » — Brücke confirme cette donnée, ayant vu clairement un rameau artériel courir derrière la couche des fibres optiques. (Gros, de Moscou, in Desmarres, op. cit., 1854).

(2) L. Hirschfeld. Névrologie et organes des sens. 1853, p. 270.

Il est le résultat, sur les rétines altérées, d'un phénomène d'imbibition, qui se produit ici avec plus d'intensité, vu la plus grande délicatesse et l'extrême altérabilité des éléments en ce point. Aussi le centre de la tache jaune, où cette délicatesse est portée au plus haut degré, se déchire-t-il très-faiblement; de là une autre erreur qui a fait décrire comme normal un *foramen centrale* au fond de la fossette centrale (1).

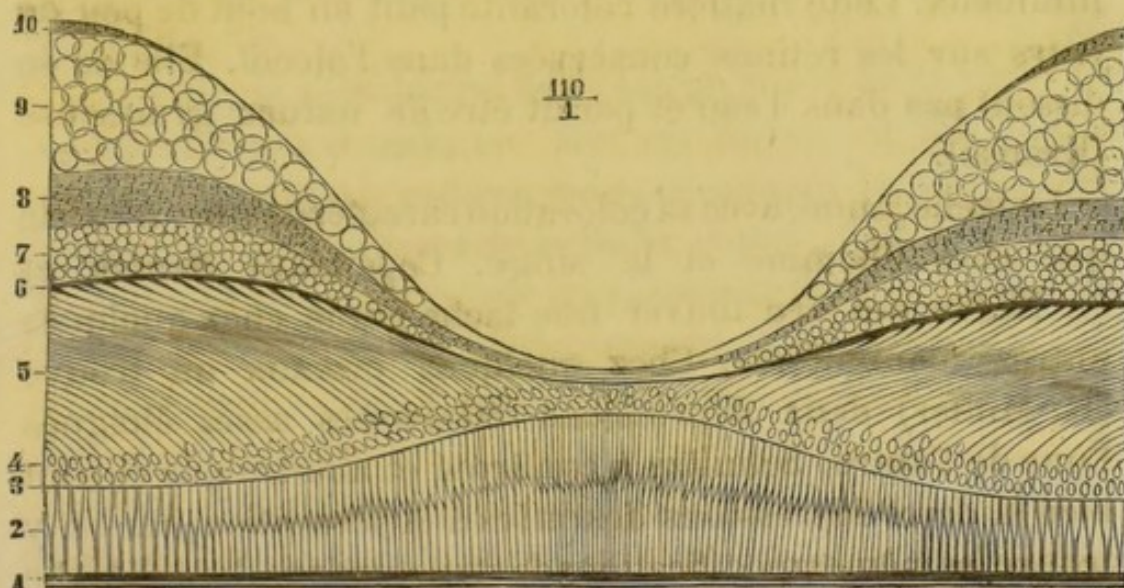


Fig. 3. Coupe de la fosse centrale, d'après Schultze.

1, couche de pigment ; 2, couche des cônes ; 3, membrane limitante externe ; 4, granulations des cônes, 5, fibres des cônes ; 6, couche intermédiaire ou granulée externe ; 7, couche granuleuse interne ; 8, couche moléculaire ; 9, couche ganglionnaire ; 10, couche de fibres du nerf optique.

A mesure que l'on examine la rétine de la périphérie vers le centre de la tache jaune, on voit sa structure subir des modifications considérables, et dans le nombre des couches qui la composent, et dans la disposition des éléments de celles-ci.

Le premier fait à signaler, c'est qu'à ce niveau on voit

(1) Déjà Langenbeck disait en 1836 : « Medullæ retinæ defectus hoc loco potius quam verum foramen reperitur. Quotquot oculos examini anatomico hunc in finem submiserim et, quam fieri potest, cautissime dissecuerim, nunquam tamen foramen, quod centrum maculæ luteæ occupet, me invenisse fateor. » (Op. cit., p. 11).

se déposer entre les éléments de toutes les couches (excepté dans la couche granuleuse externe et dans celle des cônes et bâtonnets) un pigment jaune d'autant plus intense, qu'on se rapproche davantage du centre de la fossette. Cette substance jaune ne se présente pas sous la forme de granules, mais comme une substance amorphe parfaitement hyaline, qui ne peut nuire à la transparence de cette région, mais seulement absorber certains rayons du spectre lumineux. Cette matière colorante pâlit au bout de peu de jours sur les rétines conservées dans l'alcool. Elle ne se dissout pas dans l'eau et paraît être de nature grasseuse (Krause).

La tache jaune, avec sa coloration caractéristique, n'existe que chez l'homme et le singe. Cependant Remak et H. Müller ont cru trouver une tache jaune chez quelques autres mammifères. Chez quelques oiseaux on trouve (H. Müller) deux dépressions rétinienne assez éloignées l'une de l'autre. Schultze a confirmé et montré que ce sont bien là deux dépressions destinées à la perception, car on y trouve les mêmes modifications de structure que dans la tache jaune. D'après Krause, l'une servirait à la vision monoculaire, l'autre à la vision binoculaire (?).

La tache jaune ne se développe pas avant la seconde année (Schultze) — D'après Hüsckke son pigment est plus clair chez les bruns que chez les blonds.

La membrane limitante interne présente sa plus grande minceur au niveau de la fossette centrale.

Nous avons déjà vu que la couche des fibres nerveuses ne prend aucune part à la constitution de la tache jaune (p. 16).

La couche des cellules nerveuses, d'abord très-épaisse, et composée d'éléments stratifiés, sur les bords de la tache, diminue graduellement, pour disparaître complètement au fond de la fossette, d'après les uns, pour y former d'après les autres une couche d'une minceur extrême.

Il en est de même des couches granulée interne, granuleuse interne, et granulée externe.

La couche granuleuse externe est d'abord plus épaisse qu'en tout autre point sur les bords de la tache jaune : au niveau de la fossette elle s'amincit, mais présente encore une épaisseur relativement considérable. En ce point elle offre, sur une coupe, l'aspect d'une lentille, biconcave; car elle se trouve déprimée en dedans par la dépression centrale et en dehors par la saillie de la membrane de Jacob (Voy. fig. 3).

En effet, la membrane de Jacob présente en ce point une épaisseur caractéristique; elle est fortement saillante en dedans. Les fibres radiées de soutènement font complètement défaut au niveau de la tache jaune.

Enfin nous avons vu que les vaisseaux arrivent jusqu'aux bords de cette tache et l'entourent sans y pénétrer (1). Niemetschek (1865) a décrit un réseau de capillaires très-fins dans la tache de la rétine de l'homme.

Nous voyons donc que cette tache, ou plutôt sa *dépression centrale*, nous offre essentiellement à étudier : la couche granuleuse externe et la couche des bâtonnets.

a. *Couche granuleuse externe.* — Les éléments qui composent ici cette couche sont les mêmes qu'ailleurs, mais la direction des fibres est très-différente, ainsi que Bergmann l'a montré le premier. En effet ces fibres (*fibres de cônes*), deviennent *obliques* vers les bords de la tache jaune, et, s'inclinant de plus en plus, tendent à devenir presque pa-

(1) Sur les bords de la tache jaune, là où les couches sont le plus épaisses elles mesurent, d'après Kœlliker :

Couche des cellules nerveuses.	60 à 80 μ .
Couche granulée externe	45
Couche granuleuse interne	60
Couche granulée externe	150
Couche granuleuse externe.	30
Couche des cônes	67 à 100

rallèles à la surface rétinienne vers le fond de la dépression centrale. Il en résulte que ces fibres sont disposées de façon que, si on les suit de dehors en dedans, on les voit rayonner en tous sens à partir du milieu de la dépression, pour se redresser graduellement vers la périphérie. Chez le caméléon la fosse centrale est relativement très étendue et le trajet oblique des fibres très-long et très-visible. Quelquefois elles décriraient un trajet onduleux, en forme de S, si toutefois cette apparence n'est pas le résultat d'une altération. L'*obliquité* des fibres de cette couche se conçoit facilement, si l'on se rappelle que les fibres nerveuses s'arrêtent à la partie périphérique de la tache jaune, et que par suite, pour aller se mettre en connexion avec elles, les éléments fibrillaires, partis du centre de la dépression, doivent s'incliner et s'irradier vers cette périphérie. Nouvelle preuve de la *continuité de la fibre rétinienne* depuis la couche des cylindre-axes optiques jusqu'aux cônes et bâtonnets.

b. *Couche de cônes*. Dans la membrane de Jacob les bâtonnets disparaissent complètement : on ne trouve plus que des *cones* ; ces cônes deviennent de plus en plus longs à mesure qu'on les considère dans des points plus rapprochés du centre de la fossette (jusqu'à 100 μ de longueur), de sorte qu'à ce niveau la membrane de Jacob est saillante en dedans. En même temps que la longueur des cônes augmente, leur épaisseur diminue : les plus minces ont à leur base un diamètre de 3 μ et occupent par leur ensemble une étendue de 200 μ ce qui est à peu près le diamètre de la fosse centrale : il y a en tout 50 à 60 cônes de ce genre en ce point. La pointe libre de leur segment externe ne mesure que 1 μ et même moins (Schultze) ; ces pointes sont engagées dans les *gaines pigmentaires* plus foncées ici que partout ailleurs (voy. p. 48). Leur extrémité interne se continue avec les *grains de cône* de la couche granuleuse externe, mais ici cette continuité ne se fait pas, comme

dans les autres régions, d'une manière directe ; il y a plus qu'un *simple rétrécissement* entre le cône et son grain, il y a une *véritable fibre*, comme entre le bâtonnet et son grain, dans les autres régions. On voit en somme que les cônes, au niveau de la fosse centrale, se rapprochent, par leur forme extérieure, des bâtonnets ; et nous avons vu en effet qu'on peut considérer les cônes et les bâtonnets comme de simples modifications d'un élément typique (*Voyez: embryologie*).

○ Au niveau de l'espace central de 200 μ dont nous venons de parler, et où se trouvent les cônes les plus longs et les plus étroits, ceux-ci sont rangés d'une manière régulière et élégante, que Schulze a bien décrite. Vus par leur face externe, ces cônes, par leur ensemble, décrivent des courbes rayonnées, à partir du centre de la fosse, d'où résulte « une sorte de dessin guilloché, comme ceux que l'on trouve sur la face postérieure de la boîte de certaines montres. » (M. Schultze).

○ La *macula lutea* du singe est identique à celle de l'homme non-seulement pour la coloration, mais encore pour la forme, la nature, et la disposition des éléments. D'après Ritter, la rétine du rat possède une tache d'une couleur rougeâtre ; Albers (cité par Krause) a vu chez la tortue géante une fosse centrale ayant le bord jaune.

Ora serrata, et partie ciliaire de la rétine.

Au point de vue de ses éléments essentiels, comme au point de vue physiologique, la rétine se termine au niveau de l'*ora serrata*, c'est-à-dire au niveau de la ligne festonnée qui sépare la choroïde en deux parties, l'une postérieure, ou *choroïde proprement dite*, l'autre antérieure, ou *zone cho-*

roïdienne. A ce niveau la rétine présente elle-même un bord festonné qui correspond exactement au bord festonné de la zone choroïdienne en dehors et de la zone de Zinn en dedans (Sappey). Mais la rétine ne présente pas en ce point un bord libre; elle se continue, entre les deux membranes précédentes, jusqu'au bord externe de la face postérieure de l'iris (Kœlliker), en formant une mince couche grise (40 à 50 μ d'épaisseur) qui adhère très-intimement à la zone de Zinn et aux procès ciliaires (*partie ciliaire de la rétine; procès de la rétine*). Zinn le premier (1754) a bien montré que la lame mince étendue de l'extrémité antérieure de la rétine vers la région du cristallin et de l'iris constitue réellement une lame à part, essentiellement différente de celle que forme le nerf optique par son épanouissement.

Aussi ne nous arrêterions-nous pas sur l'examen de cette partie antérieure de la rétine, si sa structure n'était destinée à jeter un grand jour sur l'étude des éléments non nerveux, des *éléments* dits de *charpente* ou de soutien qui entrent dans la constitution de la membrane sensible de l'œil. En effet, la rétine dans la région en question paraît se trouver réduite à ces éléments, disposés d'une façon très-simple, et dans un état de développement pour ainsi dire incomplet.

H. Müller, qui l'un des premiers a étudié l'*ora serrata* et la *partie ciliaire* de la rétine, a fait sur ce sujet des recherches si complètes, que ses successeurs n'ont presque pu rien ajouter de nouveau à ses premières descriptions.

Il résulte de ces recherches que cette membrane se compose en ce point d'éléments particuliers, dont la nature est assez difficile à interpréter. Ce sont des éléments d'apparence cellulaire, de forme conique, étendus depuis la *limitante interne* (qui existe encore en cette région; Kœlliker), à laquelle ils adhèrent par leur sommet légèrement élargi, jusqu'à la couche de pigment choroïdien qui répond à leur base. Ces éléments renferment un beau noyau

presque hyalin, muni d'un nucléole. En somme, ces cellules placées côte à côte figurent assez bien un épithélium cylindrique; mais en les examinant vers les parties postérieures de la zone ciliaire, on les voit affecter des formes de transition, qui, en arrivant vers la rétine proprement dite, nous les montrent se transformant sensiblement en fibres radiées de soutien. Ce serait donc là la forme originelle, le point de départ des éléments de charpente, et nous avons, en effet, déjà insisté à plusieurs reprises sur la présence de noyaux dans (ou sur) les fibres de soutien (Voy. p. 51). Telle est la conclusion à laquelle était déjà arrivé H. Müller.

C'est aussi celle à laquelle a été amené Kœlliker par de nouvelles recherches. « La portion ciliaire de la rétine est donc composée exclusivement de fibres radiées raccourcies : c'est là une excellente preuve que ces fibres ne sont pas de la substance conjonctive..... A ceux qui voudraient soulever la question de savoir si la portion ciliaire de la rétine appartient véritablement à la rétine, il y aurait lieu de rappeler que chez le fœtus la rétine s'étend en avant aussi loin que la choroïde (1), dont la couche de cellules pigmentaires se développe aux dépens de la couche externe de la vésicule oculaire..... » (Kœlliker, p. 886.)

Sur ce point, M. Schultze s'écarte un peu de sa lucidité ordinaire. Il commence par annoncer (2) que l'étude de cette région, après macération de vingt-quatre heures dans l'acide osmique, donne des résultats tout nouveaux : il décrit longuement les variétés d'aspect des éléments qu'il semble porté à considérer comme des *cellules épithéliales cylindriques*; puis il conclut qu'elles représentent l'élément de soutien réduit à sa plus simple expression : mais il marque une grande répugnance à prononcer le mot de tissu connectif.

(1) Voy. p. 71.

(2) In Stricker, p. 1028.

Nous ne pouvons mieux conclure sur ce sujet difficile qu'en empruntant à M. Sappey les lignes suivantes : « Ces éléments diffèrent donc, par leur mode de configuration, des fibres radiées de la rétine. Ils n'en diffèrent pas moins par leur diamètre qui est beaucoup plus considérable, et par la présence constante du noyau. Ainsi constitués, ils offrent au premier aspect toutes les apparences d'un épithélium cylindrique. Mais deux considérations tendent à faire admettre qu'ils appartiennent en réalité au tissu conjonctif. D'une part, en effet, ils s'effilent à l'une de leurs extrémités, etc....; de l'autre, *ils sont presque inaltérables : on les retrouve encore avec leur forme, leur insertion et leur noyau, sur des yeux provenant de cadavres en pleine putréfaction.* C'est même sur ces yeux déjà profondément altérés qu'on peut les observer dans les meilleures conditions, ces fibres étant alors dissociées et couchées sur la membrane limitante, à laquelle elles restent attachées. » (Op. citat., tome III, p. 759.) En somme, le dernier élément du tissu cellulaire rétinien qu'il soit possible d'isoler est une fibre cellule, un *corps fibro-plastique* contenant un noyau arrondi (1).

(1) Comme toutes les opinions doivent trouver place ici, nous indiquerons les conclusions d'un récent travail de Manfredi (de Pavie) sur ce sujet (Annal. d'Oculistique, 1871. Op. Cit. pg 175).

1° La portion ciliaire de la rétine est une couche épithéliale et non connective.

2° Elle se compose d'un épithélium cylindrique, *qui devient pavimenteux sur les procès ciliaires.*

Nous verrons que Rouget arrive à des conclusions semblables, par des considérations d'histologie et d'anatomie comparée des organes des sens.

Embryologie.

Nous ne nous arrêterons que sur les considérations embryologiques qui sont de nature à nous fournir de nouveaux renseignements sur les connexions et la composition des éléments de la rétine. Rappelons donc rapidement que pour former la rétine, le cerveau envoie un *prolongement vésiculeux* que l'on appelle *vésicule oculaire primitive*.

La lentille cristallinienne et l'humeur vitrée en se développant s'enfoncent dans la partie antérieure de la vésicule oculaire et la dépriment en en une sorte de cupule; c'est à cette cupule qu'on a donné le nom de *vésicule oculaire secondaire*.

La *vésicule oculaire secondaire* se compose donc de *deux feuillets*, dont l'antérieur, primitivement convexe en avant, est venu s'invaginer dans le postérieur; la cavité primitivement sphérique de la vésicule oculaire se trouve réduite à un simple espace qui sépare les deux feuillets et qui présente sur une coupe convexe une simple fente; cette fente elle-même ne tarde pas à disparaître et il n'en reste comme trace que la membrane (feuillelet moyen) qui tapissait primitivement l'intérieur de la vésicule oculaire et qui était en continuité avec la membrane des cavités cérébrales, la membrane ventriculaire.

La cupule embryonnaire, qui va devenir la cupule rétinienne de l'adulte, se compose donc, en ce moment, de *trois feuillets*: un *feuillelet postérieur*, un *feuillelet moyen* et un *feuillelet antérieur*.

D'une manière générale, on peut dire que le feuillelet postérieur donne naissance au pigment choroïdien; le feuillelet moyen, à la membrane limitante externe et à la membrane de Jacob; le feuillelet antérieur, aux autres couches de la rétine.

Si maintenant nous entrons dans les détails du dévelop-

pement de chaque partie constituante de la membrane sensible de l'œil, voici les faits les plus saillants qui résultent des recherches de Kœlliker et de Schultze.

Remak s'était trompé en attribuant une même origine à toutes les couches de la choroïde. Kœlliker a montré que le développement du *tissu cellulaire pigmenté et des vaisseaux* de la choroïde est indépendant de celui de la couche pigmentaire de la vésicule oculaire primitive; le feuillet postérieur de celle-ci deviendra exclusivement l'épithélium pigmentaire de la rétine. — Pendant que chez le poulet, du septième au dixième jour de l'incubation, il se produit dans le feuillet antérieur de la vésicule oculaire secondaire un épaissement puis un dédoublement très-manifeste qui consiste dans la formation d'une couche fibreuse interne, de deux couches granuleuses et dans l'apparition de cellules d'inégale grandeur (cellules ganglionnaires), pendant ce même temps la membrane intermédiaire, qui représente déjà la limitante externe, pousse vers l'extérieur de petites saillies, de petits bourgeons, qui ne sont autre chose que les bâtonnets et les cônes. Leur segment interne apparaît le premier, et plus tard seulement l'article externe. Ils pénètrent alors dans l'épaisseur des cellules épithéliales pigmentaires du feuillet postérieur de la rétine; qui, de leur côté, forment les loges de pigment. Au commencement les cônes ont un diamètre très-petit et peuvent à peine être distingués des bâtonnets; mais (dès l'éclosion de l'œuf chez le poulet) ils deviennent beaucoup plus épais et très-reconnaissables, grâce au développement de leurs globules colorés. D'après Schultze, ces globules colorés apparaîtraient déjà bien avant l'éclosion et formeraient ainsi le signe distinctif des bâtonnets primitifs destinés à se transformer en cônes.

Les observations de Schenk chez les poissons confirment les faits observés chez l'oiseau sur le développement des bâtonnets et des cônes.

De même que, chez le poulet, les bâtonnets et les cônes sont presque développés avant l'éclosion, bien que moins épais que chez l'adulte, de même, chez le veau nouveau-né, les bâtonnets et les cônes sont développés et divisés en segments interne et externe. Mais il en est autrement chez les petits lapins et chez les petits chats qui naissent aveugles : chez ces animaux, à l'époque de la naissance, la limitante externe (feuillet moyen de la vésicule oculaire secondaire) est encore lisse ou présente à peine de *petites saillies*, rudiments des éléments de la membrane de Jacob. Quelques jours après la naissance, les phénomènes marchent comme chez le poulet, c'est-à-dire que l'article interne se produit le premier. Cinq ou six jours après la naissance, apparaissent les premières plaques de l'article externe, parfaitement reconnaissables à l'époque où les paupières s'ouvrent. Plus tard, l'épaisseur des petites plaques n'augmente pas, mais seulement leur nombre.

On ne connaît pas bien les époques précises des phases de ce développement chez l'homme. Chez un embryon de quatre semaines, Schultze a trouvé la membrane limitante externe (membrane moyenne de la vésicule oculaire secondaire) encore toute lisse ; cependant Ritter dit avoir constaté des bâtonnets chez des embryons plus jeunes,

Dans la première période de sa formation, la rétine dépasse le bord du cristallin : par suite du développement inégal de ses différentes parties, se forment la véritable rétine, la partie ciliaire et enfin le pigment de la face postérieure de l'iris.

Nous ne parlerons pas des rapports du développement de la rétine avec le développement du corps vitré, ni du *coloboma* physiologique qui, chez l'embryon, divise les membranes de l'œil et peut-être la rétine elle-même (Schrœler).

L'embryologie de la rétine, telle que nous venons de l'exposer d'après les recherches de Kœlliker et de Max

Schultze, nous laisse une lacune. Nous sommes habitués à retrouver, dans les périodes successives de tout développement embryonnaire, les mêmes formes que l'on rencontre, sous un état stationnaire, chez les animaux inférieurs. Ces rapports entre l'embryologie et l'anatomie comparée n'ont pas été recherchés par les histologistes allemands. Cependant nous nous rappelions avoir entendu le professeur Rouget, dans ses leçons de physiologie, s'attacher à des rapprochements de ce genre. Il a bien voulu nous adresser à ce sujet une note que nous reproduisons à peu près intégralement. C'est, dit-il lui-même, une hypothèse sur l'analogie de structure de la vésicule embryonnaire avec l'œil composé des invertébrés, hypothèse à laquelle il a été conduit par ses idées sur la réflexion des rayons lumineux à la surface de la choroïde, comme condition normale de la vision chez les vertébrés (1). Cette note est complétée par quelques considérations sur la marche des rayons lumineux : elle formera ainsi pour nous une précieuse transition à l'étude physiologique.

L'œil des invertébrés est généralement constitué par un bulbe sphérique, dans lequel les divisions terminales du nerf optique s'irradient vers la périphérie, et se terminent à l'extrémité tronquée des cônes, dont la base est tournée vers l'extérieur. Les éléments ayant un caractère nerveux bien déterminé s'arrêtent généralement au sommet de ce cône. Un revêtement pigmentaire, désigné sous le nom de choroïde, couvre les parois des cônes, depuis le niveau de la jonction des terminaisons nerveuses au sommet de ces cônes, jusqu'à la base du cône, base qui est libre et correspond à l'une des facettes cornéennes.

Chez bon nombre d'invertébrés, et en particulier chez les articulés, le *bulbe oculaire* constitue plus de la moitié d'une sphère, et souvent même près des deux tiers, comme dans l'œil des crevettes (Gammarus). *Il en résulte qu'une partie des fibres du nerf optique se réfléchit en arrière, du côté de l'entrée du nerf.*

La vésicule optique primitive de l'embryon des vertébrés forme également un bulbe sphéroïdal. Dans l'état primitif de cette vésicule ocu-

(1) Voy. plus loin, IIe partie ; de la vue droite avec les images renversées.

laire, si, comme cela a lieu pour les autres organes en voie de développement, le type de l'arrangement et de la distribution des éléments anatomiques est le même que celui qu'on trouvera après le développement complet, les fibres de la partie externe et postérieure du nerf optique qui, à cette époque, forment un conduit de communication entre la vésicule optique et la vésicule cérébrale antérieure, doivent s'infléchir dans le segment postérieur de la vésicule, comme elles le font dans la rétine de l'adulte; leurs extrémités libres sont tournées vers la face externe de la vésicule, et par conséquent regardent en arrière et en dehors pour tout le segment postérieur, comme cela a lieu chez l'adulte. Dans le segment antérieur, au contraire, la continuation de la même disposition que celle qu'on observe dans le segment postérieur, doit déterminer pour les extrémités des fibres terminales du nerf optique, tournées toujours vers la face externe de la vésicule, un arrangement analogue à celui qu'on observe dans la partie antérieure, généralement la plus développée, du globe oculaire des invertébrés.

Plus tard, le segment antérieur de la vésicule optique, refoulé par l'invagination du bourgeon épidermique qui constituera le cristallin, et du bourgeon de tissu connectif qui constituera le corps vitré, ce segment antérieur semble s'atrophier et disparaître, car on n'en retrouve plus aucune trace chez l'adulte. La rétine définitive serait donc constituée seulement par le segment postérieur de la vésicule optique, c'est-à-dire par la partie du bulbe primitif dans laquelle les extrémités du nerf optique sont dirigées vers la face postérieure du globe oculaire.

Chez les invertébrés où cette partie du bulbe est libre et accessible aux rayons lumineux, ce segment postérieur sert à la vision comme le segment antérieur, et les rayons émanés des objets arrivent directement dans l'axe de ces cônes, qui communiquent leurs vibrations aux extrémités terminales du nerf optique, exactement comme cela a lieu pour le segment antérieur. Chez les vertébrés, où toute la portion postérieure du bulbe oculaire est enfermée dans une cavité, dont les parois ne se laissent pas traverser par les rayons lumineux, les extrémités terminales du nerf optique ne peuvent recevoir la communication des vibrations lumineuses venant de l'extérieur, que par la réflexion de ces rayons à la surface immédiatement en contact avec l'extrémité libre des éléments analogues aux cônes oculaires des insectes; c'est-à-dire qu'après réflexion à la surface du pigment choroïdien, les conditions de la vision sont exactement les mêmes dans l'œil du vertébré que dans l'œil de l'invertébré.

DEUXIÈME PARTIE

Physiologie

Le champ qu'il nous reste à parcourir paraît au premier abord immense : la *physiologie* de la rétine semble embrasser l'ensemble de tous les faits, de toutes les théories plus ou moins métaphysiques qui se rapportent à l'étude de la *sensation visuelle*, l'une des sensations les plus complexes et qui a défié le plus longtemps l'analyse. Cependant un examen attentif va nous permettre de poser d'une façon relativement précise les limites de la question des *usages* de la rétine.

Toutes les fois qu'une sensation se produit, nous voyons entrer en jeu au moins *trois appareils* bien distincts : 1° un organe périphérique excitable ; 2° un organe conducteur ; 3° un organe central de perception. Pour les sensations visuelles, c'est la rétine qui est impressionnée, c'est le nerf optique qui conduit, c'est le cerveau (couches optiques?) qui perçoit. Nous n'avons donc à étudier la rétine que comme siège primitif de l'*impression*, de l'*excitation*, qui va ensuite, en se transformant et se combinant (celle d'un œil par exemple avec celle de l'autre), donner naissance à la *perception visuelle*.

Cette division nous permet déjà d'écartier de notre sujet tout ce qui se rapporte à la vision binoculaire ; car, quelle que soit la théorie adoptée pour rendre compte de cette vision, elle n'emprunte pas ses éléments essentiels à la constitution de la rétine, mais bien à celle du nerf optique ou même des centres cérébraux de perception.

Nous n'avons pas non plus à nous occuper des réflexes

que provoquent les sensations visuelles, ni du rôle trophique de la rétine relativement à une partie ou à la totalité du nerf optique. Une série de questions, qui ont reçu les solutions les plus diverses, comme celles de la direction suivant laquelle sont vus les objets et de la vue droite avec des images renversées, doivent nous rester aussi relativement étrangères, car on semble s'accorder généralement aujourd'hui à en chercher l'explication dans l'étude des phénomènes centraux, ou de siège cérébral, plutôt que dans les actes périphériques (1).

Nous avons donc à étudier la rétine comme siège de l'impression lumineuse. Nous examinerons la nature spécifique de son excitabilité; la manière d'agir des divers excitants qui peuvent la mettre en activité. Nous ferons une étude comparée de cette impressionnabilité dans les diverses régions de la rétine, examinée en étendue ou comme surface interne d'une sphère creuse; nous aurons à constater sous ce rapport de singulières différences entre la région de la papille et celle de la tache jaune; entre les régions postérieures, équatoriales et antérieures de l'œil. Nous passerons alors à l'étude comparée de cette même impressionnabilité dans les diverses régions de la rétine examinée en épaisseur, c'est-à-dire selon ses couches. Nous arriverons à établir très-nettement que les couches les plus profondes, les plus externes de la rétine sont seules excitables; mais il nous sera pour le moment difficile de préciser davantage, malgré l'examen de quelques questions incidentes, comme celle du rapport entre les dimensions des plus petites images visibles et les dimensions des éléments de la rétine.

(1) Nous verrons cependant qu'une ingénieuse théorie de Ch. Rouget permet de placer dans la rétine même le redressement des images; ou que plutôt il n'y a pas de redressement. Ce que nous disons se rapporte donc aux théories classiques du prétendu redressement, qui serait de siège plus ou moins cérébral.

La marche de la lumière dans la rétine sera alors à examiner, et nous amènera, sinon à une solution définitive, du moins à des hypothèses très-probables sur le siège précis de l'excitabilité rétinienne. Nous verrons la lumière traverser directement d'avant en arrière cette membrane parfaitement transparente à l'état physiologique, pour se réfléchir au niveau de sa limite externe ou postérieure, et revenir dans l'épaisseur des couches qu'elle a déjà parcourues. En la suivant dans ce retour sur elle-même, nous serons amené à examiner les modifications que lui font subir les divers éléments rétiniens qu'elle traverse, et l'étude de ces phénomènes intimes nous conduira à reconnaître des couches qui décomposent, qui *analysent* la lumière, et d'autres qui perçoivent le résultat de cette analyse. Nous ne pouvons espérer de résoudre complètement cette dernière et délicate question, mais nous pourrons du moins fixer les limites entre lesquelles devront osciller ses solutions probables. — Dès lors notre étude serait rigoureusement terminée; mais nous consacrerons quelques pages supplémentaires à bien établir qu'un certain nombre de questions, que l'on a cru longtemps devoir rapporter aux fonctions de la rétine elle-même, doivent appartenir désormais à la physiologie soit des conducteurs nerveux de la vision, soit des centres nerveux où aboutissent ces conducteurs. Ce sera là, non pas une étude de ces phénomènes, mais une justification de la pensée qui nous les a fait tout d'abord laisser de côté.

Cette étude est délicate, comme toute analyse intime des sensations; pour être conduite avec ordre, elle nous obligera parfois à quelques répétitions, sur lesquelles nous appelons l'indulgence du lecteur. Elle nous obligera aussi à rappeler quelques notions de physique, car nous nous occupons d'un des principaux points par lesquels le milieu extérieur vient agir sur le système nerveux et fournir els éléments premiers du milieu intérieur ou moral. Nous

avons cherché, en multipliant les notes et les additions explicatives, à satisfaire à ces exigences du sujet, sans interrompre l'ordre méthodique de son exposition.

EXCITABILITÉ ET EXCITANTS DE LA RÉTINE.

La rétine est essentiellement la membrane sensible de l'œil; sa sensibilité, par quelque cause qu'elle soit provoquée, donne toujours lieu, comme phénomène subjectif, à ce que nous connaissons sous le nom de *sensation lumineuse*.

« Nous ne pouvons avoir, par l'effet des causes extérieures, aucune manière de sentir, que nous n'ayons également sans ces causes et par la sensation de l'état de nos nerfs, ou, pour mieux dire, de leurs organes terminaux. » Cette proposition, dans laquelle J. Müller a résumé, de la façon la plus concise et la plus précise à la fois, *ses lois des énergies spécifiques des sens*, est trop généralement admise aujourd'hui pour que nous ayons besoin de la développer; nous allons seulement, par une revue rapide, montrer que toutes les excitations portées sur la rétine donnent lieu à des sensations semblables à celles qui prennent naissance sous l'influence de son excitant ordinaire, la lumière.

Magendie, opérant une femme de la cataracte, ne craignit pas de diriger son aiguille vers le fond de l'œil et de piquer à plusieurs reprises la rétine en divers points; il répéta à plusieurs reprises cette audacieuse expérience sur plusieurs de ses opérés, et jamais ceux-ci ne témoignèrent la moindre sensation de douleur; les seules sensations éprouvées furent celles d'une lumière fulgurante, d'un éclair. Tous les chirurgiens ont pu s'assurer que la contusion ou la section de la rétine ou du nerf optique produisent une illumination instantanée de tout le champ visuel.

Une pression latérale sur l'œil et par conséquent sur une partie de la rétine amène également la sensation d'une figure brillante; les phénomènes lumineux produits dans ce cas et désignés sous le nom de *phosphènes* auraient déjà été signalés par Morgagni, mais ils ont surtout été analysés par Serre (d'Uzès). Tout le monde sait que, lorsqu'un coup est porté sur l'œil, le sujet atteint aperçoit des images brillantes et, suivant une expression vulgaire, trente-six mille chandelles : ce sont là des phosphènes produits d'une manière brutale; mais les phosphènes méthodiquement provoqués fournissent au chirurgien une précieuse méthode pour rechercher la sensibilité de la rétine, en même temps qu'ils nous procurent d'utiles renseignements sur le mode d'excitabilité de cette membrane.

Si, avec le bout du doigt, on comprime le globe oculaire au niveau de ses parties latérales et aussi loin que possible en arrière, on produit, chez le sujet opéré, une sensation lumineuse qui correspond à l'excitation, par pression, de la portion de rétine située au-dessous du doigt. Mais, comme, ainsi que nous le verrons plus loin, toute excitation d'une partie de la rétine donne lieu à une sensation que le sujet rapporte au côté opposé dans le champ visuel, il en résulte qu'à la compression de la partie supérieure du globe oculaire (*phosphène frontal*) succède une image lumineuse qui apparaît dans le champ visuel du côté de la joue; à la compression du côté interne du globe succède une sensation lumineuse qui apparaît dans le champ visuel du côté de la tempe. Ce sont là ce qu'on appelle les *grands phosphènes*. Ils résultent, encore une fois, de la compression directe de la rétine. Mais cette compression est transmise par l'intermédiaire des milieux de l'œil, comme par une espèce de contre-coup, jusqu'au point diamétralement opposé de la rétine; l'excitation de ce nouveau point produit, en même temps que le grand phosphène, une nouvelle sensation lumineuse, un *petit phosphène*. D'après le raisonnement que

nous avons fait précédemment, ce petit phosphène doit être rapporté par l'opéré au côté opposé au grand phosphène, et en effet, son image apparaît un peu en avant et à côté du point où presse l'observateur.

Des excitations semblables se produisent sous l'influence des tiraillements qu'amènent dans la rétine les mouvements de totalité du globe oculaire ou les mouvements partiels de ses membranes. C'est ainsi qu'à la suite d'efforts énergiques d'accommodation, on voit des cercles de feu passer rapidement devant les yeux et se reproduire à de courts intervalles pendant plusieurs minutes.

A la suite d'un déplacement rapide du regard, surtout lorsqu'on tourne énergiquement l'œil en dehors, Purkinje et Czermak ont décrit des sensations lumineuses dont les images, d'après Helmholtz, se rapportent à un point du champ visuel tel qu'un observateur, connaissant bien les phénomènes du *punctum cæcum*, que nous décrivons plus loin, peut conclure qu'elles appartiennent au point d'entrée du nerf optique. Elles proviennent donc probablement de ce que le nerf optique, participant aux mouvements rapides de l'œil, subit un tiraillement à l'endroit où il pénètre dans le globe.

Sous l'influence de l'électricité, qui, on le sait, met si nettement en jeu l'énergie spécifique de chaque organe des sens, la rétine montre une impressionnabilité qui n'est comparable à celle d'aucun autre organe. A cet égard, on a appris à distinguer l'action des courants intermittents et celle des courants continus; ces derniers produisent des effets énergiques et dans lesquels la direction du courant doit être prise en grande considération. Avec un courant très-faible appliqué au voisinage des yeux, on perçoit des effets lumineux intenses. Ces phénomènes, connus sous le nom de phosphènes, ont été étudiés par Purkinje, Ritter, et Helmholtz (1). En mettant le pôle zinc sur la paupière

(1) V. Grosclaude. Du courant continu. Thèse de Strasbourg, 1870, n° 270.
Duval.

close et en tenant l'autre pôle en main, on voit, à la fermeture du courant, une lumière d'un bleu-violet; si l'on change la direction du courant, on voit un phosphène jaune-rougeâtre dont l'intensité va en diminuant de la périphérie au centre. Duchenne cite l'exemple d'un malade qui, atteint de paralysie faciale, voyait, à chaque application du courant, toute la chambre en feu (1).

En tenant compte des recherches de Pflügger sur l'état électro-tonique des nerfs, et de la nature des phénomènes qui se produisent sous l'influence des courants continus, Helmholtz a cherché à déterminer avec précision les parties de la rétine qui subissent l'excitation. Il conclut (2) que ce sont les fibres rayonnées (sensitives) de la rétine et non les fibres terminales du nerf optique (couche fibreuse), dont l'état électro-tonique se manifeste, et que leur constante excitation a lieu à la partie postérieure de cette membrane.

Dans les yeux sujets à une excitation malade, le seul contact du sang, qui parcourt la rétine, suffit pour donner parfois naissance à des phénomènes lumineux.

Nous en concluons avec Helmholtz, que la modalité particulière, par laquelle la sensation lumineuse se distingue de toutes les autres, ne réside pas dans des qualités particulières à la lumière extérieure, mais que tout ce qui peut irriter le nerf optique entraîne une sensation tellement pareille à celle produite par la lumière extérieure, que les personnes ignorantes de la loi de ce phénomène croient facilement à la présence d'une véritable lumière objective. En un mot, il n'existe aucune relation exclusive entre la *lumière* et la *sensation lumineuse*. Seulement la lumière en est l'excitant habituel, normal, physiologique : la rétine, située dans la profondeur du globe oculaire,

(1) Voy. aussi E. Onimus et Ch. Legros. Traité d'électricité médicale, 1872, p. 511.

(2) Voy. F. Terrier. Arch. génér. de médecine, 1869, t. I, op. cit., p. 722.

protégée par la cavité de l'orbite, est presque entièrement soustraite à l'influence de tous les autres moyens d'irritation, tandis que les rayons lumineux peuvent lui arriver sans obstacle, en traversant les milieux transparents de l'œil.

Variations de l'excitabilité selon les régions.

Connaissant le mode de sensibilité de la rétine, la première question que nous ayons à étudier, c'est celle des différences que présente cette sensibilité selon les diverses régions. A ce point de vue, nous avons à examiner : 1° la sensibilité au niveau de la *papille*; 2° la sensibilité au niveau de la *tache jaune*; 3° la sensibilité, examinée comparative-ment, au niveau des parties postérieures, équatoriales et antérieures du globe de l'œil.

1° Il est un point insensible à la lumière, c'est le lieu d'émergence du nerf optique, la *papille*, nommée pour cela *punctum cæcum*.

On démontre facilement ce fait par l'expérience suivante : si l'on regarde deux petits objets, l'un blanc, par exemple, et l'autre rouge, placés sur un même plan à une certaine distance l'un de l'autre, on peut, en fixant l'un d'eux avec un seul œil, continuer à apercevoir l'autre; mais, si l'on fait mouvoir ce dernier, de manière à faire parcourir à son image tout le fond de la rétine, il arrive un moment où cette image vient se former précisément sur la papille du nerf optique; en ce moment l'objet en question cesse complètement d'être vu, parce qu'il se peint sur le *punctum cæcum*. Ou bien encore (expérience de Mariotte), si l'on trace sur le papier deux points noirs distants de 5 centimètres et qu'avec l'œil droit on fixe le point du côté gauche (A), on n'apercevra pas le point B dans

•
A

•
B

cette position, tandis que dans toutes les autres positions

plus rapprochées ou plus éloignées il devient visible : le calcul démontre que dans la position indiquée, les conditions sont telles que le point du côté droit a son image sur le *punctum cæcum* et par suite ne peut être aperçu (1).

D'après Helmholtz, cette lacune du champ visuel est assez grande pour contenir onze lunes en file horizontale, ou un visage humain éloigné de 6 à 7 pieds. On raconte que Mariotte, qui découvrit ce phénomène, amusa beaucoup le roi Charles II d'Angleterre et ses courtisans, en leur montrant la manière de se voir mutuellement sans tête.

Cependant, la tache aveugle ne se traduit dans le champ visuel par aucune lacune perceptible ; on croirait *à priori* qu'elle devrait produire un *point noir* permanent. Mais nous avons dit déjà, et nous espérons démontrer plus loin, que les fibres du nerf optique ne sont pas excitables par la lumière ; d'autre part, nous savons que la papille ne renferme que des fibres du nerf optique. Elle ne peut donc rien voir. Or *ne rien voir* est autre chose que *voir du noir*. L'absence d'excitation optique, dont l'effet sur nous se désigne sous le nom de *noir*, ne peut être évidemment sentie que là où se trouvent des terminaisons sensibles à la lumière ; sous ce rapport, la papille se comporte donc vis-à-vis de la lumière comme une place quelconque de la peau : nous n'éprouvons pas avec la main la sensation de *noir*,

(1) Helmholtz a calculé le diamètre exact du *punctum cæcum* d'après l'angle visuel qu'il embrasse dans le champ de la vision ; il l'a trouvé de 1^{mm},5 à 1^{mm},8 ; et sa distance du point de fixation (centre de la tache jaune) égal à 4^{mm},35. Ces chiffres concordent exactement avec ceux que donne la mensuration sur le cadavre. — Donders a prouvé plus directement encore que la papille optique concorde avec le *punctum cæcum*. Il fit pénétrer, au moyen de l'ophthalmoscope, dans l'œil d'un individu la lumière d'une bougie éloignée ; aussi longtemps que la petite image de la flamme tombait sur la pupille du nerf optique, l'œil ne percevait pas la lumière, tandis qu'il la percevait aussitôt que l'image se faisait sur un autre point de la rétine. (Voy. W. Wundt, *Physiologie* ; traduct. franç. 1872, p. 481.)

bien que nous n'en recevions aucune impression lumineuse. Nous ne voyons rien avec la tache aveugle; quelle en est la conséquence? C'est que la portion de l'espace où sont les objets qui viennent faire leur image sur la tache aveugle, n'existent pas pour nous, et non que cette portion de l'espace apparaît remplie par du *noir* (1).

(1) Seulement, selon l'explication de H. Weber, cette portion de l'espace, qui n'existe pas pour nous, se trouve identifiée à l'aspect général du champ visuel. « Les impressions produites autour de la tache aveugle, se trouvant localisées dans le champ visuel au moyen des rayons visuels, la *conscience* doit logiquement percevoir le besoin de points brillants intermédiaires, et paraît, en effet, *se les représenter d'après les règles de la vraisemblance*. C'est pourquoi, dans l'expérience de Mariotte, la couleur du fond blanc (le blanc du papier) se prolonge par dessus la lacune. »

Brewster en concluait que la papille n'est pas un point aveugle, mais seulement un point à sensibilité très-obtuse. L'expérience dans laquelle il substituait aux points ou cercles de Mariotte des bougies allumées, et montrait qu'en se plaçant à la distance où une seule des images est visible, on perçoit encore, à la place de l'autre, une sensation de lumière facile à apprécier, doit s'expliquer sans doute par l'un des nombreux phénomènes d'irradiation dont nous parlerons plus loin.

Quant à la notion du *noir* dont nous parlions précédemment, Fechner en a donné une explication, sans doute ingénieuse, mais qui pourra peut-être sembler sujette à caution; nous en empruntons le résumé au travail de notre ami le Dr Adrien Rist (op. cit., p. 31). « Voici en quoi elle consiste : Quand nous fermons les yeux, et que nous recouvrons en même temps nos paupières de manière à ne laisser passer aucune lumière, nous avons non pas une sensation nulle, mais bien la même sensation que si nous voyions une surface noire; c'est ce qu'on peut appeler le *noir subjectif* de l'œil. Quand notre oreille n'entend aucun bruit, nous disons simplement que nous n'entendons rien; quand, au contraire, nous fermons les yeux, nous ne voyons pas rien, mais bien du noir. Ce qui prouve qu'il y a bien une différence dans ces deux cas, *c'est que le noir peut être plus ou moins intense; on y distingue des degrés*. Si vous avez longtemps regardé une tache blanche sur un fond noir, et que vous fermiez les yeux, vous verrez se détacher du fond noir de l'œil une tache plus noire que le reste, correspondant au point où venait se former l'image de la tache blanche. Ne rien voir est donc autre chose que voir du noir. Une surface noire nous renvoie encore une certaine quantité de lumière, seulement très-faible. Il se passe dans les parties de notre système nerveux, qui entrent en action pour produire la sensation lumineuse, une action continue, mais très-faible et qui répond à celle qui serait produite par une surface noire d'une intensité donnée. *Cette action*

2° La *tache jaune*, au contraire, est le point le plus sensible de la rétine : c'est le point essentiel de la vision distincte : aussi ce n'est guère que d'elle que nous nous servons pour voir nettement, et les mouvements du globe oculaire sont destinés à amener toujours l'image des objets examinés sur ce point extrêmement sensible. Nous ne nous servons donc pour la vision distincte que d'une partie relativement très-petite de toute la surface rétinienne. Aussi, en lisant par exemple, nous ne voyons distinctement à la fois que deux ou trois mots, dont l'image se fait précisément sur la tache jaune, et pour lire toute la ligne, il faut que l'œil la parcoure successivement, c'est-à-dire amène l'image de tous les mots sur le point sensible. Pour déterminer exactement le nombre de lettres, c'est-à-dire la longueur, la surface qui peut venir se peindre distinctement sur la rétine à un moment donné, et pour calculer par suite les dimensions de la partie la plus sensible de la rétine, on fixe dans l'obscurité les yeux sur la page d'un livre, puis à la lueur d'un éclair ou d'une étincelle électrique, on distingue un certain nombre de lettres. Les dimensions obtenues par le calcul en partant de ces données expérimentales, correspondent exactement aux dimensions anatomiquement connues de la tache jaune.

Le diamètre de la tache jaune répond, dans le champ de la vision, à un degré environ, c'est-à-dire à la surface couverte par l'ongle de l'index lorsque le bras est étendu autant que possible. Dans cette petite partie du champ visuel, la perception est assez exacte pour permettre de distinguer deux points éloignés l'un de l'autre de la 60^{me} partie de la largeur de l'ongle tenu comme il vient d'être dit (Helmholtz); plus tard, lorsque nous aurons à déterminer dans quels éléments de la rétine se fait la perception,

subsiste seule quand nous fermons les yeux. Helmholtz indique (Optique physiologique, p. 416) comment Volkmann est arrivé à trouver l'équivalent objectif du noir subjectif.

nous indiquerons avec plus de précision la valeur de la distance angulaire dont nous venons de parler, et nous examinerons la question de savoir s'il existe un rapport quelconque entre cette dimension et celle des éléments sensibles.

3° La sensibilité, si fine vers la tache jaune, c'est-à-dire à l'extrémité postérieure de l'axe antéro-postérieur de l'œil, va en diminuant, à mesure qu'on s'approche de la région équatoriale, et devient tout à fait obtuse lorsqu'on atteint les zones antérieures de la rétine. Pour mesurer la sensibilité de la rétine dans ces diverses régions, on se sert de procédés qui rappellent tout à fait l'usage des deux pointes de compas dont l'écartement plus ou moins considérable (Weber) (1), sert à établir le degré de sensibilité de la peau (esthésiomètre) : plus les pointes doivent être écartées pour être senties distinctement, et plus la sensibilité de la peau est obtuse. De même pour la rétine : 1° deux fils très-fins, placés à une distance toujours égale de l'œil, sont rapprochés ou éloignés l'un de l'autre, de manière que leurs deux images restent distinctes ou se fusionnent en une seule ; 2° on considère sur un pendule oscillant des points plus ou moins rapprochés de l'axe de suspension, de telle sorte que ces points paraissent immobiles ou animés de mouvements oscillatoires. En dirigeant le regard de manière que, par la vue directe, puis par la vue indirecte, les fils ou les points ainsi considérés viennent successivement se peindre sur la tache jaune, et puis sur les autres parties de la sphère creuse rétinienne, on constate que lorsque, par exemple, l'image des deux fils vient se produire sur l'équateur de l'œil, il faut, pour qu'ils restent distincts l'un de l'autre, qu'ils soient 150 fois plus écartés que lorsqu'ils se peignent sur la tache jaune. L'expérience avec le pendule donne des résultats semblables.

(1) Voy. aussi Brown-Séguard, Journ. de Physiol. 1858. T. I.

Il résulte des expériences d'Aubert (1) et de Fœrster que non-seulement l'acuité visuelle diminue progressivement du centre vers la périphérie, mais encore que cet affaiblissement se produit d'une façon plus prononcée dans certaines directions méridiennes : elle s'émeusse plus rapidement en haut et en bas, tandis que les parties externe et interne sont relativement plus sensibles à des distances égales du centre.

En résumé, nous pouvons conclure, avec Galezowski, que la faculté de distinguer les objets les plus fins, de lire et d'écrire, de fixer les objets, etc., appartient à la macula, tandis que pour se conduire et se rendre un compte suffisant du milieu qui nous entoure, nous pouvons nous contenter des parties périphériques de la rétine. Que la tache jaune soit altérée ou détruite par un processus morbide quelconque, et que le reste de la rétine se maintienne sain, l'acuité visuelle sera complètement éteinte, tandis que le malade pourra se conduire ; lorsque au contraire, la tache jaune seule est intacte, pendant que le reste de la rétine est détruit et atrophié, l'individu pourra lire les caractères les plus fins de l'imprimé, mais il ne pourra se conduire qu'avec peine.

SENSIBILITÉ

A LA LUMIÈRE DES DIVERSES COUCHES DE LA RÉTINE.

Après avoir déterminé la sensibilité relative des différentes [régions de la rétine considérée en *surface*, nous devons faire cette même étude en considérant la rétine selon sa *profondeur*, c'est-à-dire examiner, parmi les nombreuses couches de cette membrane, quelles sont celles dans lesquelles se produit essentiellement l'excitation.

Ce problème paraît au premier abord presque insoluble;

(1) Physiologie des Netzhaut.

nous allons voir cependant que des méthodes indirectes, basées sur une étude rigoureuse des phénomènes dits *entoptiques* (Listing, Brewster, Donders, Duncan, Purkinje, Helmholtz), nous amèneront à refuser à un certain nombre de couches tout rôle d'impressionnabilité. Les plus importants de ces phénomènes sont ceux qui se rapportent à la *perception des vaisseaux* de la rétine, par la rétine elle-même.

Il est évident que ces vaisseaux étant situés dans les couches antérieures de la rétine (voy. Première partie), doivent projeter une ombre sur les couches postérieures de cette membrane; donc, si ces couches postérieures étaient sensibles, il semble au premier abord que nous devrions continuellement avoir la perception de nos vaisseaux rétinien dessinés par leur ombre. Mais on peut se demander si, par un résultat de l'habitude, cette ombre se projetant toujours sur les mêmes points, nous ne pourrions pas en perdre la conscience. Il s'agissait donc de trouver un moyen d'éclairage qui, déplaçant ces ombres, nous permît de trancher la question de l'impressionnabilité des couches sur lesquelles elle se projette. C'est ce à quoi on est arrivé par plusieurs moyens, dont Purkinje a indiqué les principaux. Décrivons rapidement les expériences, nous en tirerons plus tard les conclusions.

1° Si au moyen d'une lentille convergente à court foyer on concentre un faisceau de lumière très-intense en un point de la surface externe de la sclérotique (1), le plus éloigné possible de la cornée, de manière à former sur la sclérotique une image petite, mais très-éclairée de la source lumineuse, la lumière partie de cette image comme source pénètre dans l'œil très-obliquement, relativement à la direction ordinaire qu'elle suit en prenant la voie pupillaire; il en résulte que l'ombre des vaisseaux ne se projette

(1) Voy. Helmholtz. Opt. Physiol., pg. 214. Reproduit in Journ. de Robin, 1866 et 1867.

plus dans son lieu ordinaire, mais se déplace considérablement du côté opposé à celui où se pratique l'expérience.

2° Si dirigeant le regard vers un fond obscur, on place une bougie allumée soit au-dessous, soit à côté de l'œil, les rayons partis de cette source lumineuse sont concentrés par le cristallin sur une partie très-latérale de la rétine, puisque la source lumineuse (la bougie) est très-en dehors du centre visuel. Cette image rétinienne de la bougie constitue alors elle-même une source lumineuse intérieure, assez forte pour renvoyer dans le corps vitré une quantité de lumière relativement considérable ; sous l'influence de cette lumière, il est facile de le comprendre, les vaisseaux rétiniens projettent leur ombre sur les couches postérieures de la rétine, mais la projettent en des points autres que les points habituels. Cette ombre sera déplacée et portée du côté opposé à celui de la source lumineuse rétinienne, c'est-à-dire du même côté que la bougie (source lumineuse primitive).

Nous nous contenterons de ces deux expériences (1). Disons-le tout de suite, dans tous ces cas, on voit apparaître dans le champ visuel, éclairé d'un rouge jaunâtre, un réseau de vaisseaux sombres, qui représentent exactement

(1) Du reste, tout le monde a pu remarquer que, dans les efforts, qui ont pour conséquence l'affluence du sang vers la tête, le réseau sanguin de la rétine, agissant par compression, détermine la sensation d'arborisations lumineuses. Mais ce fait ne peut servir à résoudre le problème de l'excitabilité des couches postérieures, à l'exclusion des antérieures.

Une expérience bien plus intéressante est celle de Vierordt. Ce physiologiste, plaçant devant ses yeux sa main, dont il tenait les doigts écartés, et lui communiquant un rapide mouvement de va et vient, a observé des mouvements en forme de courant, qu'il attribue à la circulation dans la rétine ; il y a là une circulation capillaire présentant les mêmes alternatives d'activité et de repos que celles qu'on observe sur le mesentère de la grenouille : le mouvement alternatif des doigts rend les ombres encore plus mouvantes ; le même effet se produit toutes les fois que l'on porte le regard sur une surface éclairée d'une manière intermittente.

les vaisseaux rétinien, tels qu'on les dessine d'après une préparation anatomique.

Helmholtz a décrit avec soin l'aspect de cet arbre (*arbre vasculaire de Purkinje*) et celui que présentent alors la tache ovale et la papille du nerf optique. Ces dernières parties se dessinent également par des ombres, l'une à cause de son excavation, l'autre à cause de sa saillie périphérique en cupule. Mais ces dessins entoptiques s'effacent bien vite, tant l'accoutumance est rapide dans les portions sensibles nouvellement impressionnées. Pour que la vision entoptique se laisse observer plus longtemps, il faut imprimer, soit à la lentille, soit à la bougie, des mouvements continus de va et vient, de manière à amener dans les ombres un changement de place continu. Ce n'est souvent qu'après des exercices répétés que l'observateur le plus habile peut parvenir à produire ces visions entoptiques; on ne saurait donc trop admirer, avec Helmholtz, toute l'ingéniosité des premiers observateurs qui ont réalisé ces expériences. Retrouver dans ses propres yeux un de ces phénomènes déjà décrits est une opération assez délicate, mais bien plus facile que d'en découvrir un nouveau.

Il résulte donc de ces expériences que les couches postérieures de la rétine sont sensibles à la lumière; mais ces expériences elles-mêmes peuvent amener un résultat plus précis que cette vague formule. Des mouvements que manifestent les ombres des vaisseaux, quand on déplace la source lumineuse, c'est-à-dire de la grandeur apparente du mouvement qu'effectue, dans le champ visuel l'arbre vasculaire, Helmholtz, par un procédé mathématique que nous ne pouvons indiquer ici, a pu déduire que la couche qui perçoit l'ombre, celle où la lumière qui limite l'ombre provoque une excitation nerveuse, doit être située à une faible distance en arrière des vaisseaux. D'après les mensurations de Müller, la distance qui sépare les vaisseaux de la surface qui perçoit leur ombre doit être de 0^{mm},17 à

0^{mm},36. D'après le même observateur, la distance des vaisseaux à la couche postérieure de la rétine (celle des bâtonnets et des cônes) est de 0^{mm},2 à 0^{mm},3, de sorte que la couche sensible doit être *une des plus postérieures* de la rétine, c'est-à-dire celle des cônes et des bâtonnets, ou bien la couche granuleuse externe.

Du reste, cette conclusion devait déjà être prévue, sinon pour la rétine en général, du moins pour la partie la plus sensible, pour la tache jaune. Nous savons, en effet, qu'en ce point, et surtout au niveau de la fossette centrale, la rétine se trouve à peu près complètement réduite à la couche des cônes et à la couche granuleuse externe avec une faible trace de la granulée intermédiaire. (Voyez 1^{re} partie. *Anatomie.*)

La méthode des images entoptiques ne nous permet pas de pousser plus loin la détermination exacte de la couche sensible ; en somme, nous avons à choisir entre la couche des batonnets et des cônes, la couche granuleuse externe.

Influence de la grandeur des derniers éléments de la rétine sur la vision nette.

Ici se présente un phénomène, qui, au premier abord, semble trancher la question du siège de l'excitabilité de la rétine. On a cru démontrer que pour que deux points lumineux soient vus séparément l'un de l'autre, il faut que leurs deux images rétiniennes se trouvent à une distance plus considérable que le diamètre (l'épaisseur) des éléments de la membrane de Jacob : il faut, en d'autres termes, que ces images tombent sur deux cônes ou bâtonnets voisins, mais non sur un seul.

Cette théorie, qui a pour elle bien des faits séduisants, exige quelques mots d'explication. On sait ce qu'on entend par *angle visuel*. Or, en étudiant l'acuité de la vision, là où

elle arrive à son plus haut degré, c'est-à-dire sur la tache jaune, et en se servant de *fil*s plus ou moins espacés (Voy. pg. 80) ou de *traits blancs* tracés sur un fond noir, l'expérience montre que les traits ne deviennent distincts que si l'angle formé par des lignes menées en leurs milieux est égal à 73 secondes (1). Or, des lignes formant cet angle rencontrent deux points de la rétine qui sont distants de $0^{\text{mm}},00526$. Le diamètre des cônes de la tache jaune varie de $0^{\text{mm}},0045$ à $0^{\text{mm}},0057$ (2). Il en résulterait donc que toutes les fois que deux objets lumineux de petite dimension seront assez rapprochés l'un de l'autre pour que l'angle que leurs images soustendent sur la rétine soit plus petit que l'un de ces éléments, ils ne seront pas vus *distincts*, mais produiront une *impression mixte*, qui sera la résultante des deux ébranlements engendrés par leur réunion sur un seul et même élément, sur un seul et même cône par exemple. On en conclut que les cônes, ou les bâtonnets sont les éléments anatomiques qui reçoivent l'excitation.

Cette ingénieuse manière de voir ne peut se soutenir en présence de faits nouveaux et d'expériences plus précises. D'abord il y a sous ce rapport des différences individuelles considérables, qui ne concordent nullement avec les dimensions à peu près parfaitement égales des éléments de la membrane de Jacob chez tous les sujets du même âge (3). D'autre part, la théorie que nous venons d'exposer rapidement, et que Weber a émise le premier, a été très-judicieusement réfutée par Meissner. Admettons, dit ce dernier (4), que l'image de deux points très-voisins se fasse sur deux éléments rétinien^s immédiatement voisins, vous percevrez dans ce cas les deux points lumineux comme séparés,

(1) Voy. N. Gréhan^t, Physique médicale, 1869, p. 608.

(2) D'une manière plus exacte : 2μ pour les bâtonnets et 6 à 7μ pour les cônes. (Voy. 1^{re} partie.)

(3) Voy. Longe^t. Physiologie, 1869, t. II, p. 844.

(4) Ad. Rist. Op. cit., p. 37.

même dans le cas où la distance de leurs images est plus petite que la somme des deux rayons des éléments rétiniens. Mais, s'il en est ainsi, par un petit mouvement latéral, l'image des deux points viendra se peindre tout entière sur un seul élément rétinien, et par suite, suivant la position de l'image des deux points sur un seul ou sur deux éléments, vous devrez percevoir cette image comme double ou simple.

Or l'expérience la plus minutieuse prouve que des cas de ce genre ne se réalisent jamais. L'hypothèse de Weber perd donc sa plus grande valeur. Helmholtz l'a adoptée avec une légère modification. Il semble éviter l'objection de Meissner en admettant qu'il faut *un élément interposé entre les deux éléments atteints* (1). Mais nous pouvons alors répéter le raisonnement précédent. En effet, si nous supposons que la distance des deux points est plus petite que quatre rayons des éléments, les images des points pourront encore se peindre sur leurs éléments voisins, et alors elles devront se confondre.

Dans cette question des éléments rétiniens, ajoute A. Rist, on n'a pas assez tenu compte de ce fait que les images de points ne sont pas des points, mais des cercles de diffusion, et que par suite on ne peut pas raisonner comme pour des points mathématiques.

Pour notre part, nous croyons que l'explication du phénomène, ou pour mieux dire la source où la théorie doit chercher ses éléments, n'est pas dans la constitution de la *rétine*, mais dans le *centre percepteur*, dans le *cerveau* : ce ne serait pas là une question d'*impression*, mais une question de *perception*. Nous avons trop insisté sur cette distinction, qui a été notre guide quand il nous a fallu choisir un

(1) « C'est seulement lorsque la distance des deux images lumineuses, ou au moins celle de leurs centres, est supérieure à la largeur d'un élément sensible, que les deux images peuvent se former sur *deux éléments différents, séparés l'un de l'autre par un troisième qui ne reçoit pas de lumière*, ou qui, au moins, en reçoit moins que les deux autres. » (Helmholtz. Opt. phys., p. 292.)

champ bien limité d'étude au milieu de l'immense quantité de faits qu'embrasse la théorie de la vision, pour ne pas chercher à l'établir une fois de plus par une comparaison avec les phénomènes d'*impression* et de *perception* qui se rapportent à l'exercice du *tact*. Nous empruntons les éléments de cette étude à Hermann, qui a si judicieusement discuté ces difficiles questions. Nous avons parlé plus haut de l'application de l'*esthésiomètre* (compas de Weber) à l'étude de la sensibilité tactile, et nous avons fait allusion à ce qu'on appelle les *cercles de sensation* (1). Or, si l'on se demande pourquoi les cercles de sensation ont une grandeur différente en différents endroits du corps, on arrive à cette conclusion qu'un cercle de sensation n'est pas une grandeur anatomique, comme par exemple le champ embrassé par les ramifications d'une fibre nerveuse, car il peut varier, par suite de l'attention, de l'exercice et d'autres influences (2). Comme en certaines régions la distance des pointes du compas embrasse plus de 12 corpuscules de Krause, et

(1) Voy. *Physiol.* de Hermann, trad. franç., 1869, p. 426.

(2) L'exercice a sans doute la même influence sur l'acuité de la vision, même dans les recherches les plus précises. Helmholtz rapporte (op. cit., p. 294) que *l'acuité de la vue est plus grande pour son œil que pour les autres yeux d'adulte*. Cela tient, je pense, dit-il, à l'éclairage plus vif que mon gril (fil blanc) permettait d'obtenir. Ne pourrait-on pas l'attribuer à l'exercice résultant des minutieuses recherches de cet éminent observateur ?

L'acuité visuelle *diminue avec les progrès de l'âge* ; faut-il en chercher la cause dans la rétine ou dans le centre cérébral ? Peut-être dans l'un et dans l'autre, mais plus probablement dans ce dernier, si nous comparons ce qui se passe à l'autre extrémité de la vie, chez le jeune enfant. Chez celui-ci la rétine (membrane de Jacob) paraît à peu près parfaitement développée : on sait qu'au contraire la substance grise cérébrale est dans un état relativement embryonnaire, la moelle fonctionnant presque seule comme centre nerveux. Or, dans un mémoire récent (1874, *Voy. Arch. d'opt.*, op. cit., p. 117), L. Cui-gné a constaté la faiblesse, on pourrait presque dire l'absence de la vue chez le nourrisson. Il a étudié la vision chez le jeune enfant et a suivi jour par jour, par de nombreuses observations, l'établissement de la vue. Nous ne pouvons que signaler ici cet intéressant Mémoire, et nous ne l'analyserons pas, car les faits auxquels il se rapporte sont uniquement du domaine de la *perception cérébrale* et non de l'*impression rétinienne*.

que cependant les deux cercles de sensation se touchent ou même se recouvrent en partie, de façon à ne pouvoir être séparés l'un de l'autre dans la perception, on doit admettre que la transmission de l'excitation d'une fibre sensitive à d'autres fibres voisines est un *phénomène central* (ou d'irradiation), un phénomène qui a sa source dans les organes de perception et non dans les éléments qui reçoivent l'impression.

C'est ainsi sans doute qu'il faut expliquer les faits singuliers observés par Helmholtz et qu'il donne à l'appui de la théorie de Weber sur l'influence de la grandeur des derniers éléments de la rétine à l'égard de la vision nette; nous voulons parler de la déformation remarquable des lignes claires et obscures employées comme esthésiomètre rétinien (1). Nous n'insisterons pas sur ces faits, puisque leur valeur est très-contestable quant à la solution du problème du lieu de l'excitation dans la rétine.

Nous concluons donc en résumé que l'étude de l'*angle visuel* (2), dans ses rapports avec l'*acuité de la vision*, n'est pas

(1) Voy. Helmholtz. Op. cit., p. 293, fig. 102.

(2) L'acuité de la vision se mesure, en pratique, en faisant lire des caractères d'imprimerie de diverses dimensions : l'acuité est déterminée par le rapport qui existe entre la distance à laquelle on peut encore lire et celle à laquelle les lettres sont vues sous un angle de 5 minutes. Ces dernières distances sont ordinairement notées à l'avance, en particulier, sur les échelles les plus généralement employées. (Voy. F. Terrier, Revue citée, p. 726.)

Cette détermination est très-importante en pathologie. Hâtons-nous d'ajouter que tout ce que nous avons dit sur l'*acuité normale de la vision* ne peut évidemment avoir trait aux *altérations pathologiques* de cette acuité; il est évident que le siège précis, la source première de cette acuité se trouve dans la structure de la partie excitable, de la rétine. Tout ce que nous avons voulu dire, c'est, nous ne saurions trop le répéter, qu'il n'y a aucun rapport à établir physiologiquement entre cette acuité et les dimensions anatomiques des cônes et des bâtonnets; ou avec les dimensions de tout autre élément rétinien; car ce que l'on dit des cônes, on peut tout aussi bien le dire des grains (de la couche granuleuse externe), ou même des cellules nerveuses : « Les éléments de la rétine, je veux dire les cellules nerveuses, ont 0^{mm},003. Or, chacun de ces éléments ne transmet qu'une seule impression en même temps, etc... » (J. Béclard, Physiologie, 1870, p. 849.)

de nature à nous éclairer sur l'importance relative des couches les plus postérieures de la rétine dans le phénomène de l'excitation de cette membrane par la lumière.

De la marche de la lumière dans la rétine.

La question de la *marche de la lumière dans la rétine* ne se posait même pas autrefois. Satisfaits de cette vaine formule que la rétine est un *écran*, les physiologistes se contentaient de conduire la lumière jusqu'à la surface interne de la sphère rétinienne ; puis, l'image étant formée sur cette surface, il n'était plus question de marche des rayons lumineux.

Desmoulins fut le premier (1824) qui, étudiant le *tapis* des animaux, eut cette idée que la lumière, après avoir traversé la rétine (1) et se réfléchissant sur la choroïde, pourrait bien n'exercer qu'alors son action sur les éléments sensibles. Il démontra que cette réflexion, loin d'être nuisible à la perception, la porte à son plus haut degré, et que les animaux qui, grâce au *tapis* (2), voient si bien pendant la nuit (nyctalopes), sont aussi ceux qui y voient le mieux le jour : « L'effet du tapis, dit-il, n'est donc pas de troubler la vision, et l'excellence de la vision diurne de ces animaux, coïncidant avec les couleurs du tapis qui sont la différence de leur œil avec celui de l'homme, tient donc, au contraire, justement à ces couleurs. Et comme ces animaux, qui y voient mieux que nous le jour, y voient aussi mieux la nuit, leur nyctalopie tient encore à la même condition. »

(1) Coccius (Ad.) s'est surtout attaché à démontrer la transparence de la rétine. (Voy. Annales d'oculistique, 1855, t. XXXIII, p. 76.)

(2) Portion de la choroïde qui n'est pas noire, mais brillante, à reflets métalliques, changeant selon les incidences de la lumière.

Rouget a repris cette question, en se demandant si les conditions de la netteté de la vision devaient être considérées comme absolument différentes chez les animaux pourvus d'un tapis et chez ceux dont la choroïde présente une surface pigmentée de noir. On admettait généralement que le pigment noir de l'homme et des autres vertébrés aurait pour usage essentiel d'absorber tous les rayons qui ont traversé la rétine. On assimilait la couche pigmentaire de la choroïde aux surfaces noircies des instruments d'optique ; mais Rouget a montré que l'on oubliait que ce n'est pas seulement à la couleur noire, mais surtout aux irrégularités, aux innombrables aspérités de sa surface, que cet enduit noir doit la propriété d'absorber les rayons lumineux, et que sous ce rapport la choroïde, recouverte par la couche pigmentaire, présente bien plutôt les conditions d'un miroir réflecteur, que l'on peut assimiler aux miroirs construits en optique, avec des surfaces noires, parfaitement lisses et polies.

Faisant alors remarquer que, chez les invertébrés, les éléments oculaires analogues aux bâtonnets ont leurs surfaces terminales dirigées vers l'extérieur, et reçoivent par suite l'impression, comme cela a lieu pour tous les organes terminaux des nerfs, par leurs extrémités libres, Rouget se demande si les bâtonnets rétinien des vertébrés sont impressionnés par les rayons directs ou par les rayons réfléchis. Il arrive à cette conclusion que (1) : « Les rayons directs qui traversent, sans les impressionner, les tubes nerveux superposés dans les couches internes de la rétine, arrivent jusqu'à la surface de contact des bâtonnets et de la choroïde ; là ils sont réfléchis, et le centre optique coïncidant sensiblement avec le centre de courbure de la rétine, la réflexion a lieu sensiblement dans la direction de l'axe des bâtonnets, qui constituent, pour la terminaison des nerfs optiques, l'ap-

(1) Notice sur ses travaux, p. 25.

pareil spécial destiné à recevoir l'ébranlement des ondulations lumineuses. »

Cette théorie a eu depuis un grand succès; elle a été adoptée surtout par les physiologistes allemands, qui, comme d'ordinaire, se sont bien gardés d'en indiquer la source.

C'est à peu près la théorie qu'admet implicitement Ritter; décrivant un cylindre d'axe dans le segment externe comme dans le segment interne des cônes et des bâtonnets, il est amené à considérer ces éléments comme des parties essentiellement excitables par les rayons réfléchis.

C'est ce qu'admet également Schultze; mais il ne peut regarder les segments externes des bâtonnets et cônes comme sensibles. Nous avons vu qu'il a démontré que le segment externe des bâtonnets se compose de petites lamelles superposées; ces petites lamelles, vu leur structure et leurs propriétés optiques, ne peuvent être des éléments impressionnables; elles ne peuvent servir qu'à *modifier* la lumière. Aussi allons-nous voir s'ajouter aux théories précédentes un élément de plus : jusqu'à présent nous avons vu, avec Rouget et Ritter, la lumière traverser la rétine d'avant en arrière, se réfléchir sur le miroir chorôidien d'arrière en avant, et impressionner aussitôt les éléments sensibles. Quelques physiologistes allemands, et parmi eux Schultze, au début de ses travaux (1), tendaient à admettre que cette réflexion

(1) « J'ai cherché la cause de l'existence de cette ligne de démarcation, et j'ai vu qu'elle est une conséquence de la structure tout à fait différente de ces deux parties. J'ai remarqué qu'il faut qu'une réflexion de lumière ait lieu à la limite des parties interne et externe, et aussi à la surface de chacune des lamelles ci-dessus; réflexion par laquelle une grande partie de la lumière (presque toute) qui est entrée dans les bâtonnets et les cônes, est renvoyée. Les parties externes des éléments peuvent être exactement comparées à une pile de lames minces de verre qui ont, comme on le sait, une forte puissance de réflexion. » (Schultze, loc. cit. in Journ. de Ch. Robin.)

a lieu au niveau des petites lamelles qui composent le segment externe (des cônes et des bâtonnets). Mais aujourd'hui Schultze fait jouer un rôle tout nouveau à cette disposition lamellaire : pour lui, la lumière, après sa réflexion sur la surface choroïdienne, subirait, à son passage dans les lamelles, une modification, une sorte de polarisation (1), ou plutôt une transformation. Pour lui, la vision consiste essentiellement dans la transformation des *mouvements lumineux* en une autre espèce de mouvements que nous appellerons *mouvements nerveux* (2). Pour opérer cette transformation, des appareils spéciaux sont nécessaires ; ces appareils, il faut les chercher dans la partie de l'œil où viennent aboutir les fibres du nerf optique. C'est là que les ondulations de l'éther lumineux doivent entrer en rapport avec les fibres nerveuses et « prendre une forme telle que leur *absorption* produit des mouvements dans le nerf, mouvements différents, d'après *leurs longueurs d'onde* (couleurs, voy. plus loin), et se traduisant finalement par la perception des couleurs. »

Krause émet à peu près la même théorie, c'est-à-dire

(1) Voy. Pour les *Phénomènes de polarisation dans les tissus animaux*, Rouget, in Journ. de Brown-Séguard, t. V, 1862.

(2) On tend aujourd'hui à considérer le phénomène de la conduction nerveuse comme un phénomène de mouvement moléculaire, de *vibration nerveuse*. Cette vibration nerveuse, dont l'essence paraît être le passage des molécules d'un *état statique* à un état dit *électro-dynamique* (Voy. Béclard, *Physiol.*, 1870, p. 980), se traduit à l'extérieur par ce qu'on appelle l'*oscillation négative*. Or on peut, grâce à des procédés indiqués par Du Bois-Reymond et Bernstein, mesurer la durée de l'oscillation ou variation négative en un point d'un nerf. « Si l'on multiplie la durée d'une variation dans un élément nerveux, exprimée en secondes (de 0,0005 à 0,0006) par le chemin que la variation parcourt dans une seconde (28 mètres), on obtient évidemment la longueur de la partie du nerf, qui éprouve à un certain moment la variation négative, pendant que le nerf est parcouru par l'excitation. Cette étendue ($0,0005 \times 28$) est de 15^{mm} pour les nerfs moteurs d'une grenouille. Si l'on identifie la variation négative et l'activité nerveuse, on peut dire que cette étendue est la *longueur d'ondulation* de l'influx nerveux. » (Hermann.)

qu'à la réflexion choroidienne de la lumière succède une modification intime, une transformation des ondes lumineuses ; mais, pour lui, cette transformation se produit sur une plus grande échelle que dans la théorie de Schultze. Outre l'espèce de polarisation qui peut se produire au niveau du segment externe, et à laquelle du reste Krause semble attacher peu d'importance (il en parle à peine ou semble même n'y voir qu'un phénomène de réflexion) ; il admet que la lumière se trouve modifiée surtout au niveau des segments internes des *grains* de cônes et de bâtonnets. Nous avons vu, en effet, que parfois quelques-uns de ces grains présentaient une structure formée de zones stratifiées réfractant inégalement la lumière ; mais nous avons été amené à conclure (voy. p. 31) que cette apparence était purement le résultat d'une altération et ne représentait rien de réel au point de vue de la structure intime de ces éléments ; il nous semble donc que l'hypothèse physiologique de Krause manque au moins de bases anatomiques.

Cet auteur a été amené à la théorie que nous venons d'indiquer, parce qu'il se refuse absolument à voir dans les éléments de la membrane de l'œil les organes terminaux du nerf optique. Nous avons déjà résumé (voy. p. 56) les expériences de sections nerveuses et les études de dégénérescence sur lesquelles il s'appuie pour refuser d'admettre les résultats anatomiques de Schultze ; nous avons vu que, pour lui, la terminaison du nerf optique se fait bien avant les couches les plus externes de la rétine, tout au moins dans la couche intermédiaire ou même plus en avant ; il est donc amené à placer le siège précis de l'excitabilité rétinienne dans ces couches relativement antérieures. Avec de pareilles conclusions, l'expérience de Purkinje (image des vaisseaux dessinée par leurs ombres) (1) doit l'embarrasser, mais il en fait bon marché :

(1) Voy. ci-dessus, p. 89.

« Le dessin de Purkinje présente, ce qui d'ailleurs est connu depuis H. Müller, une parallaxe, d'où il suit, d'après sa valeur numérique, que les éléments ayant la faculté de percevoir la lumière doivent avoir leur siège à une certaine distance derrière les vaisseaux rétinien. Les vaisseaux ne vont certainement pas plus loin que le niveau de la couche granuleuse interne. En réalité, *le résultat de ces expériences est douteux* : ou les bâtonnets et les cônes ont par eux-mêmes la faculté de la perception lumineuse, ou bien cette faculté est produite par la lumière qui est réfléchi par la couche des bâtonnets et des cônes. Mais, d'après les conclusions exposées précédemment, *l'idée d'une parallaxe n'est plus admissible*; c'est pourquoi il faut admettre que ce sont des rayons lumineux réfléchis par la choroïde qui sont ensuite perçus par les éléments rétinien » (1).

Nous avons déjà donné plus haut (voy. Anat., p. 56) le résumé des propositions dans lesquelles Krause conclut que l'appareil catoptrio-dioptrique rétinien comprend les cônes et les bâtonnets, les gouttelettes huileuses et les noyaux ou grains des bâtonnets et des cônes.

En résumé, la lumière, après avoir traversé la rétine, se réfléchit pour venir impressionner cette membrane (Rouget); dans ce nouveau trajet, elle est modifiée par les lamelles des segments externes et impressionne immédiatement les segments internes des cônes et des bâtonnets (M. Schultze); ou bien elle est modifiée, transformée successivement dans les deux segments des cônes et des bâtonnets, puis dans les grains de la couche granuleuse sous-jacente, pour venir produire l'excitation dans d'autres couches plus antérieures, mais dont la détermination exacte est encore impossible (Krause). De ces trois hypothèses, celle de Schultze est la plus séduisante; elle entraînerait même tous les suffrages si le rapport que l'on avait

(1) Op. cit. In Journ. de Ch. Robin, 1869, p. 556.)

cru établir entre les plus petits objets visibles et les dimensions des éléments de la membrane de Jacob était exact; mais nous avons vu qu'on ne pouvait bâtir aucune théorie solide sur cette base incertaine; nous verrons bientôt que la théorie des couleurs nous fournira de nouveaux éléments pour la solution de cette question difficile.

Quant aux phénomènes intimes qui constituent la modification subie par la lumière au niveau des lamelles des cônes (Schultze), ou des grains de la couche granuleuse externe (Krause), et qui sont comme l'intermédiaire obligé entre le phénomène physique de lumière et le phénomène physiologique d'excitation nerveuse, on n'a pu émettre à ce sujet que des hypothèses sur lesquelles nous n'insisterons que peu, ne voulant pas nous payer uniquement de mots (1). D'après Hensen, la lumière opérerait dans les couches extérieures des bâtonnets un changement chimique, d'où une action spéciale sur les *fibres de Ritter*, action se transmettant à l'encéphale, et donnant lieu à la sensation lumineuse; mais cette hypothèse plus ou moins ingénieuse s'appuie en définitive sur une condition anatomique que nous avons à plusieurs reprises rejetée comme trop discutable. — Schultze s'explique à ce sujet dans des termes plus vagues, mais en même temps plus généraux, et qui ont du moins le mérite de tenir compte de la *corrélation des forces* et de leur transformation mutuelle (2). Si une

(1) « L'action de la lumière est de nature médiate : cet agent n'agit directement que sur les appareils spécialement sensibles à la lumière, c'est-à-dire sur les cônes. Nous n'avons assurément encore aucune donnée qui puisse nous aider à distinguer quelle est la nature de cette action; s'il se produit une vibration comme l'admettait Newton, Meunier, Seebeck et d'autres physiciens; s'il y a un déplacement des molécules dans le genre de celui qu'éprouvent, d'après E. Du Bois-Raymond, les molécules électro-motrices des muscles et des nerfs; s'il y a échauffement, suivant l'opinion de Draper, ou si cette couche sensible de la rétine est un appareil photochimique, conformément à l'hypothèse de Moser. » (Helmholtz. Opt. phys., p. 290.)

(2) Les travaux modernes sur l'équivalence et la transformation des forces, sur l'*équivalent mécanique* de la chaleur, sont l'une des plus belles conquêtes de la science : ils rendent inutile l'hypothèse des divers fluides,

impression lumineuse, dit-il, ne peut être produite que par une *absorption lumineuse*, ainsi qu'on est forcé de l'admettre d'après la loi de la conservation et de l'équivalence des forces, le segment externe des cônes et des bâtonnets, éminemment apte par sa structure lamellaire à cette absorption, doit en effet y prendre la part la plus essentielle. Et précisément, chez les différents animaux, et à l'aide de procédés divers, on a pu constater que les dimensions minima de ces lamelles oscillent entre 3 et $8/10^{\circ}$ de μ , ce qui représente à peu près les variations de longueur d'ondes que l'on rencontre depuis la partie rouge jusqu'à la partie violette du spectre » (1). Cette relation a amené W. Zenker, de Berlin, à émettre une hypothèse sur la transformation, au niveau du segment externe des bâtonnets, de la lumière en conduction nerveuse. Cette hypothèse remplace avantageusement le mot vague d'*absorption*, et tend à devenir (surtout pour la perception des couleurs) une véritable *théorie mécanique*. Il a pensé (2) que, pour certaines épaisseurs des lames, les ondulations courantes des différentes parties du spectre se changent en *ondulations stagnantes* (Stehende Wellen) ou ondes fixes, par lesquelles semble se produire l'impression, grâce à une sorte d'*action tétanisante* sur l'extrémité nerveuse. »

Il est donc évident, en dernière analyse, qu'ici se produit une transformation de forces; qu'on lui donne simplement le nom d'*absorption* ou celui de *transformation des ondes courantes en ondes fixes* (ce qui est un peu se payer de mots), toujours est-il que, dans le segment externe des bâtonnets ou dans les organes analogues, le mouvement lu-

et même du fluide nerveux : « Toutes les modalités dynamiques peuvent se substituer les unes aux autres par voie d'équivalence : la puissance ne gagne rien, ne perd rien ; une force, quelle qu'elle soit, n'est qu'une modification de la matière, indestructible comme la matière. » (Gavarret.)

(1) Max Schultze. Archiv. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 5, p. 379.

(2) Voy. Journal de Ch. Robin. Max Schultze, op. cit., 1868, p. 117.

mineux devient, en se transmettant aux éléments sous-jacents, mouvement nerveux (1).

L'étude des impressions par les lumières colorées confirmera ces conclusions, mais nous devons auparavant étudier une question incidente, celle de la vue droite avec les images renversées, problème qui trouve une solution facile dans la connaissance de la *marche* et de la *réflexion* de la lumière à travers la rétine.

Question de la vue droite avec les images renversées.

On sait que, d'après les lois de l'optique, l'œil constituant une chambre obscure munie antérieurement d'une lentille biconvexe, les images des objets extérieurs viennent se former dans la région de la rétine et s'y peignent renversées. Cependant, nous voyons (acte cérébral) les objets dans leur position droite réelle.

Ce que cette simple question de la *vue droite avec les images rétiniennes renversées*, a fait dire et écrire, formerait plus d'un volume. On trouvera dans la Physiologie de Longet un résumé complet des principales théories émises à ce sujet. Rappelons seulement que les géomètres, avec Descar-

(1) Si donc la lumière, après s'être réfléchi sur le miroir choroïdien, se transforme en une autre espèce de mouvement en traversant de nouveau la rétine, nous n'avons plus à la suivre plus loin, comme lumière. Il faudrait sans doute tenir compte de ces faits pour expliquer pourquoi l'on ne peut voir sans artifice le fond de l'œil : la lumière disparaît dans l'œil (pour les raisons que nous avons énoncées, et puis aussi parce qu'il y en a d'absorbée au niveau du plan de réflexion choroïdienne); c'est pour cela que le fond de l'œil paraît obscur à l'observateur qui regarde la pupille. Mais si la source lumineuse est très-intense, une partie de la lumière introduite dans l'œil, pourra en ressortir sans avoir été absorbée, ni transformée. Pour l'apercevoir, l'observateur devra faire, on le conçoit, de sa propre rétine, de son propre œil, le point de départ de cette source lumineuse intense. C'est ce que l'on fait avec l'*ophthalmoscope*, dont nous ne pouvons parler plus longuement ici; mais ces quelques mots suffisent pour montrer que l'étude de la marche et de la transformation de la lumière dans la rétine n'est pas étrangère à la théorie de l'ophthalmoscope.

tes, admettent que nous rapportons la position des objets à la direction suivant laquelle ils envoient des rayons lumineux; nous transportons l'impression reçue à la direction normale à la surface de la rétine (Brewster). A. Rabuteau a récemment soutenu cette théorie d'une manière brillante, en s'appuyant sur l'étude des *phénomènes entoptiques* (1).

Les métaphysiciens, au contraire, font de ce phénomène une affaire de jugement, d'acte cérébral, dans lequel nous sommes guidés par l'habitude, grâce aux notions acquises par le toucher. C'est aussi l'opinion que nous nous sentirions *à priori* disposé à adopter, et, regardant ce prétendu redressement comme un acte de *perception*, nous n'aurions pas à l'étudier ici, où nous n'analysons que les phénomènes d'*impression* rétinienne (2).

Mais nous nous sommes déjà élevé contre cette vieille formule qui identifie la rétine à un écran; nous avons vu qu'il ne suffit pas de conduire le rayon lumineux jusqu'à la rétine, il faut le suivre et l'étudier dans cette membrane. Or, après cette étude que nous venons de faire, on peut se demander si nous ne sommes pas en possession de faits capables de nous expliquer la vue droite (par les prétendues images renversées), au moyen de *simples phénomènes rétiniens*.

C'est ce problème intéressant que Rouget, a abordé dès 1860 (3); en 1866, son élève Rigail en a esquissé la solution en quelques lignes (4); enfin, les dernières éditions du *Traité de Longet* contiennent un court exposé de la théorie du professeur de Montpellier.

Mais nous devons à la bienveillance de M. Rouget la bonne fortune de pouvoir insérer ici une note qu'il a bien

(1) A. Rabuteau. Des Phénomènes physiques de la vision. Thèse d'agrég. Paris, 1869, p. 84.

(2) Voy. H. Taine. Op. cit., t. II, liv. 2. (La perception extérieure et les idées dont se compose l'idée de corps.)

(3) Notice sur ses travaux, p. 24.

(4) Thèse citée, p. 96.

voulu nous envoyer à ce sujet, et qui contient comme son dernier mot, sur la solution de cette question :

« La situation de l'image subjective des Phosphènes, diamétralement opposée à celle de la région de la rétine excitée (quoique cette image soit complètement indépendante des phénomènes optiques de la vision), démontre que toutes les impressions communiquées aux extrémités des nerfs rétiniens par l'intermédiaire des bâtonnets, sont *réparties au dehors de l'œil, dans la direction des axes prolongés des bâtonnets*. Les axes prolongés s'entrecroisent au centre de courbure de la rétine (dans l'œil), puisque les bâtonnets sont ordonnés suivant les rayons de cette courbure ; après leur entrecroisement, ils ont en dehors de l'œil, dans la place où se produit l'image subjective, une direction inverse à celle des bâtonnets eux-mêmes : les axes prolongés des bâtonnets de la région supérieure de la rétine correspondent à la partie inférieure de l'image subjective (phosphène) ; ceux de la région inférieure à la partie supérieure, etc.

« Cette inversion se produit également, quand, au lieu d'un corps solide (extrémité du doigt par exemple pour les phosphènes), c'est une image renversée formée sur le miroir choroïdien qui fait vibrer après réflexion les bâtonnets dans la direction de leur axe. De cette façon, le *renversement physique* (optique), résultant de l'entrecroisement des rayons principaux au point nodal, est compensé et annulé. En un mot, *l'image, renversée par les conditions optiques de l'œil, est redressée par le mécanisme physiologique des sensations reportées à distance du point excité*, comme sont reportées loin du point excité les sensations de fourmillement périphérique résultant de congestion médullaire ; ou, mieux encore, comme les sensations des moignons des amputés sont rapportées à l'extrémité des doigts. » (Ch. Rouget, Note manuscrite. Décembre 1872).

DES DIFFÉRENTES FORMES DE L'EXCITATION DE LA RÉTINE, DANS
LEURS RAPPORTS AVEC LES DIFFÉRENTES FORMES DE L'EXCITANT
LUMIÈRE.

Jusqu'à présent nous avons parlé de l'excitant lumière, sans nous inquiéter de sa nature : il nous faut indiquer rapidement en quoi elle consiste et nous verrons qu'à ses *modes* ou *formes particulières* correspondent des *modes* ou *formes particulières d'excitation*.

Nous rappellerons rapidement que la *lumière* consiste essentiellement dans les oscillations d'un milieu subtil nommé *éther* dont Hooke, Huyghens, Young, Fresnel ont supposé, dont Foucault, Fizeau, Encke, par leurs expériences, ont presque démontré l'existence. La lumière et la chaleur, qui sont régies par les mêmes lois dans leur propagation, leur réflexion et leur réfraction, sont les manifestations d'une même cause de *mouvements vibratoires* de cet éther. Il y a chaleur obscure quand les vibrations de l'éther sont peu rapides; quand, la température des corps chauds s'élevant, les vibrations augmentent en quantité, il se manifeste, outre la chaleur, de la lumière. Les corps passent alors successivement du rouge naissant à un orangé de plus en plus clair, jusqu'au blanc le plus éblouissant.

S'il y a identité de nature entre la lumière et la chaleur, il y a l'analogie la plus complète entre la lumière et le *son*. Nous n'avons pas besoin de rappeler que le son est produit par les oscillations vibratoires de l'air (ou de tout autre corps) et que, selon que les ondes ainsi produites sont plus nombreuses, plus hautes et diversement associées entre elles, on distingue dans le son trois qualités correspondantes : la *tonalité*, l'*intensité* et le *timbre*. De même, selon le nombre, la hauteur et les associations di-

verses des vibrations de l'éther lumineux, on a appris à distinguer dans la lumière sa *tonalité* (couleurs), son *intensité* et sa *saturation* (saturation des couleurs correspondant à peu près au timbre plus ou moins pur des sons.)

I. De l'impression de la rétine par les rayons colorés du spectre.

Nous commencerons par étudier les différents modes d'excitation de la rétine correspondant aux différentes *tonalités* (couleurs) de la lumière.

On sait que toutes les vibrations des corps sonores ne peuvent pas être perçues par l'organe de l'ouïe : s'il y a moins de 32 vibrations par seconde, ce nombre est impuissant à ébranler les organes terminaux du nerf auditif; il en est de même au delà de 73000 vibrations dans l'unité de temps. L'excitation des organes terminaux du nerf optique présente une particularité analogue. On sait que le nombre des vibrations dans l'unité de temps est en raison inverse de la longueur d'onde : or, si l'on représente par 266 (1) la longueur d'onde des premiers rayons lumineux capables d'exciter la sensibilité rétinienne (correspondant dans notre comparaison aux *sons les plus bas*), la longueur d'onde des derniers rayons visibles (correspondant dans notre comparaison aux *sons les plus hauts*) est représentée par 167. Nous voyons donc une première différence très-frappante entre les limites qui circonscrivent l'excitabilité lumineuse des organes terminaux du nerf optique et celles qui circonscrivent l'excitabilité des termi-

(1) Pour donner une idée de la rapidité des vibrations lumineuses de l'éther, disons que les physiciens adoptent comme unité, pour la valeur de la longueur d'onde, le *dix-millième de millimètre*, et, pour le nombre de vibrations dans l'unité de temps, le *trillion*.

naisons auditives : tandis que ces dernières sont comprises entre les nombres 32 et 73000, le rapport des dernières est comme 4,59 est à 1 (valeur un peu au-dessous de 4,6 celle de la *sixte mineure* et indiquant que toutes les *couleurs* visibles ne correspondent même pas à une octave entière de l'échelle des sons).

Une autre différence c'est que l'œil, comme l'oreille, peuvent être frappés en même temps par plusieurs systèmes d'ondes ; mais dans l'oreille ces sons ne se mélangent pas : un musicien exercé est en état d'entendre immédiatement dans un accord la note produite par chaque instrument ; la rétine au contraire est impuissante à reconnaître immédiatement, sans artifice expérimental, la composition d'une lumière.

Cette décomposition se fait artificiellement par l'expérience bien connue du prisme de Newton. Tout le monde sait qu'un rayon de lumière blanche est divisé par le prisme en plusieurs rayons de couleur différente, en un *spectre*, où les couleurs font une *gamme* continue. La gamme commence par le rouge (premier rayon visible) ; puis viennent l'orangé, le jaune, le vert, le bleu, l'indigo et enfin le violet (dernier rayon visible).

Si nous considérons d'abord le *rouge*, nous remarquons qu'à mesure qu'on descend dans le spectre, la sensation du rouge devient moins intense ; il y a donc, comme correspondant à cette partie du spectre, une *excitation rétinienne élémentaire* qui décroît à mesure que les ondes deviennent plus courtes et plus rapides. Mais on voit alors naître une nouvelle *excitation élémentaire* ; car, s'il n'y avait que celle du rouge, à mesure qu'on avancerait vers l'autre extrémité du spectre (vers le violet), elle faiblirait avec le raccourcissement et l'accélération croissante des ondes, et le spectre tout entier ne présenterait que des degrés décroissants d'intensité du rouge, tandis que, en réalité, au minimum apparent du rouge, nous voyons se produire une

nouvelle excitation distincte, celle du *jaune*. Si nous étudions ensuite l'excitation qui produit le jaune, comme nous avons étudié celle qui produit le rouge, nous remarquons encore que le jaune, après avoir présenté un maximum, au lieu de s'affaiblir indéfiniment jusqu'au bout du spectre, est bientôt remplacé, au moment où il atteint son minimum, par une nouvelle excitation élémentaire, celle du *bleu* (ou du vert, ou du violet, comme nous aurons à le discuter plus loin). En étudiant cette dernière excitation, comme nous avons fait pour les deux précédentes, nous voyons, cette fois, le violet s'affaiblir indéfiniment jusqu'au bout du spectre sans subir aucun autre changement, sans être remplacé par aucune nouvelle excitation. Il y a donc dans le spectre *trois excitations élémentaires*, qui suffisent, en se combinant, pour produire toute la série des couleurs ; c'est là ce qui constitue *la gamme des couleurs* : c'est ce que l'on a appelé les *trois couleurs élémentaires*.

Quant à la valeur précise de ces trois couleurs, nous admettrons pour le moment, ainsi qu'on l'admettait autrefois, surtout d'après le mélange des couleurs en peinture, que ce sont le *rouge*, le *jaune* et le *bleu*.

Hypothèses physiologiques pour expliquer l'excitabilité de la rétine par les trois couleurs élémentaires.

La théorie de l'excitabilité distincte de la rétine par les trois couleurs élémentaires, est un des points les plus délicats de la physiologie de cette membrane ; c'est ce qu'on a appelé de tout temps la *théorie des couleurs*. « C'était, dit familièrement Helmholtz (1), un *morceau* qui avait échappé, non-seulement à la sagacité de Goethe, mais encore aux physiciens et aux physiologistes. Je m'étais également

(1) Conférence de Heidelberg (Revue des cours scientifiques, 1868, p. 322.)

consumé longtemps en efforts superflus, lorsque je découvris qu'une solution d'une simplicité surprenante avait déjà été trouvée et imprimée au commencement de ce siècle. Elle est de ce même Thomas Young, qui fit le premier pas dans la lecture des hiéroglyphes égyptiens. C'était un des génies les plus profonds qui aient jamais existé, mais il eut le malheur d'être trop avancé pour son siècle (1). »

La théorie de Th. Yong, reprise et développée par Helmholtz, peut se résumer ainsi : chaque élément excitable de la rétine, et par suite, chaque fibre nerveuse du nerf optique, est composée de trois fibres élémentaires, différemment excitables par chacune des trois couleurs élémentaires. L'une répond vivement à l'excitation du rouge et peu à celles du jaune et du bleu ; la seconde répond très-vivement à l'excitation du jaune, et peu à celles du rouge et du bleu ; enfin la troisième entre vivement en jeu sous l'influence des rayons bleus, et très-faiblement sous celles des rouges et des jaunes. Le mélange de ces trois excitations dans des proportions différentes fait naître la sensation de toutes les autres couleurs du spectre.

Galezowski a proposé dans ces derniers temps une théorie différente ; après avoir rappelé les notions que nous avons précédemment résumées sur les ondes lumineuses colorées et leurs vitesses de vibration, d'où dépend leur degré de réfrangibilité, il se demande si un organe qui serait capable d'être ébranlé par des ondes vibrantes avec des vitesses différentes, et qui serait en même temps en état de saisir leur degré de réfrangibilité, ne pourrait pas donner une idée plus ou moins exacte des couleurs. Cette

(1) En France, M. Chevreul s'est surtout occupé des couleurs au point de vue pratique. Il est évident que nous ne possédons guère en France d'œil plus exercé que celui du savant chimiste de la manufacture des Gobelins. Il a classé et défini les couleurs, les a étudiées au point de vue de leurs contrastes, de leurs nuances, etc.; études dans le détail desquelles nous ne pouvons entrer ici.

double faculté se trouverait, selon lui, dans un des éléments de la couche la plus externe de la rétine, dans les cônes. Nous ne pouvons que reproduire textuellement le court exposé de sa théorie et la figure qui l'accompagne : « Représentons-nous la section d'un cône par la fig. 4, A, et la base de ce même cône par la fig. B. Le faisceau lumineux, *s*, qui frappe la surface du cône près du sommet, doit nécessairement, en traversant ce cône, se dévier et se décomposer selon les lois des réfractations, pour produire à la base des cercles concentriques du *spectre solaire*, de sorte qu'on aura à la base B des cercles rouge *a*, orangé *b*, jaune *c*, vert *d*, bleu *e*, indigo *f*, violet *g*.

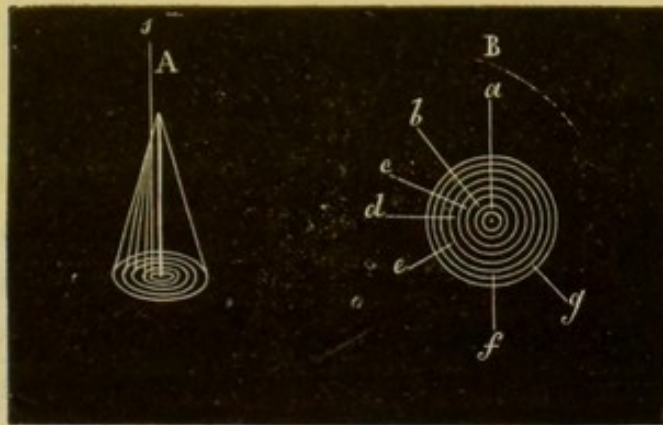


Fig. 4. Phénomènes de dispersion dans les cônes de la rétine.
(Théorie de Galezowski)

Les sept cercles concentriques de la base resteront ainsi toujours et constamment sensibles et impressionnables pour ces sept couleurs. De sorte que, si une seule lumière arrive, par exemple la lumière bleue, elle ne pourra impressionner que la partie bleue *e* de la base, les autres restant sans excitation, muettes. En supposant maintenant que la lumière blanche arrive sur le cône, elle se décomposera à la base ; mais, comme à la fois les sept parties seront impressionnées, il y aura la production de la couleur blanche. Il est vrai que la base du cône n'est pas plano-convexe dans notre figure, mais les cercles concentriques pour-

ront se disposer de la façon analogue à la surface de la seconde moitié du cône et produire le même phénomène.

Ainsi toute couleur simple, primitive, du spectre solaire, traversera le cône sans se décomposer et ira ensuite impressionner une partie de la base qui correspond à la nature de la couleur. La direction de cette déviation sera définie par le degré de refraction que possède chaque couleur, et, pendant que le rouge passera jusqu'à la base presque sans être dévié, les rayons violets subiront l'angle de déviation le plus considérable. Une couleur composée se décomposera dans le cône, pour produire simultanément à la base deux ou trois impressions que le cerveau ensuite transformera en une impression mixte. »

Nous examinerons bientôt si cette théorie repose au moins sur une base anatomique.

Nous ne pouvons choisir entre ces deux hypothèses qu'après avoir passé en revue une série de faits qui doivent servir de base à toute étude de l'excitation rétinienne par les lumières colorées; nous chercherons donc d'abord à déterminer quelles sont exactement les trois couleurs élémentaires; nous dirons ensuite un mot de la *saturation* des couleurs; nous emprunterons quelques faits à l'étude de cet état pathologique connu sous le nom d'*achromatopsie* ou de *dyschromatopsie*; puis enfin, en recherchant quels sont les éléments anatomiques qui sont, dans la rétine, le siège de l'excitation colorée, nous nous efforcerons d'arriver le plus près possible d'une solution prochaine du problème des couleurs.

A. — *Quelles sont les couleurs élémentaires?* Le rouge, le jaune et le bleu, qu'on regardait autrefois, et que, quelques pages plus haut, nous avons provisoirement regardés comme représentant les trois couleurs élémentaires ou fondamentales, ne le sont pas en réalité d'après les recher-

ches récentes des physiiciens (1). Les peintres les désignent encore comme telles, et, en effet, ils peuvent par leurs mélanges reproduire avec assez de fidélité toutes les nuances et tous les tons ; mais il n'en est pas ainsi si l'on fait arriver sur la rétine les couleurs de même nom empruntées au spectre solaire : la différence la plus frappante entre le mélange des couleurs pour la peinture et le mélange de lumière colorée consiste en ce que les peintres obtiennent du vert par le mélange du bleu et du jaune, tandis que le mélange de lumière jaune et de lumière bleue donne de la lumière blanche (2). C'est qu'en effet les peintres mélangent, non pas les impressions colorées, mais les matières colorantes elles-mêmes, ce qui est bien différent : dans le mélange des poudres colorées, il se passe, en effet, des phénomènes d'absorption lumineuse qui interviennent pour modifier les résultats (3).

Nous n'avons pas à faire ici une étude pratique des couleurs ; nous n'étudions que l'excitant lumière et ses effets sur la rétine : nous admettrons donc, d'après les résultats récents des physiiciens et des physiologistes, que les couleurs fondamentales sont le *rouge* ; le *vert* et le *violet*. — Du reste on n'est pas encore parvenu à s'entendre bien exactement sur ces trois couleurs fondamentales. Tous les expérimentateurs sont d'accord pour le *rouge*, on tend à admettre le *vert* ; il y a pour le *violet* plus de discussions

1) Voy. W. Wundt, Physique médicale, p. 316.

(2) J. J. Müller, de Heidelberg, qui a publié une des plus complètes études sur les couleurs, a observé que c'est surtout la présence du *vert* qui modifie les effets obtenus par les mélanges des couleurs en peinture, et par les mélanges de lumière colorée. Parmi les nombreuses lois qu'il a établies, nous rapporterons la suivante : « Tous les mélanges dans lesquels n'entre pas de *vert* ont le même degré de *saturation* que les couleurs spectrales correspondantes ; tous les mélanges dans lesquels entre le *vert* offrent une diminution de *saturation*, diminution qui est petite si le *vert* entre comme couleur composante, qui est considérable si le *vert* entre simplement comme couleur de mélange. » (Op. cit. p. 219.)

(3) Voy. W. Wundt, Op. cit. p. 324.

dans le détail desquelles nous ne saurions entrer ici ; nous nous contenterons de rapporter une observation empruntée à M. Preyer : elle a trait à un sujet atteint de dyschromatopsie, cette singulière affection dont l'étude nous fournira plus loin nombre de faits intéressants. Une femme remarqua qu'elle voyait autrement les couleurs avec l'œil droit qu'avec l'œil gauche. L'essai fait avec les différents rayons du spectre montra que l'œil gauche voyait toutes les couleurs, tandis que le droit était complètement privé de la perception du *vert*. On rechercha aussitôt si ce sujet distinguait de cet œil le bleu et le violet du spectre comme bleu et comme violet. Si le bleu est une couleur fondamentale, l'œil privé de la perception du vert n'en devra pas moins reconnaître le bleu spectral comme tel. Si au contraire le bleu n'est produit, comme on tend à le croire généralement aujourd'hui, que par l'excitation simultanée des organes terminaux de la rétine aptes à percevoir le jaune et le violet, le bleu devra naturellement être perçu comme du violet et non comme du bleu. C'est ce qui arriva en effet : tandis que l'œil gauche distingua bien le bleu et le violet, l'œil droit, privé de la perception du vert, confondit le bleu et le violet en accusant une couleur *lilas avec une pointe rose* (1).

De cette expérience nous pouvons conclure, avec Preyer, que le *violet est bien l'une des trois couleurs fondamentales*, comme Th. Young l'avait prétendu et comme Helmholtz avait démontré dans ces derniers temps qu'il devait en être ainsi, selon toute vraisemblance (2).

B. *De la saturation d'une couleur.* — On dit qu'une cou-

(1) Voy. Preyer, in journ. de Ch. Robin. 1872, numéro de mai, p. 334.

(2) Pour la physiologie comparée de la vision des couleurs, voyez l'intéressant mémoire de P. Bert : *sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous.* (Archiv. de physiologie. Septembre 1869, p. 547.)

leur est *saturée* lorsqu'elle est aussi *pure* que possible, c'est-à-dire *sans mélange* d'aucun des autres éléments de la lumière colorée. Pour traduire cette proposition en langage physiologique, et en admettant l'hypothèse de Th. Young, nous dirions que, par exemple, nous avons la sensation du *rouge saturé* lorsque la fibre élémentaire, l'organe terminal élémentaire qui correspond à l'excitation du rouge, entre complètement seul en activité. Or, si la théorie d'Young est vraie, nous ne devrions jamais avoir la sensation d'une couleur saturée, puisque, d'après cette hypothèse, si la lumière rouge excite énergiquement l'élément qui correspond au rouge, elle excite aussi, quoique à un bien plus faible degré, ceux qui correspondent au vert et au violet (voy. l'énoncé de la loi de Young, plus haut p.114). Toute lumière rouge en produisant l'excitation du rouge, devra donc y mêler toujours une quantité, infiniment petite il est vrai, de vert et de violet.

C'est ce qui a lieu en effet. Bien des personnes seraient étonnées si on leur disait qu'elles n'ont peut-être jamais eu la sensation élémentaire du rouge porté à son maximum, sans qu'il y fût joint les deux autres, à leur minimum il est vrai. En effet, un artifice expérimental fort ingénieux permet d'isoler le rouge maximum, que nous avons pris pour exemple, de toute trace des deux autres couleurs : il suffit pour cela d'émousser la sensibilité de l'œil pour ces deux dernières, c'est-à-dire de fatiguer, de rendre inexcitables les éléments rétinien du vert et du violet ; alors, la lumière rouge ne mettra en action que le seul élément rétinien du rouge, et nous aurons la perception du *rouge saturé*. Si donc nous fatiguons une *partie* de la rétine par une longue contemplation du vert bleuâtre du spectre, et que nous rendions ainsi cette partie de l'œil aveugle à la fois pour le vert et pour le violet, lorsque nous porterons immédiatement ensuite le regard sur un rouge spectral aussi pur que possible, la portion de ce rouge qui viendra impressionner

la partie précédemment fatiguée de la rétine, nous paraîtra d'un *rouge saturé intense*, d'un rouge plus pur que le reste du rouge spectral qui l'entourne, et qui est pourtant le rouge le plus pur que le monde extérieur puisse nous offrir (1).

Nous voyons donc en somme que l'étude de la saturation d'une couleur confirme exactement l'hypothèse émise par Young.

Galezowski n'a pas cherché comment sa théorie pouvait expliquer ces expériences sur les couleurs artificiellement saturées ; pour cette question, comme pour celle de la dyschromatopsie, il se contente de dire avec Aubert : « que les recherches sur les cécités des couleurs ne peuvent servir de preuves soit pour, soit contre la théorie de Young. »

C. *Faits empruntés à la dischromatopsie.* — Quelques sujets présentent ce fait singulier que leur rétine n'est sensible qu'à deux ou qu'à une des trois couleurs élémentaires. Ces observations sont très-intéressantes pour établir la physiologie de la rétine. Parmi les nombreuses formes de cécités des couleurs étudiées par les ophthalmologistes, nous ne parlerons pas de l'*achromatopsie*, qui consiste dans une impossibilité complète d'apercevoir les couleurs, le sujet ne distinguant que les degrés de clair et de sombre et voyant par exemple les objets tels qu'ils sont représentés par la photographie ; nous nous arrêterons seulement sur les cas où l'excitabilité manque pour une seule couleur. — Parmi ces formes, l'*akyanopsie* ou état d'un homme qui n'aperçoit pas le bleu, a été peu étudiée. — Le cas le plus fréquent est celui d'achromatopsie pour le rouge, d'*anérythroblepsie* (2). Chez ces sujets, la lumière rouge est comme si elle

(1) Helmholtz. Op. cit. (Revue des cours scientifiques, p. 322.)

(2) Nommé aussi *Daltonisme*, parce que cet état a été décrit pour la première fois par Dalton, qui en était atteint.

n'existait pas ; par suite toutes les différences de couleurs paraissent, pour les couleurs de peinture, des différences de jaune et de bleu ; pour les couleurs du spectre, des différences de vert et de violet : « Les fleurs rouge-écarlate du géranium leur paraissent du même ton que les feuilles de cette plante ; ils ne peuvent distinguer entre elles les lanternes rouges et vertes, qui servent de signaux sur les chemins de fer ; le rouge écarlate très-saturé leur paraît presque noir, à tel point qu'un prêtre écossais, affecté d'anérythroblepsie, se choisit un jour par mégarde du drap rouge écarlate pour une soutane » (1).

Tous ces phénomènes s'expliquent parfaitement grâce à la théorie de Young. S'il y a en effet dans le nerf optique, ou dans ses éléments terminaux, des fibres affectées au bleu, d'autres au rouge, d'autres au jaune, il suffit que l'une de ces espèces de fibres manque et le sujet sera condamné fatalement à ignorer la couleur correspondante. — Il est vrai que cette explication, que l'on n'éprouve aucune répugnance à admettre pour les cas de daltonisme congénital, se conçoit moins bien dans la cécité acquise pour les couleurs.

Bases anatomiques des théories des excitations colorées.

On tend généralement à regarder les cônes comme le siège des énergies spécifiques dont l'excitation constitue le point de départ des sensations colorées.

Nous avons vu que Galezowski s'appuyait surtout sur la forme conique de ces éléments pour établir sa théorie ; mais, même en acceptant l'hypothèse de Young, tous les faits empruntés, soit à la vision chez l'homme, soit à la physiologie comparée des vertébrés, paraissent devoir nous décider à placer dans les cônes la sensibilité aux couleurs.

(1) Helmholtz.

1° Les régions de la rétine humaine les plus aptes à percevoir et à distinguer les couleurs sont celles qui sont les plus riches en cônes; en première ligne vient la tache jaune, qui, nous le savons, ne renferme que des cônes; à mesure que l'on examine les portions équatoriales, puis les parties antérieures de la rétine, l'excitabilité chromatique s'affaiblit et disparaît : « Chacun de nous est aveugle pour le rouge, près de la limite du champ visuel. Nous voyons le mouvement d'une fleur de géranium que nous faisons aller et venir dans le champ de vision; mais nous ne distinguons pas sa couleur, laquelle se confond avec celle du feuillage de la même plante. » (Helmholtz.) Or, nous savons que les cônes deviennent très-rares, sinon totalement absents, vers les zones antérieures de la rétine proprement dite.

Woinow a fait de nombreuses recherches sur les divers degrés d'excitabilité de la rétine par les couleurs, dans les diverses zones de cette membrane. De ses travaux et des recherches toutes récentes de Ruckhard (1), il résulte, ainsi qu'on le savait du reste depuis longtemps, que les couleurs composées sont perçues tout autrement vers les régions antérieures que vers le pôle postérieur de la rétine. Expérimentant principalement avec la *couleur pourpre*, ces physiologistes ont montré que, vers le point de fixation (tache jaune) et dans une certaine étendue autour de lui, l'objet de couleur pourpre apparaît avec sa véritable couleur. Cette partie centrale est entourée d'une zone presque équatoriale, où la couleur pourpre est perçue comme bleue, très-nette; enfin, plus en avant, il n'y a plus de couleur, et l'objet paraît gris.

Si l'on se demande, maintenant, comment expliquer la différence des impressions dans ces trois zones, il se présente trois hypothèses : — 1° influence de l'intensité de la

(1) Centralbalt. Décembre 1872. Op. cit.

lumière. On sait, en effet, que toute couleur du spectre, à mesure que la lumière devient plus forte, change de nuance et passe par tous les degrés, jusqu'au blanc (1). Mais comme au contraire nous savons que l'intensité lumineuse des impressions diminue graduellement à la périphérie de la rétine, cette explication ne peut être invoquée ici, ou bien est insuffisante pour expliquer la perception d'un bleu *très-net*. — 2° On invoquerait plutôt ce fait également connu, que les nuances changent quand l'éclairage diminue et que les dimensions de l'objet coloré influent également sur la perception des couleurs. Mais dans ni l'un ni l'autre de ces cas, un corps rouge pourpre ne peut paraître bleu. Il faut donc chercher une autre explication. — 3° Celle-ci est parfaitement d'accord avec la théorie de Th. Young. Il faut admettre que les éléments qui sont impressionnés par les couleurs élémentaires ne sont pas également distribués dans la rétine, mais présentent des départements d'inégale grandeur : à la partie où se trouvent réunis les trois éléments excitable, la sensibilité pour les couleurs est parfaite ; mais en dehors de là, elle ne l'est plus. Dans la bande périphérique où l'objet *rouge pourpre* paraît *bleu*, manquent les éléments excitable par le rouge, de sorte que le bleu (ou violet ?), qui est un des éléments constituants du pourpre, apparaît seul. Le rouge, l'orange, le jaune et le vert paraissent d'une couleur jaunâtre, de sorte qu'on peut, même dans l'œil sain, considérer cette zone comme *aveugle pour le rouge*.

(1) Ces phénomènes et ceux que nous indiquons plus loin sont bien connus des peintres. Helmholtz les résume de la manière suivante : à l'éclairage du soleil, les couleurs des objets d'intensité moyenne s'approchent davantage des couleurs des objets les plus clairs, tandis qu'à l'éclairage de la lune, elles se rapprochent de celles des corps les plus foncés. De plus, quand l'intensité de l'éclairage augmente, l'impression du rouge et du jaune augmente plus vite que celle du bleu ; aussi les peintres donnent-ils une teinte jaunâtre à leurs paysages éclairés par le soleil, et poussent-ils au bleu ceux qui sont destinés à représenter les effets de lune.

Dans la bande externe ou antérieure, où toutes les couleurs paraissent grises, on peut expliquer le phénomène en disant que : ou bien, par suite du peu de lumière, aucune impression de couleur ne peut avoir lieu, ou bien que les éléments de la rétine destinés à cette perception font défaut. Peut-être y a-t-il cependant encore là des organes sensibles, ou du moins légèrement excitables par le *vert* ; car, à ce niveau, le vert et le jaune donnent l'impression du *blanc* et non du gris. — Pour les autres couleurs, on peut appliquer ici la théorie de Schultze, d'après laquelle les bâtonnets, qui sont plus nombreux à la périphérie de la rétine, ne perçoivent pas les couleurs comme les cônes, mais distinguent seulement ce qui est *clair* ou *obscur*.

La circonscription rétinienne où se produit l'excitation par le rouge, peut varier d'étendue et se réduire à la tache jaune ; si elle se réduit davantage, nous tombons dans le cas de cécité complète pour le rouge, dont nous parlerons bientôt. Pour nous arrêter seulement ici sur le cas des individus dont la tache jaune est seule excitable par le rouge, on ne connaît pas la disposition anatomique qui pourrait correspondre à cette particularité. Sans doute les cônes sont distribués dans le champ rétinien comme dans les yeux normaux ; mais les éléments du rouge sont plus difficiles à faire entrer en vibrations, ou leurs vibrations se perçoivent plus difficilement. En effet, non-seulement ces sujets ne distinguent le rouge que quand ils fixent l'objet coloré ; mais il en est encore quelques-uns d'entre eux qui ne distinguent bien cette couleur que quand elle contraste avec une autre couleur élémentaire placée dans son voisinage : c'est ainsi qu'ils ne reconnaissent le rouge que près du vert, par exemple des fraises entourées de leurs feuilles, etc.

Il faudrait un volume entier pour résumer toutes les expériences qui ont été faites sur la vision des couleurs par les différentes régions de la rétine. Nous donnerons

seulement quelques nouveaux détails sur le *vert*. Le vert donne des impressions très-particulières : en l'éloignant latéralement de l'axe visuel, il devient jaunâtre ; certaines variétés de vert donnent à un endroit déterminé du champ visuel une couleur jaune très-prononcée ; à la périphérie du champ visuel, elle devient sale, et, selon le fond employé, elle devient grise, ou d'un gris sale. De même que le jaune, et contrairement à d'autres couleurs (le rouge dans quelques cas), le vert ne paraît jamais noir à la périphérie. Ainsi, quand nous regardons d'un seul œil le spectre solaire, de façon à fixer le rouge, le spectre nous apparaît de la manière suivante : nous voyons d'abord le *rouge*, puis vient une large raie *jaune*, puis le *bleu* ; le vert n'est pas vu avec sa couleur verte, mais paraît jaune ; le violet est également invisible.

Nous ne pouvons entrer plus avant dans l'étude des couleurs, étude qui constitue aujourd'hui toute une science. Il nous suffit d'avoir indiqué les faits les plus saillants, et qui peuvent le plus être invoqués en faveur de la théorie de Th. Young et Helmholtz.

2° Parmi les mammifères, les cônes manquent complètement chez les nocturnes (chauve-souris, hérisson, taupe, etc.). Or, nous savons que l'on ne peut dans l'obscurité distinguer les couleurs. Si les cônes sont les organes des impressions colorées, on ne doit pas s'étonner qu'ils manquent chez les chauves-souris, etc. (1).

3° Les oiseaux de nuit manquent complètement de cônes et n'ont que des bâtonnets ; cela doit leur suffire pour distinguer des différences quantitatives et non qualitatives de lumière. Au contraire, les oiseaux diurnes, surtout ceux qui font leur proie de petits insectes aux couleurs bril-

(1) Max Schultze, in *journ. de Ch. Robin. Op. cit.* (1868), p. 104.

lantes, possèdent un nombre relativement beaucoup plus grand de cônes que l'homme et les autres mammifères.

Jusqu'ici les considérations anatomiques que nous venons de passer en revue peuvent être invoquées en faveur aussi bien de la récente théorie de Galezowski que de celle de Young et de Helmholtz ; mais il n'en est plus de même si, après avoir étudié la distribution des cônes, nous invoquons ce que l'anatomie nous a appris sur leur *forme* et leur *structure*. Le cône *géométrique* représenté par Galezowski, dans sa figure schématique (voy. p. 112), est loin de répondre à la forme réelle de ces éléments. Les cônes sont bien coniques, il est vrai, mais d'une forme conique très-irrégulière : ils sont renflés parfois comme une bouteille ventrue. — Mais l'argument qui doit nous paraître décisif est celui-ci : nous savons que la tache jaune est le lieu le plus excitable, et le plus délicatement excitable par des impressions colorées ; or, à ce niveau, on ne trouve, il est vrai, que des *cônes*, mais des cônes qui ont perdu entièrement leur forme conique ; ce sont des bâtonnets plus épais et plus longs que les bâtonnets ordinaires.

Au contraire, en rappelant certains détails anatomiques de la structure des cônes et de leurs fibres, nous trouverons une série de faits qui viennent tous à l'appui de la théorie de Th. Young et de Helmholtz, ou d'une théorie analogue.

4° Nous avons vu en anatomie que les fibres de cônes (couche granuleuse externe), sont plus épaisses que celles des bâtonnets ; de plus, elles paraissent se décomposer en fibrilles, ce qui nous permettrait de comprendre, dans l'hypothèse de Th. Young, que dans ce nombre de fibrilles les unes répondraient au rouge, les autres au vert, d'autres enfin au violet ; nous pourrions donc concevoir, toujours d'accord avec cette hypothèse, qu'un seul cône fût

excitable à la fois et d'une manière distincte par chacune des trois couleurs élémentaires.

Mais si la manière dont la lumière mélangée est décomposée dans les cônes, nous est complètement incompréhensible chez l'homme et chez les mammifères, il existe chez les oiseaux une disposition que nous avons largement étudiée et dont nous avons même indiqué l'usage probable (voy. Première partie, p. 42). Nous voulons parler de la *boule graisseuse colorée* que l'on trouve entre le segment interne et le segment externe des cônes, boule qui est rouge dans les uns de ces éléments, jaune dans les autres, et enfin, dans d'autres encore, tout à fait incolore. Il est donc probable qu'ici la réception de chaque couleur simple serait dévolue à un élément conique distinct, cette pluralité des cônes des oiseaux correspondant à un seul cône chez l'homme (Schultze). Selon la couleur de leur boule graisseuse, les uns ne transmettraient que de la lumière rouge, les autres que de la lumière jaune, et les derniers que de la lumière blanche, aux éléments sensibles, etc.

Cette idée de l'influence que les boules colorées pourraient exercer sur la lumière qui les traverse, se trouve confirmée par les recherches de Schultze sur l'influence de la couleur jaune dans la tachejaune. Ce physiologiste a montré que la substance jaune hyaline (1), qui infiltre les éléments de ce point essentiellement sensible de la rétine, avait une grande influence sur la vision, grâce aux modifications qu'elle fait subir aux rayons lumineux. Il lui attribue surtout : l'absorption des rayons de la réfraction la plus forte, du violet, et l'absorption faible du rouge, ce qui doit diminuer l'aberration chromatique de l'œil. Cette correction est d'autant plus efficace qu'elle est appliquée immé-

(1) Schultze, Op. cit. (Journ. de ch. Robin, 1866, numéro de juillet, p. 440.)

diatement au-devant du point où se fait la perception de l'image. En absorbant les rayons bleus ou violets et par suite ceux qui pourraient avoir une influence chimique nuisible sur cette partie si délicate, cette matière jaune diminue la sensibilité au bleu dans ce point. Et en effet Schelske a montré que la sensibilité pour le bleu était un peu plus considérable immédiatement au pourtour de la macula, c'est-à-dire sur les limites de la portion colorée. Schultze arrive donc à cette conclusion que la couleur jaune de la tache a, dans la vision, un effet analogue à celui des globules jaunes dans les cônes de la rétine des oiseaux.

On sait que l'injection de la santonine produit l'effet singulier de diminuer l'excitabilité de la rétine par les rayons violets. Schultze avait d'abord pensé que ce médicament pourrait bien n'agir ainsi qu'en augmentant la couleur jaune de la *macula lutea*. Quelques expériences entreprises à ce sujet ne lui ont pas donné de résultat positif. Mais la question lui paraît encore réservée (2).

II. Des variations de l'excitabilité de la rétine selon la grandeur des ondes lumineuses (selon l'intensité de la lumière).

Il est évident que plus la lumière est intense, plus elle fait entrer vivement en action les éléments excitables de la rétine. Ce fait, bien connu, n'a pas besoin de démonstration.

Mais il était pour le moins intéressant de rechercher si l'loi de Weber, qui nous indique, dans une formule générale, le rapport qui lie l'intensité de l'excitant à l'intensité de l'excitation produite, se vérifiait comme pour le tact, l'ouïe et les autres organes des sens. — Rappelons d'abord

(2) *Id., id.*, p. 444.

brièvement la loi de Weber : quand, pour une excitation de même ordre, l'excitant agit avec une intensité un, deux, trois..., l'excitation produite est $1, 1/2, 1/3$, ou, en d'autres termes, la sensibilité est inversement proportionnelle à l'intensité de l'excitant. — Mais comment mesurer l'intensité de l'excitation produite ? On le fait par ce qu'on appelle la *mesure de la sensibilité aux différences*. Un exemple fera mieux comprendre ce que l'on entend par cette formule, et nous emprunterons précisément cet exemple à l'excitation rétinienne.

C'est encore au travail de notre ami le D^r Rist que nous empruntons l'exposé de cette délicate analyse ; si l'on regarde au ciel deux nuages d'une teinte très-peu différente, assez peu différente pour que l'on puisse regarder cette différence de teinte comme la plus petite perceptible, puis qu'ensuite on interpose entre l'œil et le ciel des verres gris enfumés qui ont la propriété de diminuer l'intensité de la lumière, sans la changer du reste, on remarque que la différence de teinte est, après cette interposition, tout aussi sensible qu'avant, et que cette différence reste sensible au même degré pour des verres même très-foncés. Il est clair que, dans ce cas, l'intensité de la sensation produite par chaque objet en particulier a diminué, et pourtant nous apprécions avec la même facilité la différence d'intensité. Supposons au contraire qu'on ajoute aux deux intensités lumineuses une même somme de lumière, leur différence restera la même, mais leur rapport deviendra différent, et, dans ce cas, nous ne devons plus apprécier aussi bien les différences d'intensité. C'est ce qui a lieu en fait. C'est pour cela que pendant le jour nous ne distinguons plus au ciel des astres que nous y voyons la nuit. C'est pour le même motif que nous ne distinguons plus les différences de teinte d'un tableau à l'huile très-brillant, quand il réfléchit une forte lumière, celle qui se projette par une croisée, par exemple. Les différences d'intensité

des différentes couleurs sont restées les mêmes, car il s'est ajouté à chacune d'elles une même quantité de lumière, mais le rapport entre ces différentes intensités a changé.

On trouvera dans le travail que nous avons cité des recherches très-longues et très-complètes, non-seulement sur les degrés d'excitabilité de la rétine par la différence d'intensité des couleurs, mais encore sur les valeurs absolues des plus petites différences perceptibles. Nous ne pouvons insister davantage sur cette étude qui, dès qu'elle sort de l'indication grossière à laquelle nous nous sommes borné, pour entrer dans une analyse minutieuse et exacte, se rapporte plutôt à l'examen des centres cérébraux comme organes de *perception* qu'à celui de la rétine comme organe *d'impression* (1).

En résumé, si nous jetons un regard en arrière, pour embrasser l'ensemble de l'étude physiologique de la rétine, nous voyons que l'excitabilité de cette membrane, *l'énergie spécifique* des organes terminaux du nerf optique, est surtout mise en jeu par la lumière; celle-ci, constituée par les vibrations de l'éther, agit sur les extrémités des fibrilles optiques par l'intermédiaire des cônes et des bâtonnets, comme le son, représenté par les vibrations de l'air, puis des liquides de l'oreille interne, agit sur les extrémités du nerf acoustique, par l'intermédiaire des arcs de Corti. Seulement tandis qu'il y a 3000 arcs de Corti et que, par suite, l'échelle des sons est relativement immense et contient à peu près six à neuf octaves (2), il n'y a dans la rétine, comme analogue aux fibres de Corti, que *trois* fibres à excitabilité

(1) Aussi les physiologistes allemands donnent-ils à ces phénomènes le nom de *psycho-physiques*. On trouvera une étude approfondie de la *loi psycho-physique*, vérifiée dans les phénomènes de la vision, in W. Wundt, *Physiologie humaine*, trad. franç., par Bouchard, p. 493.

(2) Nous parlons de l'échelle des sons musicaux, c'est-à-dire de l'*ut*₁ (65 vibr., jusqu'au *la*₆ (3480).

distincte, et dont l'hypothèse seule de Young nous permet de concevoir l'existence ; aussi l'échelle des impressions lumineuses, loin de présenter neuf octaves, ne présente pas même une octave, mais seulement l'étendue de ce qu'on appellerait en musique une *sixte mineure* ; à la variété infinie des sons, depuis celui qui présente 32 vibrations jusqu'à celui qui en offre 73000, ne correspondent que trois couleurs élémentaires, le rouge, le vert et le violet.

Enfin nous avons vu que ces trois excitations élémentaires présentent des particularités analogues à celles des excitations élémentaires de l'organe auditif, sous le rapport de l'intensité, du ton (couleurs), et du timbre (saturation parfaite ou imparfaite) (1). Nous pouvons donc dire, en résumant les dernières parties de notre étude, celle des couleurs, que les couleurs simples sont les notes de la gamme ; mais nous ne comparerons pas les couleurs composées à un accord, parce que dans un accord, une oreille exercée peut discerner chaque note composante, tandis que l'œil ne peut décomposer sans artifice une couleur. Nous dirons plutôt que les *couleurs composées* correspondent aux *sons composés d'un son fondamental et de plusieurs harmoniques* ; car c'est là précisément ce qui, pour le son, constitue le timbre ; et de même que le timbre varie selon la nature des corps et peut permettre à l'oreille de reconnaître cette nature, de même les couleurs (toujours plus ou moins composées) varient avec la nature des corps et nous servent essentiellement à les distinguer.

Mais ce n'est pas seulement avec l'organe de l'ouïe que la rétine présente les plus grands rapports : les bâtonnets

(1) On trouve dans les auteurs allemands entre les noms de *clarté* des couleurs (*Helligkeit*) et d'*intensité* (*Intensität*) une distinction subtile dans laquelle nous n'avons pas cru devoir entrer. Pour eux, la clarté d'une couleur se mesure par l'énergie de la sensation produite sur nous. L'intensité d'une couleur exige à la fois un degré élevé de clarté et l'état de saturation. (Voy. J. Schutzenberger. In Brücke, Op. cit., p. 27.)

et les cônes des vertébrés offrent beaucoup d'analogies de forme et de structure avec les éléments qui correspondent aux extrémités terminales des nerfs de l'olfaction. Ces derniers éléments se trouvent au milieu de cellules épithéliales modifiées. C'est ce qui a amené Rouget à considérer les bâtonnets et les cônes rétiniens comme très-voisins, par leur nature, des éléments épithéliaux. « Kœlliker a décrit comme constituant la région ciliaire de la rétine une couche de cellules cylindriques, intimement unies aux cellules pigmentaires de la choroïde. Bien qu'on soit généralement disposé à considérer ces cellules cylindriques comme appartenant au tissu conjonctif, comme l'analogie des fibres radiées (1), mes propres observations me portent à les regarder comme étant simplement des *cellules épithéliales*. Or, sur une coupe des milieux de l'œil, dans la région ciliaire (voir la figure même donnée par Kœlliker (2), cette couche de cellules fait suite à la couche des bâtonnets de la rétine. On trouve là, selon toute probabilité, la lame commune d'où se développe, chez l'embryon, simultanément la couche des bâtonnets et la couche pigmentaire de la rétine, dans leur état primitif et sans aucune connexion avec la couche nerveuse, qui cesse du reste aux limites postérieures de la région ciliaire.

Si les bâtonnets et les cônes sont des éléments distincts des éléments nerveux proprement dits par leur origine, comme par leur texture, ils sont incapables de recevoir eux-mêmes les impressions lumineuses, mais ils constituent des appareils de réception des ondulations lumineuses, et les agents uniques de transmission du mouvement spécial de la lumière au nerf optique.

Or, ce rôle d'appareils spéciaux empruntés à des éléments analogues à ceux de nature épithéliale ou épidermique, appareils inertes par eux-mêmes, mais transmettant aux

(1) Voy. 1^{re} partie.

(2) 2^e édit. franç., fig. 493, p. 885.

nerfs les mouvements qu'ils reçoivent, s'observe dans plusieurs organes de sensibilité et de tact, chez les animaux inférieurs. Il s'observe sous la forme la plus simple dans les poils de la larve du *Corethra plumicornis* (1), qui reposent sur l'extrémité des nerfs cutanés renflés en forme de bouton, et leur transmettent la sensation de contact des corps extérieurs. Une disposition analogue se remarque, d'après les travaux de Jobert (Journal de Lacaze-Duthiers) (2), dans la membrane de l'aile de la chauve-souris, où les extrémités nerveuses sont surmontées de poils tactiles, qui constituent peut-être un organe d'un sens spécial. » (Rouget.)

Supplément.

Nous devons, dans cette partie complémentaire, indiquer rapidement quelques phénomènes physiologiques, qui sembleraient au premier abord devoir être compris dans l'étude de la rétine, mais que nous avons laissés de côté pour les raisons que nous allons indiquer. C'est encore faire la physiologie d'un organe que de bien dégager les phénomènes dont il est essentiellement le siège de ceux auxquels il ne prend qu'une part toute secondaire, ou même absolument aucune part.

Durée de la perception lumineuse. -- Lorsque la rétine est excitée, la perception n'est pas immédiate; elle retarde

(1) Voy. Leydig, *Histologie comparée*, trad. franç., 1866, fig. 115. p. 239.

(2) Voy. aussi Jobert. Thèse de doctorat ès sciences, 1872; et in *Journal de Ch. Robin* (1870-71) : *Contributions à l'étude du système nerveux sensitif*. Comparez enfin Ch. Robin : *Observations anatomiques sur deux espèces de Daphnies*. (in *Journal d'anat. et de physiol.*, septembre 1872, pl. XIX, fig. 4).

d'un temps infiniment court. Ce retard est dû à ce que sans doute il faut un certain temps pour que se fasse la transformation du mouvement lumineux en mouvement nerveux; puis ce dernier mouvement met un intervalle de temps, intervalle infiniment petit, pour se propager jusqu'aux centres cérébraux le long du nerf optique; enfin les centres de perception eux-mêmes ne s'ébranlent pas immédiatement. D'après les recherches de Plateau, Lissajous, Helmholtz, l'ensemble de ces retards serait de $1/50$ à $1/30$ de seconde. — De même, lorsque l'excitation a cessé, la cessation de la perception ne se produit pas aussitôt et retarde d'un temps égal, qui se compose certainement aussi de trois fractions devant être rapportées à une légère continuation de l'état vibratoire des éléments rétiens, du nerf optique et des centres cérébraux.

La part qui, dans ces retards, revient à la rétine, n'a pu être déterminée d'une façon exacte, comme elle l'a été pour des retards semblables, dans d'autres organes des sens (1).

Il n'y a donc pas lieu de s'en occuper spécialement à propos de la physiologie de la rétine.

Persistance des images sur la rétine. — Il résulte de ce retard que les impressions très-rapides nous paraissent plus longues qu'elles ne sont en réalité, lorsque ces impressions durent un temps moins considérable que celui que mettent la rétine, le nerf optique et les centres cérébraux à rentrer dans le repos. C'est ainsi que nous attribuons à l'éclair une durée qu'il n'a pas; et, de plus, comme la lueur de l'éclair est instantanée, et que ni l'impression, ni la transmission, ni la perception visuelle ne le sont, il s'ensuit qu'au moment où nous le voyons il a déjà disparu (2). — Que d'au-

(1) Voy. Hirn. (du Loguelbach). Théorie mécanique de la chaleur. (Conséquences philosophiques et métaphysiques de la théorie dynamique; esquisse 2^e; addition 4.)

(2) J. Béclard. Traité de physiologie, 6^e édit., 1870, p. 848.

tre part un phénomène lumineux se produise d'une façon intermittente et à intervalles assez rapprochés, pour que chaque nouvelle impression commence avant que la perception précédente soit éteinte, il en résultera que la perception sera continue et que le phénomène nous paraîtra l'être. « Lorsque nous imprimons à un corps incandescent un mouvement rapide de rotation, il semble que nous ayons devant les yeux une circonférence continue; lorsqu'une fusée volante s'élanche dans les airs, elle semble conduire à sa suite une longue traînée de feu; lorsqu'une voiture se meut avec une grande rapidité, les jantes qui réunissent la circonférence des roues avec les moyeux disparaissent; lorsque les cordes vibrantes résonnent, elles paraissent amplifiées à leur partie moyenne » (1).

Ce sont déjà là de véritables *images persistantes*; mais on donne surtout ce nom aux phénomènes caractérisés par la persistance de sensations lumineuses, un temps relativement considérable après la cessation de l'excitation. Ce sont là, à proprement parler, les *images consécutives* quand ces images reproduisent l'état de lumière et la couleur du corps impressionnant, on les dit *images consécutives positives*, et *images consécutives négatives* lorsqu'elles se présentent avec les caractères inverses de clarté et de couleur (couleurs complémentaires). Nous ne pouvons énumérer ici tous les caractères de ces images, non plus que les conditions diverses de leur production et les applications fort curieuses qui en ont été faites, non-seulement comme jouets plus ou moins ingénieux, mais encore comme source féconde d'expérimentations physiologiques (2); nous avons seulement

(1) J. Béclard. Traité de physiologie, 6^e édit. 1870, p. 840.

(2) C'est grâce aux images consécutives que l'on a pu déterminer exactement (procédé de Ruete) le mode de production des mouvements obliques du regard, et l'orientation du globe oculaire pendant ces mouvements. (Voy. E. Meyer. *Des mouvements du globe oculaire*. Journal de Ch. Robin, 1864, p. 218.)

à démontrer que la rétine n'y prend que peu ou pas de part, contrairement à la théorie de J. Plateau. Nous ne citerons à l'appui de notre manière de voir que deux expériences :

1° Quand une image consécutive s'est produite, la grandeur de cette image paraît varier avec la distance de la surface sur laquelle on jette les yeux ; cette circonstance avait été invoquée par J. Plateau, pour prouver que le fait de la persistance est bien un fait rétinien, quant à son siège : « car, disait-il, la partie modifiée (de la rétine) ayant une étendue constante, si nous attribuons successivement aux images des distances différentes, en les projetant sur des surfaces plus ou moins éloignées, nous devons nécessairement juger leur grandeur absolue plus ou moins considérable » (1). Mais cela ne prouve rien ; car, en admettant que le cerveau seul soit le siège de cette réviviscence de l'image, nous savons que tout organe central rapporte ses perceptions subjectives à l'extrémité des nerfs sensitifs correspondant et précisément dans une étendue périphérique en rapport avec l'étendue de l'organe central mis en action. Mais il est des preuves directes que la grandeur variable de l'image dépend d'un effet moral, et que, par suite, cette image elle-même est principalement de nature centrale. Van Breda (2) a remarqué qu'il voyait, en se couvrant parfaitement les yeux, l'image accidentelle se rapetisser ou s'agrandir lorsqu'il exécutait des mouvements qui le rapprochaient ou qui l'éloignaient d'un objet réel occupant le lieu apparent de l'image.

2° Si l'on examine une image stéréoscopique transparente, lorsque l'une des rétines est affectée par une image accidentelle, on voit celle-ci dans l'un des plans de l'image stéréoscopique sur lesquels on fixe particulièrement les

(1) Plateau. Annales de chimie et de physique, t. LVIII, p. 364.

(2) In M. Melsens. Recherches sur la persistance des impression de la rétine. (Bulletin de l'Académie royale de Belgique, 2^e série, t. III, n^o 11.)

yeux; il est curieux de voir l'image suivre les reliefs donnés par le stéréoscope; lorsqu'elle se rapproche des plans situés sur le devant, sa grandeur diminue; elle est plus grande incontestablement, quand on l'observe dans les derniers plans, dans ceux qui paraissent les plus éloignés. « Il semblerait, dit Melsens, auquel nous empruntons cette expérience, et qui se montre cependant très-partisan de la théorie de Plateau, il semblerait donc que l'imagination a une part très-considérable dans l'apparence, la petitesse et la grandeur de l'image accidentelle » (1).

Phénomènes de contraste. — Nous avons vu qu'à une image persistante, dite positive, peut succéder une image persistante négative; sans entrer dans le détail de ces dernières images, nous devons indiquer qu'elles présentent des couleurs inverses, c'est-à-dire complémentaires, et que, si l'image primitive était blanche, elle donne lieu à des images persistantes négatives qui passent successivement par les principales couleurs du spectre. On a alors ce qu'on appelle un *phénomène de contraste*. Chevreul qui a étudié ces singulières particularités du sens de la vue, donne à ces phénomènes de contraste le nom de *contrastes successifs* pour les distinguer du *contraste simultané*, qui se produit lorsque des phénomènes analogues sont dus à une comparaison entre les impressions simultanées et isolées produites sur des points voisins de la rétine (2). — Pour ne parler ici que du *contraste simultané*, il nous sera facile de montrer, ainsi que Chevreul l'a dès longtemps indiqué, que c'est là un phénomène psychologique dans lequel le *jugement* joue le rôle le plus important (3).

(1) Melsens. Loc. cit., p. 44.

(2) Chevreul, le premier (1828), a distingué le *contraste successif* du *contraste simultané*. Il a étudié le *contraste mixte*, le *contraste de ton*, le *contraste de couleur*, etc. (Voy. Ch. Robin. Dict. de méd. 1873, p. 350.)

(3) Ce n'est pas à dire que la rétine n'y prenne une faible part; nous nous sommes même servi précédemment d'un phénomène très-voisin des phéno-

Les *ombres colorées* nous fourniront l'exemple le plus frappant (Wundt). Si, à la clarté du jour, on dispose une bougie dont la lumière est rougeâtre, et si l'on fait tomber l'ombre de cette bougie sur un papier blanc, l'ombre devrait paraître grise, puisqu'elle n'est due qu'à la lumière diurne, et cependant elle est bleuâtre. La cause en est évidemment dans la comparaison avec la lumière rougeâtre ambiante qui provient de la bougie. Cette lumière nous semble blanche, parce que nous sommes habitués à considérer la lumière diffuse comme blanche. Or, du moment que notre jugement est altéré au point qu'une lumière rougeâtre nous semble blanche, toute lumière qui, en réalité, est blanche, doit nécessairement nous paraître vert bleuâtre. Si l'on ne produit l'ombre qu'après avoir rendu impossible toute comparaison avec la lumière ambiante de la bougie (en regardant, au travers d'un tube noirci à l'intérieur, l'ombre portée), cette ombre paraît grise (Fechner); mais, si on la regarde au contraire par le tube après que déjà on a jugé qu'elle est bleue, elle restera de cette teinte alors même que la lumière de la bougie est enlevée (1).

Irradiation. — Les phénomènes d'irradiation sont bien connus : lorsqu'on regarde un objet brillant sur un fond obscur, l'objet paraît plus grand qu'il n'est en réalité; inversement un objet de couleur sombre, sur un fond brillant, paraît plus petit. On trouve décrits partout les singulières illusions et les changements de forme que cette

mènes de contraste pour prouver l'hypothèse de Th. Young, au moyen des couleurs artificiellement saturées. Mais le centre cérébral joue incontestablement le principal rôle dans ces phénomènes.

(1) On trouvera dans Wundt (Physiologie, p. 500), auquel l'exposé de cette curieuse expérience est emprunté, un grand nombre d'autres recherches du même genre, d'après Fechner, Brücke, Meyer, Helmholtz; mais n'oublions pas que c'est Chevreul qui, le premier, a ouvert la voie dans les études de ce genre.

irradiation produit dans les objets. Cette irradiation, dans les perceptions visuelles, est de même nature que celle que l'on constate dans tous les autres organes des sens, et particulièrement dans le sens du tact; elle est d'origine centrale; nous ne pouvons que renvoyer à ce que nous avons dit précédemment (p. 95; remarque 1), d'après Hermann, sur la théorie des *cercles de sensation* étudiés sur la surface cutanée.

Vision binoculaire, notions d'espace, stéréoscopie.— Nous l'avons déjà dit (p. 106), la vision binoculaire ne doit pas nous occuper ici, puisqu'elle paraît avoir pour condition essentielle le chiasma des nerfs optiques; cependant, comme son explication et, de plus, celle de la perception de l'espace, des plans, celle de la vision stéréoscopique, ont été surtout établies sur la théorie des *points identiques* des deux rétines, on pourrait croire que nous ne pouvons passer sous silence la disposition des éléments rétiniens qui serait de nature à nous donner la notion correcte de la séparation des points dans l'espace. Il en serait ainsi, en effet, si nous adoptions la théorie de Jean Müller, d'après laquelle l'organe sensible, et la rétine en particulier, se sent lui-même dans l'espace par suite d'une notion innée. Cette théorie, dite *nativistique*, considère donc les notions d'espace comme innées, comme originelles, et la fusion des deux images des deux rétines comme la conséquence préétablie de points correspondants fatalement liés l'un à l'autre dans les deux yeux.

Nous nous contenterons de dire que cette théorie ne peut plus se soutenir aujourd'hui : renvoyant, pour plus de détails, aux belles études de Helmholtz, nous dirons que tout, dans les notions que nous fournit la vue, tend à être considéré comme le résultat de l'expérience, de l'éducation de ce sens. Rien n'est ici *préétabli* et fatalement lié à une disposition anatomique; en un mot, la théorie *empi-*

ristique doit remplacer la théorie nativistique. Ne nous suffit-il pas de faire des préparations sous le microscope composé, qui renverse les images, pour apprendre à diriger nos mouvements d'après une perception visuelle qui est l'inverse de celle à laquelle nous sommes habitués ? Les strabiques ne s'habituent-ils point à fusionner les images fournies par des points non identiques des deux rétines, et cette habitude ne devient-elle pas assez grande pour que la diplopie se manifeste lorsque, après opération et retour de l'œil à sa position normale, les images viennent se faire, cette fois, sur les prétendus points identiques ? (1).

Pour la stéréoscopie, nous nous contenterons de citer la conclusion de Helmholtz (2), que deux sensations, reconnaissables l'une de l'autre, arrivent simultanément à notre conscience ; que leur fusion en une notion unique de l'objet extérieur ne se fait pas par un mécanisme pré-établi de l'excitation de l'organe des sens, mais par un acte de conscience.

Sur toutes les questions de ce genre, l'histoire des aveugles-nés qu'on vient d'opérer est décisive. Au moment où ils recouvrent la vue, ils éprouvent les mêmes sensations visuelles que nous ; mais leurs centres des perceptions visuelles n'ont pas fait, dans leurs rapports avec les autres centres, la même éducation que les nôtres ; ce qui leur manque, c'est ce que nous avons acquis (3). Le plus souvent, au moment où, pour la première fois, ils voient clair, ils croient que tous les objets qu'ils aperçoivent touchent leurs yeux ; ils ne savent ni situer, ni interpréter leurs impressions rétinienne. L'histoire de l'aveugle de Cheselden est connue de tout le monde.

(1) Voy. E. Javal. Art. *Diplopie*, in Dictionnaire de médecine et de chirurgie pratiques, t. XI, p. 635.

(2) Revue des cours scientifiques, 1869, Op. cit.

(3) H. Taine. De l'intelligence, t. II, ch. 2.

Concluons donc que la rétine n'est que le siège d'impressions brutes, de *signes sensoriels*, qu'elle transmet au cerveau. Toutes les modifications curieuses et plus ou moins accidentelles (irradiations, contrastes, persistance, réviviscence) de ces signes sont des phénomènes centraux; toutes leurs combinaisons (vision binoculaire, notion d'espace, stéréoscopie), toutes leurs transformations en perceptions qui les mettent en rapport avec les signes analogues fournis par les autres organes des sens, sont le produit de l'élaboration de ces centres; et ici le domaine de la physiologie touche immédiatement à celui de la véritable et saine psychologie.

BIBLIOGRAPHIE

ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE

- Santorini** (J. D.) *Observationes anatomicæ de Oculo. Venetiis, 1724.*
- Zinn.** *Descrip. anat. oculi humani (Gottingæ, 1755).*
- Semmering** (S. Th.) *De foramine centrali retinæ humanæ limbo luteo cincto, 1795. — Icones oculi humani. — Descrip. fig. de l'œil humain, trad. par Demours, Paris, 1818; in-4.*
- Jacob** (A.) *Inquiries respecting the Anatomy of the Eye. (Médic. chir. Trans. 1823, t. XII, page 487).*
- Arnold.** *Anat. und physiol. Untersuchungen über das Auge des Menschen. (Heidelberg, 1832).*
- Müller** (Joh.) *Ueber den Bau der Augen bei den Insecten und Crustaceen. (Müller's Archiv für Anatomie. Berlin, 1829).*
- Langenbeck** (B. C. R.) *De retina observationes anatomo-pathologicæ. Gottingæ, 1836, in-4 avec pl.*
- Giraldès** (J. A.) *Etudes anatomiques ou Recherches sur l'organisation de l'œil considéré chez l'homme et dans quelques animaux. (Thèse, Paris, 1836, in-4 avec planch.)*
- Bidder** (F.) *Zur Anatomie der Retina, insbesondere zur Würdigung der stabförmigen Körper in derselben (Müller's Archiv für Anatomie, 1839, pag. 371).*
- Lersch.** *De retinæ structura microscopica. Berolini, 1839. Dissert.*
- Remak** (R.) *Zur microscopischen Anatomie der Retina. (Auszug aus eines Briefe an H. Prof. Dr Carus vom 27 Aug. 1838). (Müller's Arch. für Anatomie, 1839, page 165).*
- Hannover** (A.) *Ueber die Netzhaut und ihre Gehirnsubstanz bei Wirbelthieren, mit Ausnahme des Menschen. (Müller's Archiv für Anatomie, 1840, p. 320)*
- Hannover** (A.) *Ueber die Structur der Netzhaut der Schilkröte (Müller's Archiv für Anatomie, 1843, page 314).*
- Brücke.** *Ueber die Physiol. Bedeutung der stabförmigen Körper und der Zwillingszapfen im Auge der Wirbelthiere. (Müller's Archiv für Anatomie. Berlin, 1844).*
- Wharton Jones.** *Lectures on the Anatomy and Physiology of the Eye. (Medical Times, févr. 1844).*
- Pacini** (F.) *Sulla tessitura intima della Retina. (Nuovi Annali delle scienze naturali di Bologna, 1845).*
- Corti.** *Beitrag zur Anatomie der Retina. (In Müller's Arch. für Anatomie, 1850, page 274).*
- Müller** (H.) *Zur Histologie der Netzhaut. (Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie. Leipzig, 1851, page. 234).*
- Hannover** (A.) *Das Auge, Beiträge zur Anatomie, Physiologie und Pathologie dieses Organs. (Leipzig, 1852).*

- Hannover** (A.) Zur Anatomie und Physiologie der Retina. (Zeitschr. für Wissenschaft. Zoolog., 1853, t. V).
- Fick** (A.) et **Du Bois-Reymond**. Ueber den blinden Fleck im Auge. (Muller's Archiv für Anatomie, 1853).
- Brücke** (Er.) Anatomische Beschreibung des menschlichen Augapfels. Berlin, 1847. (Traduit par Gros, in *Traité des maladies des yeux*, par L. A. Desmarres. Paris, 1854, t. I).
- Goodsir** (J.) Lecture on the Retina delivered in the Univ. of Edinburgh. Summer 1855. (Edinb. med. Journal, 1855, pag. 377).
- Græfe**. Absence des vaisseaux de la rétine. (Annales d'oculistique. Bruxelles, 1855, t. 33, p. 164).
- Coccius**. Ueber die Anwendung des Augenspiegel, etc. Leipzig, 1853. — Viertelj. für prakt. Heilkunde. Prag. 1854, p. 80. Trad. et anal. in *Annales d'oculistique*. Bruxelles, 1855, t. XXXIII, page 74.
- Blessig**. De retinae structura, diss. inaug. Dorp. 1855).
- Bowmann** (W.) Anatomie de la rétine. Leçons à l'hôpital ophthalmologique de Londres. (Annales d'oculistique, t. XXXIII, p. 109. Bruxelles, 1855.)
- Müller** (H.) Anat. phys. Unters. über die Retina. (Zeitschr. f. wissenschaft. Zoologie. Band VIII, p. 1, 1856).
- Müller** (H.) Observations sur la structure de la rétine de certains animaux. (Comptes rendus de l'Académie des sciences. Paris, 1856, t. XLIII, p. 743-745).
- Nunnely** (Th.) On the structure of the Retina. (Quart. Journ. of microscop. science. Juni, 1858, p. 217).
- Remak** (R.) Note sur la structure de la Rétine. (Annales d'oculistique, t. XXXV, p. 54, Bruxelles, 1856).
- Lehmann**. Experimenta quædam de nervi optici dissecti ad retinae textura vi et effectu. Dorpati, 1857. Dissert.
- Bergmann**. Zur Kenntniss des gelben Flecks der Netzhaut. (Zeitschr. f. rat. Medicin, nouv. série, Band V, p. 245, 1857.)
- Nunnely** (Th.) On the organs of Vision, their Anatomy and Physiology. London, 1858.
- Bergmann** Anatomisches und Physiologisches über die Netzhaut. (Zeitschrift für rat. Medicin, 3^e série, t. I, 1857).
- Müller** (H.) Anatomisch-physiologisch Untersuchungen über die Retina bei Menschen und Wirbelthieren. (Zeitschrift f. Wissenschaftl. Zoologie, Leipzig, page 1, 1859).
- Ritter** (C.) Ueber der Bau der Stäbchen und ausseren Endigungen der Radialfasern an der Netzhaut des Frosches. (Arch. für Ophthalmol, t. V, 2^e eft., p. 101. Berlin, 1859).
- Schultze** (M.) Observationes de retinae structura penitiori (Bonnæ, 1859).
- Wahl** (E. de.) De retinae structura in monstro anenceph. Dissert. Dorpati, 1859.
- Recklinghausen** (V.) Netzhaut functionen (Archiv für Ophthalmologie, Band V. 1859).
- Braun** (G.) Eine Notiz zur Anatomie und Bedeutung der Stäbschicht der Netzhaut. (Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre, Frankfurt, t. VIII, p. 174, 1860).
- Jacobowitsch**. Terminaisons des nerfs à la périphérie et dans les différents organes, ou terminaison périphérique du système nerveux en général. (Comptes-rendus de l'Acad. des sciences, Paris, 7 mai 1860).
- Krause** (W.) Ueber den Bau der Retina-Stäbchen beim Menschen. (Henle's Zeitschrift für rationelle Medizin, t. XI, p. 175 1871).

- Manz** (W.) Ueber den Bau der Retina des Frosches. (Henle's Zeitschrift für rationnell. Medicin, t. X, p. 301, 1861.)
- Müller** (H.) De l'hypertrophie des fibres nerveuses primitives de la rétine. (Annales d'oculistique, t. 45, p. 75, Bruxelles, 1861.)
- Ritter**. Beiträge zur physiologischen Anatomie des Auges nach Versuchen an Thieren. (Archiv für Ophthalmol., Band VIII, 1^{re} partie, p. 1, Berlin, 1861.)
- Schultze** (M.) Archiv für Anatomie und Physiologie. Bonn, 1861, p. 785.
- Ritter**. Ueber die Elemente der Äusseren Körnerschichte. (Arch. für Ophthalmologie, Band VIII, 2, p. 115, Berlin, 1862.)
- Kugel**. Ueber Coliateral-Kreislaufe zwischen Choroidea und Retina. (Arch. für Ophthalmologie, Band IX, part. 3, p. 129, Berlin, 1863.)
- Hulke**. Contribution à l'anatomie de la Rétine des amphibiens et des reptiles. (Journal de Brown-Séguard, 1863, p. 524). De la rétine du caméléon, p. 704, et Annales d'Oculistique, Bruxelles, t. 41, p. 41.
- Schelske** (R.) Notiz über die sogenannte membrana limitans der menschlichen Netzhaut. (Med. Centralbl. n. 35, 1863.)
- Schiess**. Beitrag zur Anatomie der Retinastäbchen. (Henle's Zeitschrift für rationnelle Medicin, t. XVIII, p. 129, 1863.)
- Welker** (H.) Untersuchung der Retinazapfen und des Riechhautepithels bei einem Hingerichteten. (Henle's Zeitschrift f. rat. Medicin, 1863, Band XX, p. 13.)
- Heinemann** (C.) Bemerkungen über die bindegewebigen Stützapparat in der Netzhaut des Vogelauges. (In Virchow's Arch. für pathol. Anat. Band XXX, p. 256. 1864.)
- Henle**. Versuche und Beobachtungen an einem Enthaupteten. (Henle's und Pfeufer's Zeitschr. für rationnelle médecine, nouvelle série, t. II, p. 305, 1864.)
- Hulke** (J. W.) A contribution to the Anatomy of the Amphibian and reptilian Retina, (London, opt. Hosp. Reports, 1864, t. IV. p. 243.)
- Müller**. Sur l'existence d'une double force centrale chez certains oiseaux. (Annales d'oculistique, t. LI, p. 230. Bruxelles, 1864.)
- Ritter** (C.) Die Structur der Retinæ, Leipzig, 1864. et Arch. für Ophthalmologie, t. XI, p. 89 et 179.)
- Ritter**. Couche granuleuse interne et externe de la Rétine. (Annales d'Ocul., t. 51, p. 98, Bruxelles, 1864.)
- Schiess**. Etude sur le bâtonnet de la Rétine. (Annales d'Oculistique, t. LI, p. 181, Bruxelles, 1864.)
- His** (W.) Ueber ein perivasculares Canalsystem in der nervösen Centralorganen und über dessen Beziehung zum Lymphsystem; Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Leipzig, 1865, p. 127. (Analyse par Vulpian in Journal de Ch. Robin, p. 333, 1865.)
- Hensen** (V.) Ueber eine Einrichtung der Fovea centralis welche bewirkt, dass feinere Distanzen als solche die dem Durchmesser eines Zapfens entsprechen, noch unterschieden werden können, in Virchow's Arch. Anatomie, Band XXXIV, p. 401, 1865.
- Leber** (Th.) Sur le système vasculaire de l'œil humain. Akademie der Wissenschaften, zu Wien. (Journal de l'Anat. de Ch. Robin, septembre 1866.)
- Ritter** Ueber die feinsten Elemente der Bindegewebe in der Faserschicht und der Zwischenkörnerschicht des Menschen. Histologie des Auges. (In Archiv für Ophthalmologie. Band XI. p. 89 et 179, 1865.)
- Schultze** (M.) Weitere Mittheilungen über der Einwirkung der Ueberosmiumsaure auf thierische Gewebe. (Archiv für Mikrosk. Anatomie, p. 304, 1865.)
- Steinlin** (W.) Zur Anatomie der Retina (Verhandl. d. naturw. Gesellch. zu St. Gallens 1865-66).

- Volkman** (A. W.) Zur Entscheidung der Frage ob die Zapfen der Netzhaut als Raumelemente beim Sehen fungiren. (Archiv. von Reichert und Du Bois-Reymond, p. 395, 1865).
- Manz** (W.) Die Ganglienzellen der Froschnetzhaut. (Zeitschrift f. rat. Méd., XXVII, p. 231, 1866).
- Schultze** (M.) Ueber den gelben Fleck der Retina. (Bonn, 1866).
- Schultze** (M.) Zur Anatomie und Phys. der Retina. (Archiv. für mikros. Anat., 1866, p. 175).
- Hasse** (C.) Beiträge zur Anatomie der menschlichen Retina. (Zeitschrift f. rat. med., 1867, t. XXIX, p. 238).
- Dor** (H.) Sur la tache de la rétine. (Examen des travaux de Max Schultze in Bibl. universelle de Genève, 1867).
- Gulliver**. Philos. Transactions, 1867, p. 12.
- Hensen** (V.) Ueber das Sehen in der fovea centralis. (Virchow's Arch. 1867, XXXIX, p. 475).
- Krause**. Ueber die Endigung de N. opticus. (Archiv [von Reichert und Du Bois-Reymond. Année 1867, p. 243 et 643. Année 1868, p. 256).
- Schultze** (M.) Ueber Stäbchen und Zapfen der Retina. (Arch. f. mikrosk. Anatomie, II, 1867, p. 215).
- Krause** (W.) Die membrana fenestrata der Retina. (Leipzig, 1868 et Götting. Nachrichten, n° 7).
- Schultze** (M.) Ueber die Endorgane des Sehnerven im Auge der Gliederthiere (Archiv für mikroskop. Anatomie, p. 404).
- Schultze** (M.) Bemerkungen über Bau und Entwicklung der Retina. (In Arch. f. mikrosk. Anat., 1867, III, p. 371).— Résumé des recherches sur la structure et la physiologie de la Rétine. (Journal de l'Anat. et de la Physiol. de Ch. Robin, 1868. Mars et avril, p. 113).
- Wecker** (L.) Traité des maladies des yeux, Chap. Retine. (Anat. normale, t. II, p. 18, 46, 1868).
- Steinlin**. Ueber Zapfen und Stäbchen der Retina. (In Arch. f. mikrosk. Anat., 1860, band IV, p. 10).
- Krause** (W.) Coup d'œil sur les connaissances touchant la structure de la rétine, acquises de 1856 à 1868. (Schmidt's Jahrbücher der in und ausländischen gesammten Medicin. Leipzig, 1868, traduit par Galezowski in Jour. de l'Anat. de Ch. Robin, 691, 438, 543, 649. Année 1869).
- Terrier** (F.) Examen des travaux récents en ophthalmologie. Anat., Physiologie, Pathologie. Revue critique, Arch. gén. de médecine, 1868, t. II, p. 459. 1869, t. I, p. 317, 722.
- Schultze** (M.) Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden and Heteropoden. (Archiv für mikrosk. Anatom., 1869, p. 1).
- Virchow**. Markige hypertrophie der Nervenfasern der Netzhaut. (Arch. de Virchow, vol. 30, p. 375.)
- Schultze** (M.) Ueber die Nervenendigungen der Netzhaut des Auge beim Menschen und den Thieren. (Arch. für mik. Anatomie, 1869, p. 379).
- Meyer** (Hermann). Eine historische Notiz über eine Varietät der N. opticus. (Arch. de Reichert et Du Bois-Reymond, 1870, p. 523).
- Dobrowolsky**. Die Doppelzapfen-zur Anatomie der Retina. (Archiv de Reichert et Dubois et Reymond, 1870, p. 208 et 221).
- Manfredi**. Sur la structure de la portion ciliaire de la rétine. (Ann. d'oculistique, t. LXV, p. 154, 1871).

- Schultze** (M.) Neue Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Retina. (Arch. für mik. Anatomie, 1871, p. 244).
- Londolt** (Edmond). Beiträge zur Anatomie der Retina vom Frosch, Salamander und Triton. (Arch. für mik. Anatomie, 1871, p. 81).
- Woinow**. Zur Diagnose der Farbenblindheit. (Arch. f. Ophthal. 1871, p. 233).
- Boll** (Franz). Beiträge zur physiologischen Optik. (Archiv de Reichert et Du Bois-Reymond, p. 530, 1871).
- Schultze** (M.) Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Bonn, 1866. (Archiv f. mikrosk. Anat., II, p. 165-175. Id. Id. II, p. 371).
- Ritter**. Structure de la rétine de la grenouille. (Ann. d'ocul., 1872, t. XLVIII, 492).
- Santi Sirena**. Untersuchungen über den Bau der Ganglienzellen der Retina des Pferdes. (Analyse in Centralblatt, Berlin, 1872, Mars, no 13).
- Robin** (Ch.) Dictionnaire de médecine de E. Littré et Ch. Robin. (Article Rétine, 13^{me} édition, 1872).
- Schultze** (M.) Die Retina, in Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen, etc., 2^e partie, Leipzig, 1872).
- Retzius** (Gustaf). Bidrag till Kännedomen om de inre lagren i ögast näthinna (Analyse in Centralblatt f. die medic. Wissenschaft, 1872, n^o 2).
- Boll** (F.) Das Sehen mit Zusammengesetzten Augen und dem *Leeuwenhoek'sche* Versuch. (Reichert's und Dubois Reymond's Archiv. Leipzig, 1872, p. 530. Analyse par Leber in Centrbl., 1872, n^o 15, p. 230-232).
- Müller's** (H.) Gesammelte und hinterlassene Schriften zur Anat. und Physiol. des Auges, zusammengesetzt, und herausgegeben von Otto Becker. (Leipzig, 1872).
- Rivolta** (S.) Delle cellule multipolari che formano lo strato intergranuloso o intermedio nella Retina del cavallo. (Analyse in Centralblatt f. medic. Wiss. 1872, n^o 36).
- Rosow**. De la Circulation de l'œil. (Comptes-rendus de l'Acad. des sciences, t. XLIX fasc. 1, p. 431 et t. I, fasc. 2, p. 369).

PHYSIOLOGIE

- Desmoulins** (A.) Sur l'usage des couleurs de la choroïde chez les animaux vertébrés. (Journal de physiol. de Magendie, t. IX, 1824).
- Magendie**. Sur l'insensibilité de la Rétine de l'homme. (Journal de physiol. expérimentale, t. V, p. 37).
- Desmoulins**. Mémoire sur l'usage des couleurs de la choroïde. (Journal de Physiol. de Magendie, 1826).
- Müller** (Jos.) Ueber die phantastischen Gesichterscheinungen (Coblenz 1826).
- Chevreul**. Sur l'influence que deux couleurs peuvent avoir l'une sur l'autre quand on les voit simultanément (Mémoires de l'Institut, t. XI, 1832).
- Plateau** (J.) Essai d'une théorie générale comprenant l'ensemble des apparences visuelles qui succèdent à la contemplation des objets colorés. (Annales de chim. et de phys. 1835).
- Gerdy**. Mémoire sur quelques points de la vision. (Bulletin de l'Académie de Médecine, t. II, 1838).
- D'Arcy**. Mémoire sur la durée de la sensation de la vue. (Mémoires de l'Acad. des sciences, 1765).
- Buffon**. Dissertation sur les couleurs accidentelles. (Mémoire de l'Académie des sciences, 1743).

- Martinet** (L.) Note relative au phénomène du phosphène. (Comptes rendus de l'Acad. des sciences, t. XXX, 1850).
- Plateau** (J.) Application curieuse de la persistance des images sur la Rétine. (Bulletin de l'Acad. des sciences de Belgique, 1850).
- Meisens** (M.) Recherches sur la persistance des impressions sur la Retine. (Bulletin de l'Ac. royale de Belgique, 2^e série, t. III, n^o 11).
- Bracke**. (E.) Untersuchungen über subjective Farben. (Poggendorff's Annalen, 1851).
- Helmholtz**. Ueber die Theorie der zusammengesetzten Farben. (Müller's Archiv, 1852).
- Fick et du Bois-Reymond**. (A.) Ueber die unempfindliche Stelle der Netzhaut im menschlichen Auge. (J. Müller's Archiv f. Anatomie und Physiologie, p. 396, 1853).
- Grassmann**. Zur Theorie der Farbenmischung. (Poggendorff's Annalen, 1853).
- Serre** (d'Uzès.) Essai sur les phosphènes ou anneaux lumineux de la Rétine, Paris, 1853.
- Helmholtz** (H.) Ueber das Sehen des Menschen, ein popular Wissenschaftlicher Vortrag. Leipzig, 1855.
- Vierordt**. Die Wahrnehmung des Blutlaufs in der Netzhaut des eigenen Auges. (Archiv für physiologische Heilkunde, 1856).
- Fick**. Du point irritable de la Rétine dans l'œil humain. (Annales d'ocul., t. XXXV, p. 58, 1856).
- Jago** (J.) Ocular spectra, structures and functions as mutual exponents. (Proc. Roy. Soc., t. VIII, p. 603, 1857).
- Aubert et Förster**. Untersuchungen über den Raumsinn der Retina. (Arch. f. Ophthal. t. III, 1857).
- Aubert**. Ueber die durch den electrischen Funken erzeugten Nachbilder. (Untersuchungen zur Natur. des Menschen und der Thiere, Frankfurt, t. V, 1858.)
- Chevreul**. Note sur quelques expériences de contraste simultané des couleurs. (Comptes rendus de l'Acad. des sciences, 1858).
- Martini**. Sur la coloration de la vue produite par la santonine. (Comptes-rendus de l'Institut, t. L, p. 544, 1860).
- Laurence** (J. L.) Remarques sur la sensibilité de l'œil aux couleurs. (Archives génér. de Médecine, sept. 1861).
- Schelske**. Zur Farbenempfindung. (Archiv für Ophthalmologie, 1862, 1865).
- Rouget**. Fonctions de la choroïde. Théorie nouvelle de la vision. (Archives de physiologie de Brown-Sequard, t. IV, 1861, p. 462. Id. t. V, 1862).
- Rose** (E.) Des illusions permanentes, au point de vue physique, physiologique, artistique et industriel, dans l'appréciation des couleurs. (Ann. d'ocul., t. 50, p. 319, 1863).
- Schelske** (R.) Zur Farbenblindheit des normalen Auges. (Arch. f. Ophth., Band IX, p. 39, 1863).
- Ueber den Einfluss constanter elect. Ströme auf die Farbenempfindung der Augen. (Ibid., p. 49, 1863).
- Donitz** (W.) Mariott'schen Fleck bei markhaltigen Nervenfasern der Retina. (Archiv de Du Bois-Reymond, p. 741, 1864).
- Aubert**. Physiologie der Netzhaut. Breslau, 1864-65.
- Brucke** (E.) Des couleurs au point de vue physique, physiologique et artistique. Traduit de l'allemand par J. Schützenberger. Paris, 1866. Avec figures.
- Rigail** (S.) Anatomie et Physiologie de l'appareil irido-choroïdien. (Thèse de Montpellier, 1866).

- Laborde.** Dauer der Lichteneindrücke. (Poggendorff's Annalen, 1866).
- Schultze (M.)** Sur la tache jaune de la rétine et son influence sur la vue normale et sur les anomalies de la perception des couleurs. (Traduit par Leber, in Journal de l'Anat. de Ch. Robin, n° de juillet, 1866).
- Schultze (M.)** Sur la tache jaune de la rétine et son influence sur la vue normale et sur les anomalies de la perception des couleurs. (Trad. par Leber, in Journal de Ch. Robin, p. 417, 1866).
- Goubert (E.)** De la perceptibilité normale et anormale de l'œil pour les couleurs, et spécialement de l'achromatopsie. (Thèse de médecine, Paris, 1867).
- Zenker (W.)** Versuch einer Theorie der Farbenperception. (Archiv. fur microscop. Anat. 1867).
- Helmholtz (H.)** Physiologische Optik. Leipzig.— Optique Physiologique, trad. franç. par E. Javal et Th. Klein, Paris, 1867.
- Helmholtz (H.)** De la production de la sensation du relief. (Congrès périod. internat. d'Ophth., p. 53, 1868).
- Helmholtz (H.)** Conférences de Heidelberg. (Revue des cours scientifiques, p. 210, 1868-1869).
- Galezowski.** Du diagnostic des maladies des yeux par la chromatoscopie rétinienne. Paris, 1868, in-8 avec 31 figures, échelle chromatique et planches. (Analyse in Arch. de Med. Paris, 1868, t. I, p. 240).
- Houdin (R.)** Exploration phosphénienne de la rétine. Images subjectives de la macula lutea. (Note présentée par M. Cloquet à l'Académie des sciences, mai 1868.— Analyse in Archives de médecine, Paris, 1868, t. I, p. 682).
- Müller (J. J.)** Zur Theorie der Farben. (Archiv fur Ophthalmologie, t. II, p. 208-258, 1869).
- Woinow.** Ueber das Sehen mit dem blinden Fleck und seine Umgebung. (Arch. fur Ophthalmologie, p. 155, 1869).
- Leber.** Ueber das Vorkommen von Anomalien der Farbensinnen bei Krankheiten des Auges. (Archiv. fur Ophthalmologie, p. 26-107, 1869).
- Rist (Ad.)** Observations sur la physiologie des sensations. (Thèse de Paris, 1869).
- Bert (P.)** Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous. (Archives de Physiologie de Brown-Séguard, Charcot et Vulpian n° de septembre, p. 547, 1869).
- Taine (H.)** De l'Intelligence, t. I, chap. II et t. II, page 110 et suivantes, Paris, 1870.
- Bravais (V.)** Du rôle de la choroïde dans la vision. (Thèse de Paris, 1869).
- Vierordt.** Der Pendel als Messapparat der Dauer der Gesichteindrücke. (Pflüger's Arch. t. II, p. 121, analysé in Jahreshbericht de Virchow, p. 118, 1870).
- Hoppe (J.)** Die Erscheinungen vor den geschlossenen Augen beim Einschlafen. (Memorabilien, XIV, 5, analyse in Jahresbericht, p. 118, 1870).
- Woinow.** Zur Frage über die Intensität der Farbenempfindung. (Arch. fur Ophthalmologie, p. 251, 1870).
- Woinow.** Zur Farbenempfindung. (Arch. fur Ophthalmologie, p. 212, 1870).
- Woinow. (U. Adam)** Beiträge zur Lehre von den negativen Nachbildern. (Arch. fur Ophthal., p. 135-157, 1870).
- Woinow.** Ueber der Wettstreit der Sehfelder. (Archiv fur Ophthalmologie, p. 195, 1870).
- Uschakoff.** Ueber die grosse des Gesichtsfeldes bei Augen mit verschiedene etc. (Archiv. de Reichert et Du Bois-Reymond, p. 454, 1870).

- Muller (J. J.)** Zur Theorie der Farben. (Arch. für Ophthalmologie, t. XV, p. 208. Analysé in Jahresbericht de Virchow, p. 118, 1870).
- Woinow.** La vision par la tache aveugle et les parties circonvoisines. (Annales d'ocul. t. LXIV, p. 61, 1870).
- Schopenhauer.** Ueber das Sehen und die Farben. Leipzig, 1871.
- Czermak.** Ueber Schopenhauer's Theorie der Farben. (Wiener Bericht, t. LXII, page 393. Jahresbericht de Virchow, p. 124, 1871).
- Woinow (F. Adamuk und)** Beiträge zur Lehre von den negativen Nachbildern. (Graefe's Arch., t. XVII, p. 135, 1871).
- Lamansky (S.)** Ueber die Grenzen der Empfindlichkeit des Auges für die Spectralfarben. (Graefe's Archiv, t. XVII, p. 123, 1871).
- Melsens (M.)** Recherches sur la persistance des impressions sur la rétine (Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, 2^e série, t. III, n^o 11).
- Dubrunfaut.** Sur quelques particularités des perceptions visuelles objectives et subjectives. (Comptes rendus de l'Académie des sciences, Paris, t. LIII, p. 752, 1871).
- Cuignet.** De la vision chez le tout jeune enfant. (Annales d'oculistique, t. LXVI, p. 117, 1871).
- Burchardt.** Epreuves internationales pour la détermination de l'acuité de la vision. (Annales d'ocul., t. LXV, p. 25, 1871).
- Holmgren.** Om Förster's periméter och färgsinnets topographi. — Ueber Förster's Perimeter und die Topographie des Farbensinnes. (Analysé par R. Büchhardt, in Centrablatt für die medicin. Wissenschaft, n^o 52, décembre 1872).
-