

~~34-1-C-21~~

N.13

Regalo a la Biblioteca de Y. Clavijo

S. Ramón Cajal

47-1-1-8

BIBLIOTECA UCM



5301486491

SUR LA

STRUCTURE DE L'ÉCORCE CÉRÉBRALE

DE

QUELQUES MAMMIFÈRES



PAR

S. RAMON Y CAJAL,

PROFESSEUR D'HISTOLOGIE A L'UNIVERSITÉ DE BARCELONE.

(Extrait de la Revue « La Cellule », t. VII, 1^{er} fascicule.)

SUR LA STRUCTURE DE L'ÉCORCE CÉRÉBRALE

DE

QUELQUES MAMMIFÈRES (1).

Parmi les problèmes anatomiques qui ont le plus attiré l'attention et exercé la sagacité des savants, se place, sans contredit, celui de la structure de l'écorce cérébrale des mammifères. Or, les difficultés que l'on rencontre dans cette étude sont si grandes que, malgré les nombreux travaux dont elle a été l'objet, on peut affirmer que notre ignorance dépasse notre science, et qu'il faudra encore sans doute une longue série de recherches pour arriver à la connaissance complète de la fine anatomie des circonvolutions et des ganglions cérébraux.

Notre ignorance est telle que, aujourd'hui encore, à une question aussi importante et aussi simple que l'est celle des connexions générales des cellules nerveuses, la science ne peut répondre que par des hypothèses plus ou moins probables.

Les causes pour lesquelles cette question des relations des éléments entre eux, résolue en ce qui concerne la plupart des tissus, résiste encore à la multiplicité de nos efforts, sont multiples. Ce sont, d'une part, l'énorme grandeur et l'extraordinaire complication des expansions nerveuses et protoplasmiques, et d'autre part, l'absence d'un ciment abondant séparant nettement les contours cellulaires; car les éléments nerveux, ainsi que tous les dérivés ectodermiques, manquent de la propriété de sécréter des matières amorphes; leurs expansions cellulaires sont en contact intime, et s'entrecroisent comme les filaments d'un feutre.

(1) Une partie de ce travail a été publiée en espagnol : *Textura de las circunvoluciones cerebrales de los mamíferos inferiores*, 10 dec. 1890. Et : *Sobre la existencia de colaterales y bifurcaciones en las fibras de la sustancia blanca del cerebro*, 20 dec., 1890.

On comprend aisément, étant donné cet enchevêtrement de milliers de filaments d'une grande longueur, combien seront limités et insuffisants les éclaircissements fournis par l'examen des coupes minces. Une section fine de la substance grise, colorée par n'importe quelle méthode, ne présentera jamais qu'une masse informe de tronçons de fibres et de fragments de cellules, dont la comparaison avec ceux d'autres coupes du même organe ne nous apporterait presque aucune lumière, par suite de l'aspect uniformément granuleux des expansions cellulaires et du manque de relief des fibrilles nerveuses sans myéline.

Il n'y a donc pas lieu de s'étonner de ce que les savants, qui ont appliqué exclusivement ces méthodes imparfaites, soient tombés dans de graves erreurs. Il ne pouvait en être autrement, et, au lieu de les critiquer, nous devons admirer plutôt les résultats vraiment importants que produisirent de si opiniâtres et si pénibles investigations. La démonstration de l'expansion fonctionnelle des cellules nerveuses, la découverte des éléments névrogliques, la disposition des fibres médullaires, la forme et l'arrangement par stratification des divers corpuscules nerveux de l'écorce, ont été le fruit de ces travaux qui, dans l'histoire de la science, seront toujours inséparables des noms de GERLACH, WAGNER, SCHULTZE, DEITERS, STIEDA, KRAUSE, KÖLLIKER, EXNER, etc.

La méthode des coupes fines, et surtout celle de la dissociation, nous ont révélé beaucoup de détails relativement à la forme et à la contexture des éléments nerveux. Mais, il est juste de le reconnaître, les connaissances approfondies que nous avons acquises sur la morphologie des cellules nerveuses et névrogliques du cerveau et du cervelet, datent seulement de l'emploi de la méthode de coloration élective au chromate d'argent, dont M. GOLGI (1) est l'auteur.

Les recherches de ce savant ont mis hors de discussion les faits généraux suivants :

- 1º Terminaison libre des expansions protoplasmiques des cellules nerveuses et de celles des corpuscules en araignée ou névrogliques.
- 2º Existence de collatérales ramifiées dans les cylindre-axes.
- 3º Existence de deux espèces cellulaires, quant aux propriétés du cylindre-axe, à savoir : les cellules où cette expansion perd son individualité à force de se ramifier, sans parvenir à la substance blanche ; les cellules

(1) GOLGI : *Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso*, Milano, 1885.

dont la prolongation nerveuse, malgré ses nombreuses collatérales, conserve son individualité et se continue avec un tube de la substance blanche.

Les travaux plus récents de TARTUFERI (1), MONDINO (2), FUSARI (3), NANSEN (4), KÖLLIKER (5), TOLDT et KAHLER (6), OBERSTEINER (7), PETRONE (8), MARCHI (9), MAGINI (10), FALZACAPPA (11), FLECHSIG (12), EDINGER (13), HIS (14) et les nôtres (15) confirment et complètent en quelques points les admirables découvertes de l'histologiste italien.

En ce qui concerne la fine structure du cerveau, GOLGI nous a révélé la forme des cellules et l'agencement des expansions protoplasmiques de l'écorce; il a démontré la présence des prolongations nerveuses dans tous les corpuscules pyramidaux, et dévoilé la part considérable que prennent à la formation de la substance filamentueuse intercellulaire les ramifications des cylindre-axes; il nous a enfin fait connaître l'énorme longueur des expansions protoplasmiques périphériques des pyramides, dont la plupart arrivent jusqu'à la couche moléculaire, s'y entrecroisent en un plexus très serré et se mettent en connexion avec des filaments névrogliques.

(1) TARTUFERI : Sull'anatomia microscopica delle eminence bigemine dell'uomo e degli altri mammiferi; *Gazzetta med. italiana*, Ser. VIII^o, Tom. III, 1877.

(2) MONDINO : Ricerche macro-microscopische sul centri nervosi; Torino, 1887.

(3) FUSARI : Untersuchungen über die feinere Anatomie des Gehirnes der Teleostier; *Intern. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol.*, 1887.

(4) NANSEN : The structure and combination of the histological elements of the central nervous system; Bergen, 1887.

(5) KÖLLIKER : Die Untersuchungen von GOLGI über den feineren Bau des centralen Nervensystems; *Anatom. Anz.*, II, p. 480, 1887.

(6) TOLDT et KAHLER : Lehrbuch der Gewebelehre, 1888, 3. Auf.

(7) OBERSTEINER : Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorganen; Wien, 1888.

(8) PETRONE : Intorno allo studio della struttura della nevroglia dei centri nervosi cerebrospinali. Not. prev.; *Gaz. degli Ospitali*, 1887.

(9) MARCHI : Sulla fina struttura dei corpi striati e dei talami ottici; *Rev. speriment. di Frenatr.*, XII, 1887.

(10) MAGINI : Neuroglia e cellule nervose cerebrali nei feti; *Atti dell. XII. Congresso medico Pavia*, 1888.

(11) FALZACAPPA : Genesi della cellula specifica nervosa et intima struttura del sistema centrale, nervoso degli uccelli; *Bolet. della societa di naturalisti in Napoli*, Ser. I, Vol. II, 1888.

(12) FLECHSIG : Ueber eine neue Färbungsmethode des centralen Nervensystems, etc; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* (Physiol. Abtheilung, 5 u. 6, 1889.)

(13) EDINGER : Zwölf Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane, etc., 2. Auflage; Leipzig, 1889.

(14) HIS : Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente; *Ref. in der anat. Section des internat. med. Congresses zu Berlin*, Sitzung vom 7. Aug., 1890.

(15) RAMÓN Y CAJAL : Estructura de los centros nerviosos de las aves, el Cerebelo; *Rev. trim. de Histología*, nº 1, 1888. — Sobre las fibras nerviosas de la capa molecular del cerebelo; *Rev. trim. de Histología*, nº 2, 1888.

Après GOLGI, FLECHSIG (1) a démontré, à l'aide d'une méthode spéciale de coloration, que les ramifications des cylindre-axes de l'écorce ont une gaine de myéline, et que les divisions des fibres ont lieu au niveau des étranglements des tubes; opinion que nous avions aussi soutenue à propos de certaines ramifications des fibres du cervelet et du lobe optique.

Tout récemment MARTINOTTI (2) a découvert que les fibres à myéline de la première zone de l'écorce sont ramifiées, et naissent de quelques cylindre-axes ascendants provenant de certains éléments pyramidaux placés dans les couches profondes.

Malgré ces notables découvertes, le problème des connexions des éléments de l'écorce reste sans solution satisfaisante. On connaît bien l'hypothèse imaginée par GOLGI pour se rendre compte des rapports fonctionnels des cellules nerveuses. Entre ces dernières, il y aurait un réseau très riche constitué : 1^o par les collatérales des cylindre-axes des cellules du premier type (*cellules motrices*); 2^o par les ramières terminales des expansions nerveuses des cellules du second type (*cellules sensitives*); 3^o par les ramifications des fibres nerveuses venant de la substance blanche (*nerfs sensitifs*). Ces vues ont été admises par quelques auteurs, notamment par TARTUFERI, FUSARI, MARTINOTTI. Mais, il faut le dire, malgré la grande autorité de GOLGI, l'hypothèse des réseaux intercellulaires de la substance grise perd du terrain, et devient chaque jour de plus en plus invraisemblable; tandis que l'opinion de l'indépendance des cellules et des terminaisons des fibres nerveuses elles-mêmes tend à se généraliser, à la suite des travaux de FOREL (3), HIS (4), KÖLLIKER (5) et des nôtres (6). RETZIUS (7) a constaté récemment dans les ganglions des crustacés, c'est-à-dire dans la *Punktsubstanz* de LEYDIG, l'arsenal où les défenseurs des réseaux ont puisé leurs arguments les plus puissants, l'indépendance cellulaire et la libre

(1) FLECHSIG : Ueber eine neue Färbungsmethode des centralen Nervensystems, etc.; *Bericht d. Kais. sächs. Gesellsch. d. wissenschaftl. phys. Clas.*, Stutt., 1889.

(2) MARTINOTTI : Beitrag zum Studium der Hirnrinde und dem centralen Ursprung der Nerven; *Intern. Monats. f. Anat. u. Physiol.*, Bd. VII, 1890.

(3) FOREL : Einige hirnanatomische Betrachtungen und Ergebnisse; *Arch. f. Psychiatr.*, Bd. XVIII.

(4) Loc. cit. et : Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes u. der Nervenwurzeln; *Abhandl. d. math. phys. Class. d. Königl. sächsischen Gesellsch. d. Wissenschaft.*, Bd. XIII, n. VI, 1886.

(5) KÖLLIKER : Zur Anatomie des centralen Nervensystems. Das Rückenmark; *Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool.*, LI, 1890.

(6) RAMÓN Y CAJAL : Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux; *Anat. Anz.*, 1890, n° 4. — Et aussi : Sur l'origine et la direction des prolongations nerveuses de la couche moléculaire du cervelet; *Intern. Monatssch. f. Anat. u. Physiol.*, 1890, Bd. VI.

(7) RETZIUS : Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen, *Biol. Unters., Neue Folge*, I; Stockholm, 1890.

terminaison des arborisations des cylindre-axes. Ces faits sont des plus intéressants.

Si nous passons du problème des connexions générales des cellules et des fibres nerveuses à celui des rapports des éléments de l'écorce soit entre eux, soit avec les fibres d'association ou les fibres commissurales, nous verrons bientôt que, à part quelques hypothèses basées sur des recherches d'anatomie pathologique ou de pathologie expérimentale, nous n'en savons pour ainsi dire rien encore. Et il faut reconnaître que ni la méthode embryologique de FLECHSIG, ni celles de WEIGERT et de GOLGI ne nous fournissent à cet égard aucune preuve anatomique directe, capable de trancher définitivement la question.

Mais si nous ne pouvons supprimer les imperfections des méthodes, ni les difficultés inhérentes à la coloration et surtout à la poursuite complète des fibres nerveuses de l'écorce — la longueur énorme des fibres empêchant de les retrouver tout entières dans une seule coupe —, nous sommes en mesure de les atténuer un peu en posant les problèmes à résoudre dans des conditions plus favorables.

Ces conditions sont : 1^o l'emploi de mammifères très petits (souris, rats, chauve-souris, etc.), afin de diminuer autant que possible les distances des fibres et le volume des diverses couches de l'écorce; 2^o l'étude faite de préférence sur le cerveau embryonnaire; celui-ci offrant une structure plus simple, presque schématique, la méthode de GOLGI y fournit des résultats plus complets et plus constants, surtout en ce qui concerne la coloration des cylindre-axes.

Il est clair que, malgré l'application de ces règles, nous sommes encore très loin d'avoir résolu les graves questions relatives à la structure de l'écorce cérébrale, car les difficultés que l'on rencontre sont extraordinaires. Nous avons cependant pu recueillir quelques détails qui élargissent un peu nos connaissances sur la morphologie des éléments du cerveau, et qui aideront peut-être à mieux poser, dans l'avenir, la question des connexions réciproques des éléments des circonvolutions.

Technique.

Comme nous l'avons déjà indiqué ailleurs, nous nous servons de préférence de la méthode rapide de GOLGI. Pour le cas particulier de l'étude du corps calleux et de l'écorce cérébrale, nous usons surtout de petits mammifères de quelques jours : souris et rats, depuis la naissance jusqu'à

un mois d'âge, et même d'embryons de mammifères arrivés presqu'à terme : rat, souris, lapin, cobaye.

L'époque la plus favorable pour l'obtention de la coloration des cellules nerveuses de l'écorce n'est pas la même pour tous les petits mammifères. Chez la souris, par exemple, le temps *optimum* oscille entre le 8^e et les 25^e ou 30^e jours. Dans les premiers jours qui suivent la naissance, les éléments sont si embryonnaires que les bonnes imprégnations de l'écorce sont très rares. Pour le lapin, l'époque favorable est plus rapprochée de la naissance (du 1^r au 15^e jour), parce que l'écorce cérébrale est plus développée que chez la souris.

Dans les embryons de souris, de rat, de lapin, les cellules s'imprègnent d'une façon très incertaine; en revanche les éléments épithéliaux, les vaisseaux et les fibres nerveuses se colorent assez constamment, pourvu que le temps consacré au durcissement ne dépasse pas 2 ou 3 jours.

La durée de durcissement des pièces dans le mélange osmio-bichromique doit se prolonger pendant 2, 3 ou 5 jours, lorsqu'il s'agit de mammifères nouveau-nés d'une certaine taille (lapin, cobaye, chat), et, à plus forte raison, s'ils sont âgés de 8 à 15 jours.

Ce temps varie pour chaque animal et pour chaque degré de développement; on peut dire la même chose en ce qui concerne la coloration de certains éléments à l'exclusion des autres. Ainsi, pour arriver à colorer les cellules de la couche moléculaire chez le lapin, il faut durcir pendant 5 jours à peu près (lapin âgé de 8 jours); tandis que les collatérales de la substance blanche en demandent 6 ou 7.

Il est très important, pour assurer les résultats, d'opérer toujours sous une température presque constante. Nous choisissons durant l'hiver celle de 25° à 26°, et dans ce but nous employons une étuve pourvue d'un thermorégulateur. Aux basses températures, le durcissement exige une durée plus longue, qu'il faut déterminer par tâtonnements.

La grandeur des morceaux à durcir a bien son importance aussi : leur épaisseur ne peut dépasser un demi-centimètre, pour une quantité de mélange de 25 à 30 cent. cubes.

Quelquefois on n'obtient pas de réaction, ou celle-ci est très imparfaite, parce qu'on a dépassé la durée nécessaire pour l'imprégnation. Dans ce cas, après la sortie du bain d'argent nous plongeons de nouveau les pièces dans le mélange, pendant 24 ou 36 heures, et nous essayons une deuxième fois la réaction. Souvent on obtient ainsi des imprégnations plus

complètes, portant parfois jusque sur les éléments conjonctifs, musculaires, cartilagineux, etc.; on réussit même à colorer des éléments nerveux qui ne se teignent presque jamais dans les conditions ordinaires.

Lorsqu'il s'agit de colorer les éléments superficiels du cerveau, il est très important de préserver les couches périphériques des pièces des dépôts cristallins de chromate d'argent; cela s'obtient par les moyens indiqués par MARTINOTTI (1) et SEHRWALD (2). Quelquefois, en laissant la *piémère* et l'*arachnoïde* sur l'écorce, avant le durcissement, on évite en grande partie ces dépôts, principalement lorsqu'on opère sur le lapin (3). On arrive au même résultat en enduisant la surface des pièces d'une mince couche de sang frais du même animal; la couche adhère très bien aux pièces lors de la coagulation, et se laisse couper plus aisément que l'enduit de gélatine conseillé par SEHRWALD. D'ailleurs, ce vernissage sanguin — qui doit, bien entendu, s'opérer sur les pièces fraîches, avant le durcissement — nous a rendu également de bons services dans l'imprégnation des fibres nerveuses du cœur et de la rétine des petits mammifères.

Quant aux proportions des substances qui constituent soit le mélange osmio-chromique, soit le bain d'argent, nous n'avons introduit aucune modification; nous nous en sommes tenu à ce que nous avons signalé dans d'autres brochures (4).

Relativement à la conservation des coupes imprégnées, malgré les nouvelles modifications apportées par GREPPIN (5) et OBREGIA (6), nous restons fidèle, sauf pour certains détails, à la façon d'opérer de GOLGI. D'après nos expériences, les traitements du dépôt de chromate d'argent soit par

(1) MARTINOTTI : Su alcuni miglioramenti della tecnica della reazione al nitrato d'argento, etc.; *Ann. di Frenatria*, Vol. I, 1889.

(2) SEHRWALD : Zur Technik der Golgischen Färbung; *Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie*, Bd. VI, 1889, p. 443.

(3) L'addition au mélange d'une ou deux gouttes d'une solution concentrée d'acide chromique nous a donné souvent de très bons résultats en ce qui concerne la coloration des fibrilles collatérales. Dans la moelle épinière cette modification est avantageuse, surtout lorsqu'il s'agit de couper la moelle avec la colonne vertébrale (petits mammifères); en effet la matière inorganique des os est dissoute par l'acide chromique. Du reste, cet acide accélère sensiblement le durcissement.

(4) Sur l'origine et la direction des prolongations nerveuses de la couche moléculaire du cervelet; *Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys.*, Bd. VI, 1889. — Et : Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moelle embryonnaire; *Anat. Anz.*, n° 3 et 4, 1890.

(5) GREPPIN : Weiterer Beitrag zur Kenntniss der Golgischen Untersuchungsmethode des zentralen Nervensystems; *Archiv f. Anat. u. Physiol.*; Suppl. H., p. 55, 1889.

(6) OBREGIA : Fixierungsmethode der Golgi'schen Präparate des Centralennervensystems. — *Virch. Archiv*, CXXII, 1890, p. 387.

l'acide hydro-bromique (GREPPIN), soit par le chlorure d'or (OBREGIA), fixent bien, il est vrai, les expansions protoplasmiques et les gros cylindre-axes, mais ils rongent toujours et font souvent disparaître les plus fines collatérales.

Écorce cérébrale.

Nos observations ont porté de préférence sur la région psycho-motrice de l'écorce; le reste de celle-ci offre des caractères un peu distincts, que nous aurons l'occasion d'étudier dans un autre travail.

Les coupes frontales de l'écorce des petits mammifères (rat, souris, lapin, etc.) montrent très distinctement les couches cellulaires, reconnues par les auteurs dans le cerveau de l'homme.

On sait d'ailleurs que les savants ne sont pas d'accord quant au nombre des couches de l'écorce cérébrale. MEINERT (1) en admet 5; STIEDA (2), HENLE (3), BOLL (4) et SCHWALBE (5) les fixent à 4, et KRAUSE (6) en décrit 7.

GOLGI, ne pouvant rencontrer de limites tranchées dans les diverses zones décrites par les auteurs, prend le parti de diviser l'écorce grise en 3 couches égales, ou en trois tiers : *superficiel, moyen et profond* (7).

Il est indubitable que les zones de la substance grise corticale se continuent par des transitions graduelles, sauf la couche première ou moléculaire, dont les limites sont assez précises. Cependant, malgré tout, nous trouvons plus commode pour l'étude la division en 4 couches, admise par quelques auteurs, notamment par SCHWALBE; car, en réalité, les 4^e et 5^e couches de MEINERT n'en font qu'une seule, et les plexus nerveux et les couches 4^e et 6^e, que KRAUSE considère comme des zones spéciales, ne possèdent pas non plus une individualité manifeste, mélangées qu'elles sont avec des éléments nerveux.

(1) MEINERT : Vom Gehirne der Säugethiere; *Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben*, 2. Band, p. 694. 808. — Et aussi : Skizze des menschlichen Grosshirnstammes nach seiner Aussenform und seinen innern Bau; *Arch. f. Psychiat.*, Bd. IV, 1874.

(2) STIEDA : Studien über das centrale Nervensystem der Vögel und Säugethiere; *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XIX Bd., 1868.

(3) HENLE : Handbuch der Nervenlehre des Menschen, 1879.

(4) BOLL : Die Histologie und Histiogenese der nervösen Centralorgane; *Archiv f. Psychiat.* (v. WESTPHAL), Bd. IV, 1874.

(5) SCHWALBE : Lehrbuch der Neurologie, 1881.

(6) KRAUSE : Allgemeine u. microscopische Anatomie, 1876.

(7) GOLGI : Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso; 1886, Milano.

Nous adopterons la nomenclature de MEINERT-SCHWALBE, parce que, dans l'état actuel de la science, il serait difficile de la remplacer sans tomber dans des confusions regrettables; d'ailleurs, elle ne préjuge rien quant à la nature et au rôle physiologique des cellules de l'écorce.

1. COUCHE PAUVRE EN CELLULES (*1^e couche* de MEINERT, *couche sans cellules* de STIEDA, *stratum moléculaire* de certains auteurs).

Cette zone, assez épaisse dans les petits mammifères, prend dans les préparations teintes par le carmin ou par la méthode de WEIGERT une apparence finement granuleuse, parfois nettement réticulaire.

La partie la plus externe de cette couche renferme plusieurs éléments névrogliques, comme l'ont reconnu plusieurs auteurs, notamment GOLGI et MARTINOTTI, qui ont fait une bonne description de ces corpuscules.

Mais les facteurs les plus importants et qui constituent la plus grande partie de la première couche sont les suivants : 1^o des fibres nerveuses; 2^o des cellules nerveuses spéciales; 3^o des expansions protoplasmiques des pyramides placées dans les couches sous-jacentes.

a) *Fibres nerveuses : FIG. 4 et 6.*

Lorsqu'on examine une coupe de l'écorce cérébrale traitée par la méthode de WEIGERT, on voit la couche moléculaire traversée par un grand nombre de fibres médullaires variqueuses, d'épaisseur très variable et dirigées horizontalement ou presque parallèlement à la surface cérébrale. Ces fibres ont été découvertes, il y a longtemps, par KÖLLIKER (1) à l'aide du procédé de la potasse, et, plus tard, EXNER (2) les a très bien décrites en faisant usage de la méthode de l'acide osmique. Récemment aussi, OBERSTEINER (3), EDINGER (4) et MARTINOTTI (5) ont étudié et dessiné ces fibres, en employant la coloration à l'hématoxyline de WEIGERT-PAL.

Mais ces méthodes ne colorent qu'une partie très minime des fibres nerveuses de la première couche, car la plupart manquent de myéline. Or, pour faire ressortir des fibrilles nerveuses sans myéline, il faut user de la méthode rapide de GOLGI, en l'appliquant surtout aux mammifères jeunes.

(1) KÖLLIKER : *Handbuch der Gewebelehre*, 1852.

(2) EXNER : *Zur Kenntniss vom feineren Bau der Grosshirnrinde; Sitzungsber. d. Kais. Acad. der Wissenschaft. in Wien*, 1881.

(3) OBERSTEINER : *Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane, etc.*, Wien, 1888.

(4) EDINGER : *Zwölf Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane, etc.*, 2 Auflage, 1889.

(5) MARTINOTTI : *Beitrag zum Studium der Hirnrinde, etc.; Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd. VII, 1890.

Dans les bonnes préparations on observe une multitude extraordinaire de fibrilles très fines, FIG. 6 A, Pl. I, souvent variqueuses et flexueuses, siégeant surtout dans la portion la plus superficielle de la couche moléculaire, et orientées dans toutes les directions, mais principalement dans la direction horizontale. Chez les petits animaux, tels que souris, rat, lapin, on reconnaît en outre que la plupart des fibrilles suivent une direction antéro-postérieure.

Plusieurs de ces fibres sont nettement ramifiées, comme l'a reconnu MARTINOTTI, lequel a observé aussi que quelques-unes de ces fibres descendent dans les couches sous-jacentes, et se continuent avec certains cylindre-axes. Nous reviendrons sur ce fait, dont nos observations confirment l'exactitude.

b) *Cellules nerveuses.*

Les cylindre-axes descendants que nous venons de mentionner ne fournissent qu'une partie des ramifications nerveuses qui se révèlent dans la première couche, aussi bien par la méthode de WEIGERT que par celle de GOLGI. Nos observations démontrent qu'une portion de ces fibres tirent leur origine de cellules nerveuses spéciales, siégeant dans la dite couche, au milieu du plexus nerveux superficiel, FIG. 1, 2 et 3, Pl. I.

Ces cellules se trouvent déjà mentionnées par tous les anatomistes des vingt dernières années, tels que MEINERT, HENLE, SCHWALBE, KRAUSE, RANVIER, TOLDT et KAHLER, OBERSTEINER, etc. Elles ont été considérées comme des corpuscules étoilés ou triangulaires, placés çà et là, à des distances considérables, dans toute l'épaisseur de la première couche, laquelle, par suite de ce fait, a reçu la désignation de zone *pauvre en cellules* (*Zellenarme Schicht*). Mais, en raison de l'inefficacité de la méthode de GOLGI quant à la coloration de ces éléments, les savants qui s'en sont servis dans l'étude de l'écorce, tels que GOLGI, MONDINO, EDINGER et MARTINOTTI ont fini par faire abstraction de ces cellules; ils les ont considérées comme étant probablement des corpuscules de névrogolie.

Outre le témoignage des anatomistes qui ont fait usage des procédés anciens de coloration, il existe un fait qui nous a donné la ferme conviction de l'existence de cellules nerveuses dans la couche moléculaire; le voici. Quand on examine la susdite couche sur le cerveau de l'homme et des mammifères élevés, après imprégnation pas la méthode de WEIGERT, on y trouve, outre des fibres minces à myéline, quelques autres fibres extrêmement

grosses, plus épaisses encore que celles qui descendent jusqu'aux couches sous-jacentes de la substance grise, FIG. 4, b. Or, si ces fibres robustes étaient des tubes médullaires, remontant à la zone moléculaire et s'y ramifiant pour devenir horizontales, il faudrait supposer qu'une fibre mince serait capable de donner naissance à un grand nombre de tubes médullaires plus épais : fait quelque peu étrange et, peut-être, sans précédent dans l'anatomie des centres nerveux. Ajoutons encore qu'il est impossible d'apercevoir une continuité entre ces fibres épaisses horizontales et les autres plus minces qui ont un cours ascendant.

A force de tentatives d'imprégnation chez les mammifères jeunes, nous avons réussi à fournir la preuve directe de l'existence de cellules nerveuses spéciales, dont les cylindre-axes correspondent en partie aux grosses fibres dont nous venons de parler. C'est chez le lapin de quelques jours que nous avons le mieux réussi l'imprégnation; cependant on parvient à les colorer, quoique moins constamment, sur la souris, le rat et le chat de même âge.

Ces cellules sont de trois espèces : 1^o les cellules polygonales à un seul cylindre-axe; 2^o les cellules fusiformes, pluripolaires; 3^o les cellules triangulaires ou irrégulières, pluripolaires.

Cellules polygonales, FIG. 3, PL. I.

Ces éléments sont peu nombreux, épars sans ordre dans toute l'épaisseur de la couche moléculaire. Ils sont de forme polygonale ou étoilée, et pourvus de 4, 5, ou même d'un plus grand nombre d'expansions protoplasmiques variqueuses, divergentes et ramifiées. Ces expansions marchent en tout sens, atteignant au-dessus la surface libre du cerveau, et pénétrant en dessous jusqu'à la couche des petites pyramides.

Le cylindre-axe part d'ordinaire d'un point latéral de la cellule, plus rarement des parties supérieures et inférieures. Il a une direction soit horizontale, soit ascendante, et se ramifie ensuite en donnant naissance à un grand nombre de fibrilles fines, variqueuses, dont le trajet est variable, mais souvent parallèle à la surface libre. Ces rameaux n'ont jamais de tendance à descendre aux couches sous-jacentes; elles restent toujours dans les limites de la couche moléculaire, et s'y terminent librement.

Cellules fusiformes, FIG. 1, PL. I.

Ces éléments sont minces, à contour lisse et énormément allongés. Chez le lapin de 8 jours, où ils se colorent très bien, ils apparaissent

parfaitement fusiformes, horizontaux et étendus en direction antéro-postérieure : circonstance qui nous oblige à les étudier sur les coupes de même orientation.

Les expansions protoplasmiques, au nombre de deux, partent des pôles de la cellule suivant des directions opposées; elles se prolongent horizontalement sur une étendue considérable — et c'est à cause de cette extrême longueur que l'on arrive assez rarement à trouver dans les coupes des éléments complets —, finalement, après un cours variable et presque rectiligne, elles se coudent à angle obtus, et remontent jusque près de la surface cérébrale, où elles semblent finir librement, FIG. 1, *d*. Pendant leur trajet horizontal, ces expansions émettent des rameaux protoplasmiques collatérales, qui paraissent aussi se terminer dans la partie la plus élevée de la zone moléculaire. Cependant cette terminaison n'apparaît pas toujours bien nettement, par suite des dépôts irréguliers de chromate d'argent qui souillent très souvent la limite externe de la dite couche.

Le prolongement cylindraxil ne part ni du corps cellulaire, ni de la partie la plus grosse des expansions protoplasmiques; c'est pour cela que nous ne pouvions le distinguer dans nos premières préparations, un peu incomplètes d'ailleurs. Mais, en continuant nos observations à l'aide d'imprégnations mieux réussies, nous avons été frappé de voir que le cylindre-axe était double, parfois triple, et qu'il sort des branches protoplasmiques, à une grande distance du corps cellulaire.

Lorsque le cylindre-axe est double, ce qui arrive souvent, chaque expansion nerveuse naît des prolongements protoplasmatisques, au niveau de l'angle obtus que ceux-ci dessinent pour devenir ascendants, FIG. 1, *a*. Ensuite ces expansions marchent dans une direction opposée et antéro-postérieure, en parcourant une étendue considérable de la couche moléculaire; ce qui empêche d'ordinaire de poursuivre leur trajet en entier. A angle droit, ou à peu près, partent de ces cylindre-axes un grand nombre de collatérales ascendantes, qui paraissent se terminer par des rameaux variqueuses, après s'être dichotomisées quelques fois. Ces rameaux, qui nous semblent se terminer librement, restent toujours sur le terrain de la première zone, et viennent compliquer extrêmement la structure de cette couche cérébrale.

Parfois, outre ces deux cylindre-axes à direction antéro-postérieure, que nous venons de décrire, on en aperçoit un autre naissant sur le trajet rectiligne des branches protoplasmiques polaires, et même de quelque rameau protoplasmique secondaire. Ces cylindre-axes surnuméraires ont

le plus souvent une direction ascendante, et se comportent du reste comme les cylindre-axes principaux, FIG. 1, *b*.

Les cellules fusiformes de la couche moléculaire ne sont pas très fréquentes. Dans une coupe antéro-postérieure de l'écorce d'un lapin de huit jours, qui mesurait un demi-centimètre de longueur, nous en avons trouvé 6 ou 7. Nous pensons cependant qu'elles sont plus abondantes; car il faut tenir compte de la rareté et de la difficulté de leur imprégnation. Très souvent la couche moléculaire ne donne pas de réaction, par excès de durcissement dans le mélange; ou bien elle est souillée par des précipités irréguliers; d'autres fois les fibrilles nerveuses sont exclusivement colorées et il est impossible de déterminer leur origine.

Comme l'on pouvait s'y attendre, les préparations simplement colorées au carmin, à la nigrosine, etc., révèlent ces éléments avec une certaine clarté. Ils sont en effet peu abondants, bien que dans certaines régions de l'écorce ils semblent assez nombreux. Leur corps fusiforme est très pâle, et n'attire ni le carmin, ni l'acide osmique; il ressort en clair sur le fond obscur et granuleux. Le noyau est allongé et dirigé dans le même sens que la cellule, FIG. 4, *c*.

Cellules triangulaires, FIG. 2 *A* et *B*.

Il s'agit d'éléments plus épais et plus nombreux que les précédents, et dont la plupart possèdent un corps triangulaire et trois expansions protoplasmiques grosses et fort longues, presque rectilignes et peu ramifiées. Communément on en trouve deux, soit obliques, soit horizontales, mais qui tendent à monter dans la couche moléculaire. La troisième est descendante; elle se divise bientôt pour donner naissance à deux branches très longues, parfois arciformes et horizontalement dirigées, FIG. 2, *c*. D'ailleurs, on rencontre plusieurs variations quant à la forme, au nombre et à la direction des expansions.

Les cylindre-axes sont au nombre 2, 3, 4, ou même plus. Ils sortent toujours des branches protoplasmiques, et apparaissent communément sur le trajet des expansions antéro-postérieures, FIG. 2, *a*. On peut facilement observer le fait suivant: quels que soient le mode d'origine et la direction initiale, les cylindre-axes se portent constamment vers le haut de la couche moléculaire, en s'y ramifiant à plusieurs reprises et devenant plus ou moins horizontaux. Quelques rameaux semblent se terminer librement par des rameaux courts et variqueux; mais la grande étendue du champ que ces

ramilles traversent empêche, même sur les bonnes imprégnations, de pour suivre la totalité des arborisations.

On peut considérer comme une variété cellulaire très rapprochée de celle que nous venons de décrire, celle qui est représentée sur la FIG. 2, *Cet D.* Ces éléments sont plus petits, et possèdent un corps plus ou moins arrondi. Ils se caractérisent surtout par ce que, outre l'une ou l'autre expansion naissant des branches protoplasmiques, ils en donnent une autre qui part du corps, se ramifie promptement et se termine aussi par des ramifications ascendantes dans le haut de la couche moléculaire.

Les éléments nerveux à plusieurs cylindre-axes ont certains caractères communs qu'il convient de faire remarquer. Ils ont le corps muni d'un nombre très restreint d'expansions protoplasmiques, en comparaison des cellules ordinaires. Les prolongations protoplasmiques sont d'une longueur énorme, devenant toujours plus ou moins horizontales et manquant des varicosités et des épines caractéristiques de toutes les cellules de l'écorce, y compris les polygonales de la première zone. Pour bien apprécier ces différences, il suffit de comparer les éléments de la FIG. 3 (polygonaux à un cylindre-axe) et 6, avec ceux qui sont représentés dans les FIG. 1 et 2.

Les cylindre-axes multiples que nous décrivons ont-ils réellement la signification d'expansions fonctionnelles de cellules nerveuses? Nous pensons que le doute est impossible à cet égard, à moins de modifier les idées courantes sur les propriétés anatomiques des cylindre-axes. Nous voulons seulement affirmer que tous les prolongements nerveux dessinés dans la FIG. 1 et 2, partant des expansions protoplasmiques des cellules bipolaires et triangulaires, présentent la totalité des caractères assignés aux expansions nerveuses, à savoir : une minceur extrême par rapport aux prolongements protoplasmiques, des contours parfaitement lisses, le maintien de leur diamètre original, une longueur énorme et des ramifications extraordinairement délicates et à angle droit, enfin leur couleur café clair, à cause de la minceur du dépôt d'argent, etc. Ajoutons encore l'impossibilité de distinguer ces fibres des cylindre-axes provenant d'autres cellules, avec lesquels elles sont mélangées.

Nous pensons, en outre, que les cylindre-axes des cellules bipolaires, et peut-être ceux des éléments triangulaires, sont revêtus d'une gaine de myéline. Car nous avons remarqué souvent un accord parfait entre le cours et la longueur des cylindre-axes polaires des cellules mentionnées, d'une part, et ceux de certaines fibres à myéline de la couche moléculaire, d'autre part. Ces sont particulièrement certains tubes horizontaux, antéro-postérieurs,

plus gros que les autres et placés dans la partie inférieure du plexus nerveux superficiel, FIG. 4, b, qui nous paraissent présenter ce caractère (1).

Chez le lapin, où nous avons remarqué souvent ces coïncidences, on observe de plus que presque toutes les fibrilles à myéline possèdent une direction antéro-postérieure, les plus minces et variqueuses siégeant plus superficiellement. Chez l'homme, les tubes gros sont encore plus abondants; mais ils n'ont pas une orientation régulière, ni ne sont réunis d'une façon constante dans la portion inférieure du plexus nerveux superficiel.

c) *Expansions protoplasmiques terminales des pyramides.*

La couche moléculaire est traversée, comme GOLGI l'a reconnu le premier, par les expansions périphériques des cellules nerveuses pyramidales. Ces expansions se ramifient plusieurs fois dans l'épaisseur de la zone mentionnée, et la plupart des rameaux, après un cours variable, souvent horizontal ou oblique, se terminent vers la surface libre, en dessous de la *pie-mère*; ce que MARTINOTTI a très bien observé. Il y a cependant des branches protoplasmiques obliques ou arciformes qui se terminent dans les différents plans de la couche moléculaire, s'entrecroisant avec les fibrilles nerveuses, FIG. 7 A, PL. 2. Nous n'avons pu trouver des rapports spéciaux entre ces branches protoplasmiques et les vaisseaux ou les cellules névrogliques.

Les rameaux protoplasmiques terminaux des pyramides ne sont pas lisses de contour, comme les auteurs semblent les représenter; elles sont hérissées de dents naissant à angle droit, ou presque droit, FIG. 7 et 5, et terminées par un bout rond et un peu épaissi. On trouve aussi des épines collatérales, quoique moins nombreuses, dans les grosses tiges ascendantes des moyennes et grandes pyramides, depuis le moment où elles commencent à émettre des rameaux dans les couches profondes de l'écorce.

Les panaches terminaux de toutes ces branches protoplasmiques radiales dans la couche moléculaire s'y entrecroisent à angles variables, à la façon de l'enchevêtrement des arbres dans une forêt très épaisse. Dans les petits espaces laissés par ces branches, probablement dans les échancrures séparant deux épines, se trouvent les innombrables fibrilles nerveuses de la susdite couche.

(1) L'existence de cylindres axes surnuméraires n'est pas un fait isolé dans la science. Nous les avons trouvés, il y a quelques mois, dans certaines cellules de grande taille du lobe optique des oiseaux. Des expansions cellulaires ayant la même valeur ont été récemment mentionnées par RETZIUS dans les ganglions des invertébrés.

Il est impossible de contempler avec indifférence, comme le font certains savants, cette admirable relation établie entre les fibres nerveuses de la première couche et la portion finale de presque tous les éléments pyramidaux de l'écorce. Cette connexion, qui se montre d'une façon constante chez tous les mammifères dans toutes les régions de l'écorce, y compris la corne d'Ammon et le lobe olfactif, doit avoir une grande importance dans le fonctionnement du cerveau. Rappelons qu'une disposition semblable se trouve dans la couche moléculaire du cervelet — qui représente la première couche de l'écorce —, où concourent aussi, de même que dans le cerveau, une multitude d'expansions protoplasmiques des cellules de PURKINJE et un nombre infini de fibrilles nerveuses sans myéline (fibrilles parallèles provenant des cylindre-axes des grains). Enfin, il est un fait très général, celui de l'accumulation des expansions protoplasmiques dans les endroits où se trouvent des fibrilles nerveuses sans myéline, ou bien des arborisations terminales de certains cylindre-axes (bulbe olfactif, rétine, tubercles quadrijumeaux, lobe optique des oiseaux, etc.).

Dans nos travaux antérieurs (1), nous avons considéré les branches protoplasmiques des cellules nerveuses, non comme des *suceurs* de nutrition ou d'absorption, suivant l'opinion de GOLGI, mais comme des dispositions permettant d'établir, par des contacts multiples, des communications de l'action nerveuse soit entre les cellules voisines, soit entre des éléments lointains. Lorsque la transmission nerveuse doit se réaliser à grande distance, nous avons admis, en nous appuyant sur des exemples, que la propagation de l'ébranlement nerveux a lieu entre les arborisations protoplasmiques, d'une part, et celles des fibres nerveuses sans myéline, d'autre part.

En appliquant ces principes à l'interprétation de la structure de la couche moléculaire du cerveau, nous ferons d'abord observer que les éléments fusiformes et triangulaires superficiels, à l'aide de leurs cylindre-axes multiples et de leurs expansions protoplasmiques très longues, sont en contact et s'entremêlent avec un grand nombre de panaches protoplasmiques terminaux des cellules pyramidales sous-jacentes. Il ne semble donc pas invraisemblable que des groupes considérables de ces dernières, siégeant dans des régions éloignées et dans diverses profondeurs de l'écorce cérébrale,

(1) RAMÓN Y CAJAL : Conexión general de los elementos nerviosos; *La medicina practica*, 1889.
— A propos de certains éléments bipolaires du cervelet avec quelques détails nouveaux sur l'évolution des fibres cérébelleuses; *Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd. VII, 1890.

soient associés dynamiquement, par suite de ces contacts multiples. C'est en supposant cette action coordinatrice que nous avons désigné, dans un autre travail (1), les éléments de la couche moléculaire sous le nom de *cellules d'association*.

Outre cette fonction de coordination, les cellules de la première couche peuvent aussi remplir quelqu'autre rôle dynamique, qu'il nous est impossible de déterminer, dans l'état actuel de la science.

2. COUCHE DES PETITES PYRAMIDES (*deuxième couche* de MEINERT, *strato superiore* de GOLGI).

Cette couche est constituée par l'agglomération en diverses files d'un nombre considérable de cellules pyramidales de petite taille, dont la dimension s'accroît à mesure qu'elles occupent une place plus profonde. La disposition et les propriétés de ces cellules chez les mammifères sont identiques à celles que GOLGI a décrites chez l'homme, FIG. 7, B:

Les cellules de cette couche, qui sont situées au-dessous de la moléculaire, ne sont pas proprement pyramidales. Chez les petits mammifères, elles sont plutôt polygonales ou étoilées. De la partie supérieure et latérale de leur corps cellulaire, on voit partir seulement quelques expansions protoplasmiques divergentes; se terminant en rameaux épineuses dans la zone moléculaire; tandis que de la partie inférieure procède le cylindre-axe fin, quasi rectiligne, et descendant comme celui de toutes les cellules sous-jacentes de la même zone, FIG. 7 c, 14 j et 15 m.

Où va le cylindre-axe des petites pyramides? Comment se comportent ses collatérales? C'est là un des points les plus obscurs de l'anatomie cérébrale. GOLGI, dans son important ouvrage, dessine les dites expansions seulement dans une petite partie de leur cours. MARTINOTTI les suit sur une étendue plus grande, et y signale la présence de collatérales ramifiées. Mais en aucun cas, me semble-t-il, ces auteurs ne sont arrivés à suivre ces cylindre-axes jusqu'à la substance blanche : ce qui s'explique fort bien par la longueur énorme et la minceur extrême que ces fibres offrent chez les mammifères supérieurs.

Nos premières tentatives d'imprégnation pour suivre le cours complet de ces cylindre-axes ne furent pas couronnées de succès. Mais, en choisissant comme objets d'étude les petits mammifères nouveau-nés, nous sommes

(1) RAMÓN Y CAJAL : Sobre la existencia de celulas nerviosas especiales en la primera capa de la corteza cerebral; *Gac. med. Catalana*, déc., 1890.

arrivé à les poursuivre jusqu'à la substance blanche, d'où, suivant la région cérébrale, ils passent au corps strié (région antérieure et latérale du lobe antérieur). Mais dans les régions corticales placées au-dessus des ventricules latéraux, ces cylindre-axes participent probablement, ainsi que l'a indiqué MONAKOW, à la formation du corps calleux. Nous reviendrons sur ce dernier fait.

Durant leur trajet descendant à travers la substance grise, les expansions nerveuses des petites et moyennes pyramides émettent des collatérales fines, naissant à angle droit, ou à peu près, et se terminant par une petite nodosité, après un trajet presque rectiligne soit transversal, soit oblique.

Cette terminaison libre peut seulement s'observer dans les cerveaux un peu embryonnaires, chez la souris de 8 à 12 jours, par exemple; chez les animaux adultes cela est impossible, à cause de l'énorme longueur qu'acquièrent les collatérales et des fréquentes dichotomies qu'elles présentent.

Il est à remarquer que ces collatérales procèdent uniquement de la moitié supérieure du trajet du cylindre-axe; la portion inférieure, plus amincie et fort pâle, descend flexueusement sans émettre de ramifications jusqu'au moment où elle pénètre dans la substance blanche, FIG. 14, j.

Nous avons vu parfois le cylindre-axe se terminer dans les zones moyennes de l'écorce par une dichotomie, après avoir perdu son individualité et sa direction primitives, FIG. 15, a; néanmoins, on ne peut nier la possibilité que l'une des branches ne puisse atteindre, après un cours plus ou moins oblique, la couche de substance blanche.

En résumé, la grande majorité, la totalité peut-être, des cylindre-axes des petites pyramides arrivent à la substance blanche, et se continuent avec des tubes nerveux médullaires.

3. ZONE DES GRANDES PYRAMIDES (*troisième couche ou formation de la corne d'Ammon de MEINERT, couche moyenne de cellules nerveuses de STIEDA, strato medio de GOLGI*).

Unie par des transitions insensibles avec la couche antérieure, cette zone se présente chez les petits mammifères avec les mêmes caractères que chez l'homme; les différences qui existent sont secondaires et tout de détail. Les corps cellulaires sont un peu moins nettement pyramidaux et presque ovoïdes; leur volume est moins grand que chez l'homme, il garde une certaine proportion avec la taille de l'animal; les expansions protoplas-

miques basilaires sont plus courtes et moins nombreuses que chez l'homme; il en est de même de celles qui procèdent de la grande tige externe ou radiale, FIG. 7.

Le cylindre-axe est épais; il descend quasi en ligne droite jusqu'à la substance blanche, où il se continue soit avec une fibre d'association, soit avec un tube de la couronne rayonnante. Sur ce point nous n'avons pas le moindre doute. Car nous avons eu bien souvent l'occasion de suivre le cours total du cylindre-axe à travers l'écorce et dans une portion considérable de la substance blanche. Du reste, GOLGI affirme aussi avoir vu arriver les mêmes cylindre-axes jusqu'à la substance blanche; mais, chez l'homme, leur poursuite présente naturellement de très grandes difficultés.

Les collatérales des cylindre-axes des grandes pyramides sont très nombreuses; elles sortent soit à angle droit, soit à angle obtus. Sur beaucoup d'entre eux, nous avons compté 7 à 8 collatérales, mais le plus souvent leur nombre peut se réduire à 4 ou 5, surtout dans les pyramides plus inférieures. Le tiers profond du cylindre-axe est d'habitude flexueux, et ne fournit pas généralement de collatérales, FIG. 14, *a*.

La direction que suivent les collatérales est ordinairement horizontale ou oblique; elles conservent communément leur rectitude et se dichotomisent une ou deux fois. Il n'est pas rare d'observer que les plus hautes prennent un cours ascendant, se ramifient et s'étendent par leurs rameaux jusqu'à près de la zone moléculaire; en certains cas on remarque que deux ou trois collatérales procèdent d'une petite tige courte d'origine.

En ce qui concerne la terminaison, celle-ci a toujours lieu par un bout libre, granuleux ou épaissi, sans arborisation finale. Comme nous l'avons indiqué plus haut, cette circonstance ne peut être bien constatée que dans l'écorce des petits mammifères jeunes. Chez le rat et la souris de 4 à 8 jours, par exemple, on remarquera que presque toutes les collatérales se terminent à la même distance et de la même manière, c'est-à-dire, par un petit épaississement, FIG. 14, *j* et 15, *m*. Le cerveau adulte présente des collatérales beaucoup plus longues et ramifiées, mais essentiellement identiques, quant à leur manière d'être, à celles du cerveau jeune; seulement leur poursuite entière est très difficile et souvent absolument impossible.

4. COUCHE DES ÉLÉMENTS POLYMORPHES (3^e et 4^e couche de MEINERT, couche des petites cellules nerveuses de SCHWALBE, strato profundo de GOLGI, etc.)

Cette zone présente une grande variété dans la forme et dans les dimensions des cellules. En général, les éléments qui la composent sont

plus ou moins globuleux et d'un volume de beaucoup inférieur à celui des grandes pyramides, FIG. 7 *g, j, h*. Mais on y voit aussi, comme GOLGI l'a reconnu déjà chez l'homme et les mammifères supérieurs, un grand nombre de cellules fusiformes, et même de vraies pyramides orientées de la même manière que celles de la 2^e et 3^e couche. La plupart de ces éléments quelle que soit leur forme, fournissent des expansions protoplasmiques ascendantes et descendantes, mais d'une orientation moins rigoureuse que celle des pyramides. Les ascendantes, souvent représentées par une seule tige très épaisse, peuvent arriver jusqu'au-delà des zones moyennes de l'écorce, mais jamais nous ne les avons vues atteindre la couche moléculaire. Les descendantes marchent plus ou moins obliquement, comme vers la substance blanche, au-dedans de laquelle elles pénètrent quelquefois. Des côtés du corps cellulaire partent aussi quelques expansions plus grèles, plus courtes, plus flexueuses et plus variqueuses que les autres, FIG. 7 et 15.

La plus grande partie des cylindre-axes descendant en décrivant de grandes sinuosités, pour s'adapter aux courbes des corpuscules globuleux dominant dans cette couche. Pendant leur trajet, ils fournissent diverses collatérales fines, très flexueuses et de cours irrégulier, et finalement ils se continuent, déjà beaucoup plus amincis, avec une fibrille très délicate de la substance blanche. Cette continuation a été observée par nous, d'une manière certaine, sur plusieurs cellules : cellules globuleuses, fusiformes et triangulaires de cette couche, ainsi que sur les cellules placées près des grandes pyramides et, enfin, sur celles qui siègent dans le voisinage de la substance blanche.

Le mode de terminaison dans la substance blanche a lieu tantôt par bifurcation (division en Y ou en T), tantôt, et le plus souvent, par un simple coude. En ce dernier cas, le cylindre-axe devenu horizontal peut se diriger soit en dedans, soit en dehors, et semble aller en des régions différentes de l'écorce.

Chez les petits mammifères (souris, chauve-souris, rat, etc.), la couche profonde, c'est-à-dire celle des cellules polymorphes, s'étend par en bas jusqu'à l'épaisseur de la substance blanche. En effet, parmi les faisceaux de celle-ci, on aperçoit quelques corpuscules généralement fusiformes ou étoilés, dont les expansions protoplasmiques marchent en tout sens, mais principalement dans la direction des fibres de la dite substance. De quelques-unes de ces cellules part un cylindre-axe se continuant avec un tube de la substance blanche; toutefois on remarque que ce cylindre, chez

beaucoup de cellules, affecte une direction ascendante, il se comporte donc comme celui des cellules sensitives de GOLGI.

5. CELLULES A CYLINDRE-AXE COURT.

Outre les corpuscules des diverses zones de l'écorce cérébrale, on voit épars, ça et là, et sans ordre, deux espèces d'éléments : les cellules sensitives de GOLGI, et les cellules dont le cylindre-axe s'élève jusqu'à la couche moléculaire.

a) *Cellules sensitives de GOLGI.*

Ces cellules découvertes par GOLGI, et retrouvées par MARTINOTTI, sont peu abondantes ; elles se rencontrent dans toutes les couches cérébrales, mais spécialement dans celle des corpuscules polymorphes, FIG. 7, j, 9 et 10.

Elles sont grandes et étoilées, quelquefois allongées dans le sens radial ; leurs expansions protoplasmatiques se dirigent dans toutes les directions, se ramifiant et se dichotomisant successivement, sans atteindre jamais une grande longueur et sans arriver à la couche moléculaire.

Le cylindre-axe, bien décrit par GOLGI et MARTINOTTI, se caractérise par ce fait qu'il n'a pas d'orientation fixe. Parfois il descend, tandis que d'autres fois il monte, ou se dirige plus ou moins horizontalement. Il est caractérisé surtout par ce que, après un cours peu étendu et sinueux, il se termine en une arborisation ample, très compliquée et complètement libre, FIG. 9, cc.

Suivant GOLGI, ces ramifications nerveuses formeraient par leur union avec d'autres fibres ramifiées, un réseau diffus et extraordinairement compliqué, au moyen duquel communiquerait, d'une façon indirecte, tous les éléments nerveux soit entre eux, soit avec les fibres de la substance blanche (fibres sensitives). MARTINOTTI (1) soutient aussi cette opinion, et il va jusqu'à admettre l'existence de branches anastomotiques unissant les cylindre-axes descendants des pyramides (cellules du 1^r type) (2) ; mais l'existence des réseaux nerveux dans la substance grise est, comme nous avons eu l'occasion de l'indiquer plus haut, une simple hypothèse anatomique qui n'a pas été confirmée. On peut en dire autant en ce qui concerne l'existence des prétendues branches anastomotiques décrites par MARTINOTTI.

(1) MARTINOTTI : Su alcuni miglioramenti della tecnica della reazione al nitrato d'argento, etc.; *Annali di Freniatria*, vol. I, 1889, p. 34.

(2) MONDINO incline aussi à admettre ces anastomoses. Voir : Ricerche macro e microscopiche sui centri nervosi. Torino, 1887.

Ce qui a conduit ce dernier savant à supposer l'existence d'anastomoses, c'est une particularité relativement fréquente des cellules sensitives de GOLGI, à savoir : la présence, dans l'arborisation terminale de leurs cylindre-axes, de ramilles nerveuses droites et longues, soit ascendantes, soit descendantes, et assez semblables aux cylindre-axes des pyramides, FIG. 9 et 10, b.

Mais une observation attentive démontre : 1^o que les dites ramilles verticales sont toujours très minces, et qu'elles émettent rarement des collatérales à angle droit, ce qui est le propre des véritables cylindre-axes des pyramides; 2^o qu'après un cours variable elles vont s'aminçissant peu à peu, et se terminent par une varicosité ou bien par quelques ramilles granuleuses, FIG. 9, b; 3^o enfin, jamais elles ne se terminent en cellules nerveuses.

Du reste, toutes les ramifications des cylindre-axes des cellules sensitives se comportent de même; après un cours flexueux pendant lequel elles embrassent le corps des cellules nerveuses, elles finissent librement, après avoir fourni des ramilles collatérales petites, courtes et variqueuses, FIG. 9, c.

Pour faire la démonstration de la libre terminaison de ces arborisations, il faut se garder de les observer seulement chez les animaux adultes. Car, chez ceux-ci, bien qu'encore très petits, chez la souris, par exemple, l'arborisation est tellement étendue et compliquée qu'il est impossible d'en poursuivre les ramilles d'une manière complète. Au contraire, rien n'est plus facile que de suivre les ramilles terminales dans le cerveau de la souris de peu de jours, et dans celui du chat et du lapin nouveau-nés, FIG. 9, Pl. II.

Si nous étions amené à énoncer une opinion sur la signification des cellules sensitives de GOLGI, nous n'hésiterions pas, vu la disposition de leur arborisation nerveuse, et le nombre des cellules avec lesquelles elles entrent en contact, à les considérer comme des *corpuscules d'association*. Outre certaines actions encore inconnues, ces éléments pourraient bien avoir pour but de rendre l'action nerveuse solidaire d'un groupe de cellules nerveuses plus ou moins rapprochées.

b) *Cellules à cylindre-axis descendant, FIG. 6.*

GOLGI avait déjà mentionné dans la couche profonde de l'écorce certaines cellules dont le cylindre-axis, au lieu de descendre, montait vers la périphérie; mais c'est à MARTINOTTI que revient le mérite d'avoir constaté que, au moins pour quelques-unes de ces cellules, l'expansion nerveuse s'arborise dans la couche moléculaire.

La cellule représentée par MARTINOTTI dans son mémoire siège dans la couche des moyennes ou petites pyramides, et affecte une forme triangulaire. Dans nos préparations de l'écorce de la souris, du rat et du lapin, ces éléments sont en majeure partie fusiformes ou globuleux, et ont leur siège dans le tiers profond de l'écorce; dans la zone des pyramides moyennes ou petites ils sont beaucoup plus rares. La FIG. 6 représente les cellules les plus communes de cette espèce, qui se rencontrent dans nos préparations.

Les corpuscules fusiformes, FIG. 6, *b,b*, sont orientées comme les pyramides et présentent un corps allongé, d'où partent une ou deux expansions descendantes et une ascendante, moins longue et se ramifiant promptement. Le cylindre-axe part communément du haut du corps cellulaire, ou bien de la branche protoplasmique ascendante; il monte presque verticalement, en fournissant quelques collatérales, et finalement il parvient à la couche moléculaire. Là il se décompose en une arborisation de fibrilles quasi horizontales, de grande extension. Souvent le cylindre-axe, une fois arrivé à la susdite zone, se bifurque en projetant ses branches principales en sens opposé; d'autres fois il se courbe simplement, marchant horizontalement et fournissant diverses ramifications à angle aigu. Enfin, quelquefois aussi le cylindre-axe, avant de s'infléchir ou de se bifurquer dans la partie supérieure de la zone moléculaire, émet des collatérales horizontales, siégeant dans la partie plus inférieure de cette zone.

La grande étendue parcourue par ces fibres dans la première couche met obstacle à l'observation de l'arborisation entière d'un cylindre-axe. Toutefois, les coupes horizontales de la dite couche montrent l'énorme étendue des ramifications terminales et la grande variété de directions que suivent ces dernières, lesquelles, comme toutes les ramifications nerveuses, semblent finir librement par des extrémités variqueuses. Les ramifications plus fines et terminales se caractérisent par leur cours très flexueux, et aussi par cette particularité qu'elles émettent de petites épines ou rameuses courts, granuleux, sortant à angle droit ou obtus, et se terminant par une varicosité.

Toutes les cellules à cylindre-axe ascendant n'envoient pas leurs expansions nerveuses à la zone moléculaire. On voit aussi des éléments, FIG. 6, *c*, Pl. I, dont le cylindre-axe, après avoir marché quelque temps vers la périphérie, se décompose, soit dans la deuxième zone, soit dans la troisième, en ramifications étendues, dans lesquelles dominent des ramifications à cours horizontal ou parallèle à la superficie cérébrale. Ces corpuscules

diffèrent des éléments sensitifs de GOLGI en ce que leur arborisation nerveuse terminale est relativement pauvre, et qu'ils conservent sur une étendue considérable l'individualité de leur prolongement fonctionnel.

6. FIBRES DE LA SUBSTANCE BLANCHE S'ARBORISANT DANS LA SUBSTANCE GRISE.

Tous les auteurs depuis GERLACH admettent la ramification dans la substance grise de fibres nerveuses sensitives provenant d'autres régions du système nerveux, peut-être des nerfs sensitifs. GOLGI soutient aussi cette opinion; il suppose que les ramifications de ces fibres, probablement sensitives, contribuent à constituer le réseau diffus de la substance grise. D'autres auteurs, MONAKOW (1), par exemple, admettent non seulement que des fibres ramifiées, venant d'autres compartiments nerveux pénètrent dans la substance grise; mais encore que toutes les régions cérébrales sont le point de départ de fibres d'association, et le point de terminaison en pinceau de fibres de même nature, arrivées d'autres parties des centres.

Mais les indications de ces auteurs sont bien vagues; il semble qu'ils ont été amenés à admettre l'existence de ces fibres plutôt par des inductions théoriques, que par des observations anatomiques directes. GOLGI, qui, indubitablement, les a vues dans le cervelet, ainsi que cela résulte de ses dessins, ne les représente ni ne les décrit spécialement dans l'écorce cérébrale; la description générale qu'il en donne, en traitant de l'origine des nerfs, fait douter si réellement il les a vues dans l'écorce, ou s'il n'a pas pris plutôt pour elles des cylindre-axes de pyramides incomplètement imprégnés.

Les doutes qui précédent ont pour cause la très grande difficulté avec laquelle on obtient la coloration de ces fibres. Jamais dans les cerveaux adultes il ne nous a été possible de les imprégner en employant les trois méthodes d'imprégnation de GOLGI. Déjà, nous désespérions de pouvoir en démontrer l'existence, quand, récemment, sur le cerveau de la souris de 8 jours et sur celui du lapin nouveau-né, elles se sont révélées à nos regards avec une parfaite clarté.

Disons d'abord que nous possédons un critérium suffisamment certain pour les reconnaître. Ce sont d'ordinaire les fibres les plus grosses parmi celles qui croisent la substance grise de l'écorce cérébrale; leur épaisseur

(1) MONAKOW : Rôle des diverses couches de cellules ganglionnaires dans le gyrus sigmoïde du chat; *Arch. des scienc. phys. et nat.*, XX, 10 octobre 1888.

surpasse de beaucoup celle des cylindre-axes des pyramides géantes; en outre, elles se différencient de ces derniers en ce que leur cours est tantôt oblique, tantôt horizontal ou en zigzag, FIG. 16, *a, b.*

Ces fibres arrivent de la substance blanche, à travers laquelle nous les avons suivies à quelque distance. Elles se courbent à angle droit ou obtus, pour pénétrer dans l'écorce et, après un trajet variable, mais presque toujours oblique, elles se divisent en deux ou trois grosses branches divergentes. Ces branches se lèvent obliquement, et parcourent une grande étendue; puis elles se dichotomisent plusieurs fois et, finalement, leurs ramifications les plus fines se terminent par d'amples arborisations libres et variqueuses, placées de préférence au niveau des petites et moyennes pyramides.

Durant ce trajet ascendant, la tige émet quelques grosses collatérales qui marchent presque horizontalement et en ligne droite, FIG. 16, *d*, sur une énorme étendue de la substance grise. D'autres fois c'est une de ces mêmes branches de bifurcation qui prend un trajet horizontal ou légèrement oblique, et dont le trajet peut dépasser un demi-millimètre. Enfin, il arrive parfois que c'est la tige nerveuse qui change de direction; d'abord horizontale ou oblique, elle devient bientôt ascendante, et commence ses dichotomies.

Le vaste plexus de ramifications produites par les dites fibres embrasse la deuxième et la troisième couche et une partie de la quatrième. Parfois, nous avons eu l'occasion de suivre aussi quelques ramifications jusqu'à la zone moléculaire, où elles formaient des arborisations variqueuses, FIG. 16, *c.*

Les fibres que nous venons de décrire ne s'anastomosent jamais avec d'autres fibres de la substance grise, ni ne se terminent en cellules nerveuses. Leur abondance varie suivant les préparations, mais, à en juger par quelques coupes, où elles étaient particulièrement colorées, on ne peut douter qu'elles constituent un facteur très important de l'écorce cérébrale.

La comparaison des préparations exécutées suivant la méthode de Golgi avec celles obtenues par la méthode de WEIGERT démontre, avec la plus grande évidence, que toutes ces fibres et leurs branches principales possèdent une enveloppe de myéline, singulièrement épaisse. Par suite de cette grande épaisseur de la myéline, et surtout à cause de leur trajet irrégulier, tantôt horizontal, tantôt oblique, on peut les distinguer des cylindre-axes des pyramides, dont le cours, comme on le sait, est presque droit et descendant (faisceaux radiés de fibres médullaires).

Après les avoir observées chez les petits mammifères, il n'est pas difficile de les reconnaître dans les coupes des circonvolutions de l'homme,

après coloration par la méthode de WEIGERT-PAL. A notre avis, toutes les fibres extraordinairement grosses, de cours oblique ou horizontal, qui croisent la substance grise dans les zones moyennes et inférieures de l'écorce, appartiennent à cette variété. On y découvre facilement de véritables étranglements de la myéline, ainsi que de très longs segments interannulaires.

7. FIBRES MYÉLIQUES ET AMYÉLIQUES DE L'ÉCORCE.

Dans plusieurs paragraphes antérieurs, nous avons déjà indiqué quelles sont les fibres qui présentent une enveloppe de myéline; mais il nous paraît utile d'examiner ce point d'une façon plus détaillée.

La première question qui se présente c'est de savoir si toutes les collatérales et toutes les fibres nerveuses sont pourvues d'une gaine médullaire. Lorsque l'on compare une coupe de l'écorce du lapin ou du rat, après coloration par le procédé de WEIGERT-PAL, avec une autre bien imprégnée par celui de GOLGI, on remarque des ressemblances et des divergences.

La moitié profonde de la substance grise présente un aspect semblable; à l'aide des deux modes de préparation on découvre les faisceaux radiés des cylindre-axes décrits par les auteurs, et un plexus interfasciculaire très serré correspondant à la réunion des fibrilles collatérales. Naturellement, ce plexus est beaucoup moins riche dans les préparations de WEIGERT, parce que les dernières ramifications des collatérales manquent de myéline. On peut d'abord inférer de ces observations que les cylindre-axes des pyramides, moyennes et grandes, et très probablement aussi ceux des cellules polymorphes, possèdent une gaine médullaire.

Une étude comparative de ce genre prouve que les cylindre-axes ascendants destinés à la couche moléculaire, de même que les branches principales de l'arborisation terminale en sont également pourvus.

Les cylindre-axes des petites pyramides nous semblent manquer de cette enveloppe, à moins que la myéline ne commence à grande distance de leur naissance. En effet, les rares fibres médullées qui croisent la partie inférieure des petites pyramides sont obliques, courtes et semblables aux collatérales arrivées de parages plus profonds; de plus, le petit nombre d'entre elles, qui sont ascendantes, paraissent aboutir à la zone moléculaire, coïncidant avec les cylindre-axes ascendants déjà mentionnés.

Quant aux collatérales des pyramides, nous croyons que toutes celles de grosseur moyenne ou plus grande sont munies d'une gaine médullaire; cela a été constaté déjà par FLECHSIG, à l'aide de sa méthode de coloration.

Cet auteur a remarqué aussi un fait que nous avions signalé déjà dans des travaux antérieurs, à savoir : que les divisions y ont lieu, comme dans les tubes périphériques, au niveau des étranglements. Si cette particularité ne peut s'y constater aussi bien que dans les terminaisons nerveuses périphériques, cela tient à ce que les étranglements dépourvus de myéline sont tellement allongés dans les fibres centrales, qu'on prend d'habitude pour des tubes distincts les divers segments d'un même filament nerveux.

8. PLEXUS NERVEUX DE LA SUBSTANCE GRISE.

Les intervalles qui existent entre les cellules nerveuses sont remplis par un plexus de fibrilles variqueuses. Ce plexus est composé des éléments suivants : 1^o collatérales des pyramides et des éléments polymorphes; 2^o arborisations terminales des cellules sensitives de GOLGI; 3^o ramifications collatérales et terminales de quelques éléments à cylindre-axe ascendant; 4^o fibrilles collatérales provenant des fibres d'association de la substance blanche; 5^o arborisation terminale des fibres d'association et probablement d'autres tubes nerveux d'organes centraux plus lointains; 6^o collatérales et arborisations terminales des fibres du corps calleux.

On comprend facilement l'énorme complication du plexus nerveux intercellulaire de la substance grise, et l'impossibilité absolue qu'il y a de déterminer pour chaque espèce de fibres leur terminaison détaillée, c'est-à-dire, le nombre et la qualité des éléments nerveux avec lesquels elles se mettent en rapport. C'est pour ce motif que nous sommes obligé d'envisager ce plexus dans son ensemble, en nous bornant à indiquer quelles sont les fibres nerveuses qui semblent dominer dans chaque portion ou couche de l'écorce.

Le premier plexus nerveux, extraordinairement riche, correspond à la zone moléculaire. Il comprend : 1^o des cylindre-axes des cellules pluripolaires et polygonales; 2^o des cylindre-axes ascendants provenant de cellules profondes de l'écorce; 3^o des fibrilles collatérales de la substance blanche.

Le second plexus est plus pauvre en fibrilles que le précédent, et correspond aux petites pyramides. Il contient : 1^o des collatérales ascendantes des cylindre-axes des moyennes et petites pyramides (peut-être aussi des collatérales ascendantes des grandes pyramides); 2^o des arborisations collatérales de cylindre-axes ascendants; 3^o des arborisations terminales des fibres ramifiées venant de la substance blanche.

Le troisième plexus (*strie externe* de BAILLARGER) est très dense et très abondant en fibres médullaires. Il correspond au niveau des pyramides

grosses et moyennes, et il est composé principalement : 1^o de la réunion d'un grand nombre de collatérales provenant des cylindre-axes des petites et moyennes pyramides; 2^o de plusieurs collatérales ascendantes des cylindre-axes des grosses pyramides.

Le quatrième plexus embrasse la zone des corpuscules polymorphes et il est constitué par : 1^o des collatérales des cylindre-axes des cellules géantes; 2^o des collatérales des corpuscules polymorphes (surtout dans la partie plus profonde); 3^o des arborisations terminales des cylindre-axes des cellules sensitives de GOLGI.

Dans certaines régions de l'écorce, la portion moyenne de ce plexus, où concourent probablement la plupart des collatérales des pyramides géantes, se montre formée d'un grand nombre de fibres à myéline, relativement épaisses (*seconde strie* de BAILLARGER, *plexus nerveux interne* de KRAUSE).

A part le premier, ces divers plexus ne sont pas parfaitement délimités ni dans l'écorce de l'homme, ni dans celle des mammifères inférieurs; cela tient à ce que les rameaux collatérales, dont ils se composent principalement, n'occupent point une place fixe et séparée, celles qui proviennent d'une zone cellulaire se mêlant avec celles d'une autre.

Les préparations de WEIGERT ne donnent qu'une idée très incomplète des plexus de collatérales, parce que les innombrables ramifications variées et terminales qui entourent les cellules de l'écorce manquent de myéline. Le second plexus est à peine représenté, dans les coupes colorées à l'hématoxyline de WEIGERT, par quelques fibrilles médullaires délicates et obliques.

Chez les petits mammifères : cobaye, rat, souris, le nombre de collatérales portant une gaine de myéline est beaucoup moindre que chez l'homme et les mammifères supérieurs. Car la couche moléculaire et celles des pyramides petites et moyennes ne possèdent que quelques fibrilles médullaires, correspondant probablement à des cylindre-axes ascendants et à ceux des éléments multipolaires. On peut donc affirmer que, moins est développée l'écorce cérébrale d'un mammifère, moins proportionnellement sont nombreuses les fibres médullaires.

Nous pouvons nous demander maintenant à quoi servent ces plexus de collatérales. En nous appuyant sur l'hypothèse de la transmission par contact, exposée plus haut, nous pouvons conjecturer qu'ils ont pour mission d'établir une communication soit entre les cellules d'une même couche, soit entre celles de couches différentes. La connexion entre les cellules d'une

même zone pourrait s'établir par le contact des parties des collatérales qui sont dépourvues de myéline. Mais la communication entre les éléments pyramidaux de zones différentes s'établit vraisemblablement par contact entre le corps et les grosses branches protoplasmiques d'une part, et les dernières ramifications des collatérales provenant d'éléments superposés, d'autre part (1).

Néanmoins, pour la communication à petites distances, l'intervention par contacts réciproques des branches protoplasmiques basilaires et latérales de la tige des pyramides nous semble également vraisemblable.

Substance blanche

La région supérieure de l'écorce cérébrale des mammifères étudiés (région psycho-motrice) contient deux couches de substance blanche bien distinctes, surtout dans le voisinage de la scissure interhémisphérique: l'une superficielle, située en dessous de la substance grise, et constituée en grande partie par les *fibres propres ou d'association* de l'écorce; l'autre, plus profonde, qui n'est autre chose que le *corps calleux*.

9. FIBRES PROPRES DE L'ÉCORCE.

Nous les avons étudiées particulièrement dans la substance blanche placée au-dessus des ventricules latéraux.

Ce sont des tubes nerveux de différente grosseur qui, en grande partie, procèdent des grandes et moyennes pyramides et des cellules polymorphes.

De même que chez l'homme, ces *fibres propres* n'ont pas une même direction : aux environs de la scissure interhémisphérique correspondant à l'angle saillant supérieur des hémisphères, il existe un gros faisceau antéro-postérieur, à section sémilunaire et à concavité inférieure. Ce faisceau va s'amincissant en dedans jusqu'à ce qu'il arrive aux abords de la scissure, où il ne comprend plus que quelques fibres, FIG. 8, C, PL. II.

Par sa situation et sa direction, ce faisceau de fibres nerveuses correspond à celui qu'on appelle dans le cerveau humain le *fasciculus arcuatus*; car, de même que dans celui-ci, les fibres qui le composent commencent dans le lobe frontal et paraissent se terminer dans le lobe occipital, en marquant suivant une direction antéro-postérieure.

(1) Les contacts pourraient avoir lieu, comme le pense His, par le moyen d'une matière conductrice. Celle-ci n'est peut être que la couche d'aspect granuleux et variqueux qui semble entourer, en leur donnant une épaisseur plus grande, les dernières ramifications nerveuses.

Les cylindre-axes des cellules de l'écorce se continuent avec les tubes de ce faisceau, par une simple inflexion à angle droit; mais il arrive quelquefois que le cylindre se divise en τ ou en γ dans la substance blanche, et que les branches de bifurcation marchent en sens opposé.

Le faisceau arqué doit être considéré comme une réunion de fibres arciformes qui, après un certain trajet antéro-postérieur, remontent jusqu'à l'écorce, pour se terminer par une arborisation libre et étendue. La FIG. 8, *k*, montre une de ces fibres terminales, laquelle montait en se coudant à angle droit pour se rendre à la substance grise superposée, et s'arboriser dans le voisinage de la scissure interhémisphérique. Il est néanmoins possible qu'il y ait aussi dans le dit fascicule des fibres s'étendant dans toute la longueur de ce dernier. En aucun cas, nous n'avons observé les terminaisons en pinceau, que MONAKOW suppose exister.

Dans la partie externe des hémisphères, les fibres de la substance blanche changent de direction et se disposent pour la plupart en une bande transversale large et descendante, qui vient renfoncer par le haut le corps calleux, FIG. 15, *A*. Cette bande, que nous désignerons sous le nom de *fascicule transversal*, représente probablement un système d'association entre la portion moyenne ou pariétale de l'écorce et le lobe sphéroïdal ou inférieur. Il peut comprendre aussi quelques fibres descendantes allant à la couronne rayonnante.

Les fibres qui constituent ce faisceau proviennent aussi des pyramides grandes et moyennes, ainsi que de quelques éléments polymorphes de l'écorce situés au-dessus. Nous ignorons si les petites pyramides n'interviennent pas dans leur formation.

On y constate aussi les dispositions mentionnées plus haut concernant le mode de continuation des tubes d'association avec les cylindre-axes descendants de l'écorce. On trouve de ces fibres qui se divisent en τ , et d'autres qui se courbent simplement. Parmi ces dernières, on observe que la fibre descendante devenue horizontale marche tantôt en dedans, tantôt en dehors; ce qui donne lieu de penser que le faisceau transversal — et peut-être tous les faisceaux d'association — renferment des fibres marchant en sens opposés, et dont la terminaison peut s'effectuer dans des endroits très éloignés de l'écorce.

Lorsque les cylindre-axes descendant de l'écorce se divisent en γ ou en τ dans le faisceau transversal, une des branches se dirige en dedans et vers le haut, se confondant avec les fibres du corps calleux. La FIG. 15 repré-

sente un morceau de la région latérale de l'écorce, où se voient mélangées les fibres calleuses et celles du faisceau transversal. Dans la FIG. 7 E, nous reproduisons les cylindre-axes qui vont former le faisceau transversal, comme on peut s'en assurer sur les coupes réussies.

Collatérales de la substance blanche.

Les fibres d'association fournissent des collatérales très fines, qui naissent à angle droit et montent dans l'écorce, où elles finissent en arborisations libres; elles se comportent donc en tout comme les collatérales de la substance blanche de la moelle.

Ces collatérales proviennent de toutes les régions de la substance blanche, mais il y a des parties où elles paraissent abonder davantage, ou du moins se colorer d'une manière plus constante. Telle est, par exemple, l'écorce limitant la scissure interhémisphérique, dans laquelle, du reste, par suite de la minceur des couches cellulaires, on arrive à suivre plus commodément le trajet complet de ces fibrilles, FIG. 8, r, s.

Elles naissent ici à angle droit des tubes du *fasciculus arcuatus*, se rendant d'abord soit obliquement, soit en direction radiale, vers la partie superficielle de l'écorce; puis elles se décomposent en diverses branches divergentes, variqueuses et notamment flexueuses, dont quelques-unes se ramifient et se terminent dans la zone moléculaire, tandis que d'autres restent dans les couches grises sous-jacentes. Il existe des collatérales qui, à peine arrivées à la substance grise, se divisent en deux ou en un plus grand nombre de branches divergentes, dont la zone de terminaison est très écartée, FIG. 8, r. Enfin, on voit des collatérales qui, au lieu de monter, se dirigent en dehors, croisant une partie de la substance blanche pour pénétrer et se disperser dans la substance grise, mais dans des régions de l'écorce plus éloignées.

Dans les autres régions cérébrales, nous n'avons pu suivre les collatérales jusqu'à la première zone, ni même jusqu'aux zones moyennes de l'écorce; ce qui peut résulter de l'énorme épaisseur de cette dernière et de l'extrême longueur du trajet à parcourir. Mais nous avons noté aussi le même cours ascendant ou oblique des collatérales, et leur tendance à se ramifier dans la substance grise superposée.

Parfois certaines collatérales très délicates paraissent se terminer, après un cours plus ou moins horizontal, dans la substance blanche elle-même, dans laquelle, comme nous l'avons dit plus haut, on trouve toujours quelques cellules nerveuses.

L'existence de collatérales sur les fibres de la substance blanche est un fait général de la structure du cerveau. Elles sont très abondantes dans la racine externe du *tractus olfactorius*, le long des fibres des pédoncules cérébraux, à leur passage au-dessous du *thalamus opticus*, ainsi que le long des fibres de projection qui croisent le corps strié, les branches de bifurcation des racines sensitives du trijumeau, du glossopharyngien et, peut-être, dans tous les nerfs mixtes cérébraux (1), enfin sur quelques fibres de la commissure antérieure et dans le corps calleux. Nous reviendrons sur ce point dans un travail ultérieur.

Faisons remarquer, en passant, l'admirable analogie qui existe entre les fibres d'association du cerveau et celles de la substance blanche de la moelle. Celle-ci est aussi composée de fibres arciformes destinées à relier des compartiments éloignés de la substance grise, et à établir également, durant leur trajet, une communication au moyen des collatérales avec les cellules nerveuses voisines. En outre, les cordons de la moelle renferment, de même que la substance blanche du cerveau, des conducteurs longs qui servent à faire communiquer des centres nerveux très distants.

10. CORPS CALLEUX, FIG. 8.

Les coupes transversales du cerveau de la souris, du rat, etc., montrent avec une grande évidence la marche des fibres calleuses, tant sur les préparations exécutées par la méthode de GOLGI, que sur celles colorées par la méthode de WEIGERT.

Dans les coupes colorées par cette dernière méthode, on remarque que les fibres calleuses sont minces, médullées, variqueuses ; elles courrent horizontalement dans la région médiane, mais elles sont descendantes et curvilignes dans les parties latérales des hémisphères.

Chez les mammifères adultes, les fibres calleuses s'imprègnent rarement par le chromate d'argent : les bonnes imprégna tions s'obtiennent seulement sur les souris et les rats de 8 à 10 jours, c'est-à-dire avant que n'apparaisse la gaine de myéline. Ces fibres sont très fines, variqueuses, d'une teinte de couleur café clair. Quant à l'épaisseur, elles peuvent se comparer aux fibrilles collatérales des cylindre-axes des grandes pyramides. Néanmoins on remarque aussi parmi elles quelques fibres un peu plus grosses, comparables aux cylindre-axes directs.

(1) Voir notre travail : *Sobre la existencia de bifurcaciones y colaterales en los nervios sensitivos craneales y substancia blanca del cerebro; Gaz. san., 10 Abril, 1891.*

En examinant le cours des fibres calleuses à leur passage au niveau de la fente interhémisphérique, on remarque que toutes conservent leur parallélisme sans fournir de ramifications, ni pénétrer dans la substance grise limitrophe de la dite fente. Mais quand les fibres calleuses arrivent au dessous du fascicule arqué de la substance blanche, FIG. 8, *g*, on peut reconnaître que quelques-unes d'entre elles se coudent pour devenir ascendantes et pénétrer dans la substance grise superposée. La plus grande partie de ces fibrilles se dégage au niveau de la partie la plus épaisse du dit faisceau.

Dans les régions les plus externes de l'écorce au-dessous de la bande transversale de la substance blanche, l'épaisseur du corps calleux diminue, se confondant avec les fibres de la dite bande, parce que celles-ci ont la même direction et la même situation que les fibrilles calleuses. Pendant tout ce trajet, les fibres calleuses continuent toujours à monter vers l'écorce, mais en moins grand nombre que dans la région du fascicule arqué. Il est très intéressant à noter que, là où l'écorce grise est plus épaisse, le corps calleux envoie un nombre plus considérable de fibrilles.

Un fait qui revêt une certaine importance, c'est que les fibres calleuses émettent des collatérales qui montent dans la substance grise et s'y terminent par des arborisations libres. Le point où ces collatérales s'observent avec une fréquence relative est la région calleuse placée sous le fascicule arqué, FIG. 8 *d*. Souvent la branche collatérale et la tige qui suit la direction transversale primitive, paraissent être, à cause de l'égalité de leur diamètre, le résultat d'une bifurcation, FIG. 8, *d'*. Dans l'hypothèse que la tige principale provient d'une cellule corticale située du côté opposé, il résulte qu'il y a des fibres calleuses qui peuvent entrer en rapport, non seulement avec un point homologue, mais encore avec diverses zones distantes de l'hémisphère cérébral du côté opposé.

Le nombre des collatérales est très limité; peut-être chaque fibrille calleuse n'en fournit-elle pas plus de deux; communément elle n'en fournit qu'une seule, qui a souvent la valeur d'une branche de bifurcation. De toutes façons, on ne peut établir de chiffre précis, à cause de l'impossibilité où l'on est, même à l'aide des meilleures préparations, de suivre le cours complet d'une fibre.

Comment ont lieu la naissance et la terminaison des fibres calleuses? Sont-elles des cylindre-axes directs ou des fibrilles collatérales?

Ces questions sont très difficiles à résoudre. Malgré tous nos efforts pour écarter les difficultés du problème, c'est-à-dire en travaillant de pré-

rence sur des animaux très petits et très jeunes, nous n'avons pu combler notre *desideratum*, à savoir : constater à la fois dans une seule coupe épaisse et bien imprégnée l'origine et la terminaison d'une seule fibre calleuse. La plupart des préparations, surtout dans les régions les plus latérales du corps calleux, ne permettent de suivre une fibre que sur une partie très limitée de son trajet; en outre, on est bien des fois dans l'impossibilité d'affirmer si une fibre, marchant dans le sens et dans le plan du corps calleux, représente une fibrille commissurale proprement dite, ou un tube d'association ayant le même cours.

Toutefois, nous allons exposer quelques faits d'observation qui nous permettront de nous faire une opinion sur l'origine et la terminaison des fibres calleuses.

Origine.

Disons d'abord que cette origine paraît être double. Il existe des fibres calleuses qui sont la simple continuation des cylindre-axes (calleuses directes); il en est d'autres qui représentent soit des fibrilles collatérales de cylindre-axes de projection ou d'association, soit des branches de bifurcation de ces derniers.

a. *Calleuses directes.*

Quand on examine, au moyen de bonnes préparations faites dans l'écorce de la souris de peu de jours, la région du faisceau arciforme et les parties contigües, on peut voir un grand nombre de fibres calleuses qui se courbent à angle droit pour monter vers la substance grise suivant un trajet quasi rectiligne, et se terminer au niveau des moyennes ou petites pyramides. Cette terminaison n'est qu'apparente; elle est due au manque d'imprégnation, car le bout des fibres apparaît toujours comme rigoureusement coupé. Durant leur trajet ascendant et dans le haut de l'écorce, ces fibrilles fournissent quelques collatérales semblables à celles qu'émettent les cylindre-axes des pyramides, FIG. 8, g.

L'absence d'arborisation finale et ce fait que l'imprégnation ne dépasse jamais le niveau susdit, nous portent à supposer que de telles fibres calleuses sont des cylindre-axes directs des petites pyramides et, peut-être, d'une partie des moyennes. Ajoutons que l'épaisseur de l'expansion nerveuse de ces dernières cellules coïncide exactement avec celle des fibres calleuses ascendantes.

Cependant, hâtons-nous de le déclarer, en dépit de tous nos essais nous n'avons pu constater une continuité réelle entre les dites cellules et les fibres calleuses; car, malheureusement, lorsque ces dernières se colorent bien, les petites et les moyennes pyramides ne s'imprègnent pas. C'est là un défaut de la méthode de GOLGI, de colorer dans les couches superficielles des pièces, par suite d'un durcissement plus avancé, des fibres et des éléments différents de ceux qui sont imprégnés dans les zones profondes.

Dans les régions latérales de l'écorce on observe de même que quelques fibres calleuses se rendent jusque près des petites pyramides; mais on remarque aussi des cylindre-axes très minces de quelques éléments polymorphes (continuation à angle droit) passer entre les fibrilles calleuses sous-jacentes, en se portant dans le même sens que ces dernières, FIG. 15, e.

Outre ces origines directes, il y a lieu de supposer que quelques fibres calleuses peuvent contribuer aussi à la formation des faisceaux d'association, avant de finir en corpuscules nerveux. C'est au niveau du *fasciculus arcuatus* que nous avons noté ces dispositions, qui sont reproduites dans la FIG. 8, Pl. II. Ainsi, les fibres calleuses *b,b*, en montant, se continuent avec une fibre antéro-postérieure du dit fascicule. Les fibres désignées par *c,c*, autre qu'elles se continuent avec les grosses fibres antéro-postérieures d'association, émettent aussi une collatérale fine, se dirigeant en dehors et se réunissant aux fibres calleuses. Cette disposition nous montre qu'un cylindre-axe non seulement cherche par le moyen d'une fibre commissurale une communication avec les éléments de l'hémisphère opposé, mais établit encore une relation avec les corpuscules éloignés de son propre hémisphère.

b. Fibres calleuses collatérales.

Dans toutes les régions de la substance blanche supra-calleuse, mais spécialement vers la partie externe des hémisphères, on remarque que certains cylindre-axes provenant soit des moyennes et grosses pyramides, soit des corpuscules polymorphes de la quatrième couche, se divisent en deux fibres en arrivant au corps calleux : l'une interne fine, se dirigeant vers le dedans et se continuant avec une fibre du corps calleux, et l'autre externe, ordinairement plus grosse, se continuant tantôt avec une fibre d'association, tantôt avec une fibre de projection.

Les fibres de projection se trouvent représentées dans la FIG. 14. On y voit qu'au niveau où ces fibres traversent la partie antérieure et latérale du corps calleux, elles envoient à ce dernier une collatérale, qui ne se distingue ni par sa direction, ni par sa minceur des fibrilles calleuses véritables. Les

collatérales et les branches fines de bifurcation, provenant de cylindre-axes de cellules d'association, ont été représentées dans la FIG. 15, *d*. Cette figure reproduit une coupe transversale très latérale de l'écorce d'une souris de quelques jours.

Nous ne pouvons garantir d'une manière absolue que toutes ces collatérales ou branches de bifurcation arrivent, une fois mélangées aux fibres calleuses, jusqu'à la région moyenne de la commissure. Car l'énorme étendue qui existe entre cette partie et le point d'origine des fibrilles est un obstacle insurmontable à leur poursuite. Mais le double fait que ces collatérales se dirigent vers l'intérieur entre les fibres calleuses, et qu'elles présentent le cours et l'aspect variqueux de ces dernières rend probable leur participation à la commissure.

Il est bien plus certain que nous pouvons regarder comme calleuses les collatérales partant de quelques cylindre-axes du fascicule arqué, FIG. 8, *e*. Car là, heureusement, la proximité de la région moyenne permet de les suivre facilement depuis le lieu de leur naissance jusqu'au-delà de la scission interhémisphérique. Ces collatérales procèdent des fibres antéro-postérieures, descendant bientôt jusqu'à la surface du corps calleux, et là, elles se recouvrent pour se diriger en dedans avec les fibres de cet organe.

Quelquefois ces collatérales calleuses émettent au point de leur inflexion une ramille très fine qui se dirige en dehors, se confondant avec les fibres calleuses d'origine plus latérale. Un cas plus compliqué est représenté dans la FIG. 8, *f*; un cylindre-axe de l'écorce (grande pyramide probablement) descend, se bifurque dans le *fascicule arqué*, et donne naissance à une fibre de celui-ci et à une autre descendante destinée au corps calleux; cette dernière, avant de devenir horizontale, fournit une fine collatérale dirigée en dehors, se perdant dans la portion périphérique des fibres calleuses.

Terminaison des fibres calleuses.

La terminaison de ces fibres est plus difficile à étudier que leur origine. Nous pensons néanmoins que l'on peut vraisemblablement considérer comme fibres terminales quelques fibrilles fines ascendantes, distribuées dans toute l'écorce cérébrale et s'arborisant librement dans leurs stratifications moyennes et inférieures.

La circonstance que les rameaux d'arborisation sont en grande partie ascendantes, et le fait que la tige qui les engendre diminue d'épaisseur de bas en haut, permettent de distinguer les fibres calleuses terminales des fibres calleuses d'origine.

Nous devons toutefois nous montrer un peu réservé quant à la terminaison des fibres calleuses, car nous en avons seulement trouvé un petit nombre qui fussent clairement arborisées dans l'écorce; de plus, en quelques cas, il est difficile de distinguer une fibre calleuse d'origine mal imprégnée de toute autre terminaison.

En résumé, la commissure calleuse semble contenir : 1^o des cylindre-axes directs des cellules appartenant peut-être à toutes les couches de l'écorce, sauf les cellules géantes et celles de la couche superficielle; 2^o des branches collatérales ou de bifurcation des cylindre-axes des cellules de projection ou d'association.

Nous pensons qu'une partie seulement des cellules de chaque couche cérébrale envoient des collatérales ou des cylindre-axes au corps calleux; ces cellules, qu'on pourrait appeler *calleuses*, sont mélangées partout avec celles qui, par la terminaison de leurs expansions nerveuses, peuvent être désignées sous le nom de *corpuscules d'association* ou *de projection*.

Si notre manière de voir se confirme par des recherches ultérieures, il existerait une analogie frappante entre le corps calleux et la commissure antérieure de la moelle : celle-ci renferme, comme le corps calleux, des cylindre-axes directs provenant des cellules siégeant dans toute la substance grise de la moelle, et des collatérales des fibres de la substance blanche, représentant dans la moelle les fibres d'association et de projection du cerveau.

Le corps calleux contient de plus certaines fibres fines, verticales, flexueuses qui paraissent se continuer avec quelques tubes antéro-postérieurs du trigone cérébral situé en dessous; après un cours variable dans l'épaisseur du corps calleux, ces fibres deviennent antéro-postérieures, se plaçant dans les couches supérieures des fibrilles commissurales et se soustrayant à toute observation, FIG. 8, n.

Cellules calleuses.

La surface supérieure du corps calleux contient des éléments nerveux décrits par plusieurs auteurs, notamment par GOLGI (1), GIACOMINI (2) et BLUMENAU (3).

Nos observations sur ce point sont encore très incomplètes. Nous avons

(1) Loc. cit., p. 112.

(2) GIACOMINI : *Giornale della r. Accademia de medicina di Torino*, nov. et dec. 1883.

(3) BLUMENAU : Zur Entwicklungsgeschichte und feineren Anatomie des Hirnbalkens; *Arch. f. mikroskop. Anat.*, Bd. XXXVII, 1890.

réussi seulement à colorer quelques cellules et quelques fibres des stries longitudinales internes ou nerfs de LANCISI, les seules stries qui apparaissent bien développées chez les petits mammifères (souris, rat, lapin, etc.). Les stries latérales sont chez ces animaux excessivement rudimentaires ; elles se confondent avec la substance grise des hémisphères, comme l'a déjà remarqué BLUMENAU.

Chez les souris, les rats, etc., les nerfs de LANCISI ont une section triangulaire, et la base de ce triangle couvre en entier la face supérieure du corps calleux, FIG. 13, PL. III. Sur les coupes bien imprégnées au chromate d'argent, de même que sur celles colorées par la méthode de WEIGERT, les nerfs de LANCISI montrent trois couches : une *superficielle* ou moléculaire, *c*; une *moyenne* ou cellulaire, *j*; et une *profonde* ou de substance blanche, *b,e*.

Les cellules de la couche moyenne sont ovoïdes ou fusiformes, et dirigées vers le haut. De même que dans la deuxième et la troisième couche du cerveau, leur grosseur augmente à mesure qu'elles siégent plus profondément. De l'extrémité interne ou profonde du corps cellulaire part constamment l'expansion nerveuse, tandis que de l'extrémité superficielle procèdent quelques branches protoplasmiques qui se ramifient plusieurs fois, et remplissent de leurs rameaux variqueuses et flexueuses toute l'épaisseur de la zone moléculaire. Cette disposition les assimile, comme l'ont fait remarquer GIACOMINI et BLUMENAU, à celle des pyramides du cerveau. Le cylindre-axe marche en sens descendant; après un court trajet, il devient antéro-postérieur et se continue avec un tube médullaire de la couche profonde ou de la substance blanche. Il arrive quelquefois que ce cylindre-axe se divise en Y, donnant une fibre dirigée en arrière et une autre dirigée en avant, FIG. 13, *e*, et FIG. 11, *e*.

La couche profonde des fibres nerveuses est formée par la réunion de plusieurs cylindre-axes des cellules situées au-dessus. Les coupes antéro-postérieures d'objets bien imprégnés montrent que ces fibres donnent des fibrilles collatérales, qui montent vers la couche moléculaire où elles se terminent, ainsi que dans la couche moyenne, par des arborisations très riches et extrêmement variqueuses. Dans les zones profonde et moyenne des stries de LANCISI, outre les cylindre-axes antéro-postérieurs, on en trouve d'autres plus fortement variqueux et flexueux, FIG. 12, *c*, que le nombre excessif de rameaux collatéraux ne tarde pas à épuiser. Nous croyons que ces fibres se terminent librement dans l'épaisseur des dits nerfs, à la manière des arborisations finales des cylindre-axes des cellules sensitives de GOLGI. Quant à l'origine de ces fibres, nous ne pouvons en dire rien de positif.

La couche moléculaire est le point de concurrence de presque toutes les expansions protoplasmiques; elle contient, de même que la couche moléculaire de l'écorce, un grand nombre de fibrilles très délicates, flexueuses, ramifiées et de cours longitudinal ou antéro-postérieur. Les rares éléments nerveux siégeant dans cette couche, sont fusiformes et orientés en sens antéro-postérieur, FIG. 11, *g*. Quant à l'origine et au cours des cylindre-axes de ces cellules, si semblables par leur morphologie à celles de la couche moléculaire de l'écorce, nos observations ne sont pas encore suffisantes pour que nous puissions émettre une opinion.

De ce que nous venons d'exposer il suit, comme l'a fait remarquer BLUMENAU, que les stries longitudinales ne sont autre chose qu'une prolongation de l'écorce, dont elles ont la même structure fondamentale, bien que les diverses couches se montrent notablement simplifiées et rapetissées.

11. FIBRES DE PROJECTION.

De toutes les régions du lobe frontal situées au-devant et sur les côtés du corps calleux, et même d'une partie de l'écorce recouvrant ce dernier, descendent des fibres nerveuses qui pénètrent dans le corps strié, et s'y réunissent en petits faisceaux, FIG. 14, *i*.

L'origine de beaucoup de ces fibres est facilement déterminable dans les embryons de la souris ou dans la souris de peu de jours, comme on peut le voir dans la FIG. 14. Ces fibres ne sont que les cylindre-axes directs des pyramides (petites, moyennes et grandes) et des éléments polymorphes. Nous n'avons pu vérifier si la ligne la plus haute des petites pyramides y intervient; quant aux pyramides moyennes et aux petites plus inférieures, nous en sommes certain, parce que nous avons réussi bien des fois à suivre leurs cylindre-axes jusqu'au corps strié lui-même.

Toutes les fibres de projection émettent pendant leur trajet dans l'écorce, un grand nombre de collatérales terminées par des bouts variqueux dans l'épaisseur de la substance grise. Lorsque les fibres arrivent au plan du corps calleux elles changent de cours, traçant une espèce d'échelon vers le dehors, FIG. 14, *m*, pour descendre bientôt après au corps strié, avec d'autres venant de points parfois un peu lointains de l'écorce. Dans l'épaisseur du corps strié, on en voit quelques-unes émettre de fines collatérales, terminées par des arborisations variqueuses et très compliquées, placées entre les éléments propres de ce ganglion, FIG. 14, *h*.

Au point de vue de l'épaisseur, les fibres de projection se divisent en grosses et minces, ces dernières viennent généralement des pyramides moyennes, *a*, et de quelques corpuscules polymorphes, tandis que les premières, *b*, procèdent des grosses pyramides. Nous avons maintes fois réussi à constater *de visu* cette double provenance; c'est pourquoi nous n'acceptons pas l'opinion de MONAKOW, qui affirme que c'est seulement des grandes pyramides que sortent les fibres de projection.

A la hauteur du corps calleux, un grand nombre de fibres de projection, mais non pas toutes, envoient à ce corps une mince collatérale, FIG. 14, *d*. Dans les cylindre-axes les plus fins cette ramille représente un bras de bifurcation, *e*.

Commissure antérieure.

Nous ne sommes pas arrivé à colorer cette commissure d'une manière complète. Cependant aux endroits imprégnés nous avons constaté qu'elle se compose de fibres fines, parallèles, variqueuses, de même aspect et de mêmes propriétés que les fibres calleuses. Entre les fibres minces, qui sont les plus nombreuses, se trouvent quelques cylindre-axes plus gros et pourvus, près de l'écorce grise du lobe sphénoïdal, de quelques collatérales.

Accroissement des éléments de l'écorce.

Nous n'avons pas l'intention d'aborder ici l'étude des premières phases histogéniques du tissu nerveux; cette question a été l'objet de nombreux travaux parmi lesquels il faut citer ceux de BOLL(1), EICHORST(2), BESSER(3), KÖLLIKER(4), LÖWE(5), VIGNAL(6), ceux plus récents de HIS(7) et de

(1) BOLL : Die Histologie und Histiogenese der nervösen Centralorgane; *Arch. f. Psychiatr.* (v. WESTPHAL), Bd. IV, 1874.

(2) EICHORST : Ueber die Entwicklung des menschlichen Rückenmarkes und seiner Formelemente; *Virchow's Archiv*, 1875, Bd. LXIV.

(3) BESSER : Zur Histogenese der nervösen Elementartheile in den Cerebralorganen des neugeborenen Menschen; *Virchow's Archiv*, 1866, Bd XXXVI.

(4) KÖLLIKER : Embryologie, etc. Paris, 1882.

(5) LÖWE : Beiträge zur Anatomie und zur Entwicklungsgeschichte des Nervensystems, etc. I. Band. Die Morphogenesis des centralen Nervensystems. Berlin, 1880.

(6) VIGNAL : Sur le développement des éléments de la moelle des mammifères; *Archives d. Physiol.*, n. 7, 1885, — et : Recherches sur le développement de la substance corticale du cerveau et du cervelet; *Archives d. Physiologie*, etc., 1888.

(7) HIS : Loc. cit. — Ainsi que : Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark; XV. Bd. d. *Abhandl. d. mathem. phys. Class. d. Konigl. Sach. Gesellsch. d. Wissenschaft.* Leipzig, 1889.

LENHOSSÉK (1). Nous-même (2) avons consacré quelques pages à l'étude de cette intéressante question. Ici, nous nous bornerons à quelques observations au sujet de la croissance et des transformations des éléments de l'écorce, après que s'est accomplie la différentiation en corpuscules nerveux et épithéliaux.

Cellules épithéliales.

Nos recherches confirment celles de GOLGI, MAGINI et FALZACAPPA.

Les cellules épithéliales des mammifères nouveau-nés (souris, rat, lapin, etc.,) sont des éléments très allongés, qui s'étendent depuis la cavité ventriculaire jusqu'à la superficie cérébrale. Elles commencent par un corps raccourci, raide, pourvu de quelques expansions granuleuses et d'un noyau ovoïde. Ensuite elles se prolongent en une fibre extrêmement variqueuse et quasi rectiligne, qui croise le corps calleux et les couches de l'écorce pour se terminer enfin au-dessous de la *pie-mère*. La terminaison forme un panache de filaments ascendants, qui finissent dans la superficie cérébrale par des épaississements coniques, FIG. 19, d.

Les varicosités du cours des fibres radiales ont attiré l'attention de MAGINI (3), qui les considère comme des noyaux superposés. Nous inclinons plutôt à les regarder comme des épaississements protoplasmiques, car si c'étaient des noyaux ils auraient plus de régularité dans leurs dimensions, et le chromate d'argent ne les teindrait pas plus qu'il ne teint les noyaux des cellules épithéliales embryonnaires.

De toute manière, la présence de ces varicosités, ainsi que l'absence de ramifications des fibres radiales sont des caractères précieux, qui permettent d'établir une distinction entre ces prolongations épithéliales et les cylindre-axes des cellules pyramidales.

Vers le huitième jour de la naissance, les fibres épithéliales s'amincissent notablement et les varicosités s'effacent en partie. Après le vingtième jour, il ne reste de la fibre radiale qu'un faible filament, presque dépourvu de granules. Cela nous fait supposer que l'expansion externe des cellules épithéliales disparaît par atrophie : il n'en reste plus, en effet, qu'un

(1) LENHOSSÉK : Zur ersten Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern beim Vogelembryo; *Mittheilungen a. dem anat. Institut im Vesalianum in Basel*, 1890. — Et : Die Entwicklung der Ganglienanlagen bei dem menschlichen Embryo; *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheilung*, 1891.

(2) RAMÓN Y CAJAL : A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moelle épinière du poulet? *Anat. Anzeiger*, 1890, n. 21 et 22.

(3) Loc. cit.

appendice court et ramifié, ne dépassant pas les couches inférieures du corps calleux. Nous avons observé un fait analogue d'atrophie dans les cellules épithéliales de la moelle épinière.

Le cours et la disposition des cellules épithéliales varient suivant les divers rayons du cerveau. Dans le corps calleux des animaux nouveau-nés, elles se réunissent en petits faisceaux flexueux, FIG. 19, b,c, tendant à se séparer en arc, pour laisser des espaces cylindriques transversaux, dans lesquels se logent les gros faisceaux des fibres calleuses. La partie inférieure des fibres est hérissée d'épines irrégulières, variqueuses et extrêmement compliquées.

Les cellules épithéliales appartenant aux régions latérales des hémisphères marchent d'abord vers le dehors en traversant le corps calleux; puis elles prennent une direction rayonnante, et se terminent à la surface cérébrale, FIG. 15,i. Ces changements de cours sont aussi très notables pour les cellules qui se rendent à la surface interne (scissure interhémisphérique) des hémisphères. D'abord elles se portent en dehors, traversent obliquement le corps calleux, pour se retourner ensuite vers le dedans et se terminer par des panaches sur la face libre de la scissure médiane.

Il n'est pas facile de déterminer le rôle que remplissent les cellules épithéliales embryonnaires. Nous ne pouvons nous ranger à l'opinion de MAGINI, qui les considère comme le point d'origine des cellules nerveuses. En effet, d'après les importants travaux de HIS sur l'histogénèse de la moelle épinière, il est très probable que toutes les cellules nerveuses procèdent des *névroblastes*; ce savant désigne ainsi les cellules en poire provenant de la division de certains corpuscules sphéroïdaux primitifs (1).

Nous estimons beaucoup plus vraisemblable l'hypothèse qui admet que les cellules radiales représentent un support ou échafaudage provisoire, destiné à maintenir la forme des centres durant l'évolution des cellules nerveuses.

Quant à supposer avec HIS que les cellules épithéliales servent à diriger et à orienter le développement des cylindre-axes, cela nous semble peu probable en ce qui concerne le cerveau. Car, dans cet organe, les fibres

(1) Après avoir observé dans la moelle embryonnaire du poulet quelques cellules nerveuses ayant la forme et la situation de cellules épithéliales, nous avions pensé que l'épithélium entourant le canal central pourrait, dans certains cas, donner naissance à de véritables éléments nerveux. Mais maintenant nous admettons qu'il s'agissait bien là de quelques névroblastes qui, étant restés sur place entre les cellules épithéliales, lors de leur transformation en corpuscules nerveux, avaient conservé une certaine orientation radiale et un corps allongé, limitant par son front le canal médullaire.

radiales sont plus fines que dans la moelle, et elles laissent entre elles de grands espaces, à travers lesquels peuvent courir sans obstacle et en toutes directions les fibres nerveuses embryonnaires. Du reste, la question de savoir pourquoi les cylindre-axes en voie d'accroissement se portent dans une direction plutôt que dans une autre, est une des plus ardues et des plus obscures que l'histogénie se soit posée.

Névrogolie.

La plupart des auteurs qui ont étudié récemment l'origine de la névrogolie, tels que DUVAL (1), UNGER (2), LÖWE (3), RANVIER (4), KÖLLIKER (5), GIERKE (6), MERK (7), GOLGI (8), RAUBER (9), BOURCKHARDT (10), VIGNAL (11), LAHOUSSE (12), MAGINI (13), FALZACAPPA (14), LACHI (15) et LENHOSSÉK (16), sont unanimes à regarder les éléments en araignée comme une dérivation ectodermique. Quelques-uns, comme VIGNAL, CAJAL et LACHI, inclinent à penser que certains éléments névrogliques ne sont autre chose que les corpuscules épithéliaux de l'épendyme, ayant émigré vers la périphérie.

Cette migration peut s'observer dans ses diverses phases, en l'étudiant dans l'écorce du fœtus de souris ou de rat. Avant l'époque de la naissance, on reconnaît que toutes les cellules épithéliales atteignent en dedans la cavité

(1) DUVAL : Sur le sinus rhomboïdal des oiseaux; *Gaz. med. de Paris*, n° 34; — et aussi : Recherches sur le sinus rhomboïdal des oiseaux et sur la névrogolie périépendymaire; *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, 1877.

(2) UNGER : Untersuchungen üb. die Entwicklung des cerebralen Nervengewebe; *Sitzungsb. d. Kais. Akad. d. Wissensch. zu Wien*, Bd. LXXX, 1879.

(3) Loc. cit.

(4) RANVIER : De la névrogolie; *Arch. de Physiol. norm. et pathol.*, 1883. Sér. III, tom. I, n° 2.

(5) KÖLLIKER : Loc. cit. — et aussi : Das Rückenmark; *Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool.*, LI, 1, 1890.

(6) GIERKE : Die Stützsubstanz des Centralnervensystems; *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. XXV et XXVI, 1885.

(7) MERK : Die Mitosen im Centralnervensystem; *Denkschriften d. Wiener Akad.*, Bd. LIII, 1887.

(8) Op. cit.

(9) RAUBER : Die Kerntheilungsfiguren im Medullarrohr der Wierbelthiere; *Arch. f. mik. Anat.*, Bd. XXVI, 1886.

(10) BOURCKHARDT : Histologische Untersuchungen am Rückenmark der Tritonen; *Arch. f. mik. Anat.*, Bd. XXXIV, H. 1, 1889.

(11) Op. cit.

(12) LAHOUSSE : La cellule nerveuse et la névrogolie; *Anat. Anzeiger*, n. 5, 1886.

(13) Op. cit.

(14) Op. cit.

(15) LACHI : Contributo alla Istogenesi della neuroglia nel midollo spinale del pollo; Pisa, 1890.

(16) LENHOSSÉK : Zur Kenntniss der ersten Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern beim Vogelembryo; *Archiv f. Anat. und Physiologie, Anat. Abtheilung*, 1890.

ventriculaire; mais, quelques jours après la naissance on observe déjà que certaines d'entre elles s'éloignent de la rangée épithéliale, montrant leurs corps sur les divers plans de la commissure calleuse et même de l'épaisseur de l'écorce, FIG. 19, *e*; on dirait que par leurs contractions amiboïdes elles fuient vers la périphérie. Nous croyons que les éléments déplacés se transforment, par un mécanisme identique à celui qui a lieu pour les éléments épithéliaux de la moelle embryonnaire, en corpuscule de DEITERS. En effet, leurs corps se raccourcit; de la périphérie de ce dernier, ainsi que des côtés des expansions radiales, surgissent des appendices variqueux, sortant à angle droit et se portant en tous sens. Peu à peu la tige radiale s'atrophie; elle se transforme en un filament délicat, mais plus robuste que les autres et conservant l'orientation initiale; parfois, on observe aussi un prolongement interne convergent, représentant l'ancien corps épithérial. Ces appendices convergents témoignent de la provenance, ainsi que de la direction primitive des éléments épithéliaux.

Quant aux cellules en araignée manquant d'orientation radiale qui, dans le cerveau adulte, se trouvent en rapport avec les vaisseaux, nous pensons qu'elles ne procèdent point de l'épithélium, mais plutôt des cellules endothéliales des vaisseaux, ou bien des corpuscules connectifs, aplatis qui ont pu pénétrer avec les capillaires, dans l'épaisseur de l'écorce cérébrale.

Dans la FIG. 15, *j*, nous représentons la première phase des cellules en araignée; on y voit de simples mamelons périvasculaires noircis par le chromate d'argent et se continuant, du moins en apparence, avec les parois endothéliales. La phase suivante, *o*, consiste en ce que le renflement mentionné s'étire successivement, devient pyriforme et acquiert une certaine indépendance. Celle-ci, cependant, n'est jamais complète; car on voit toujours un pont plus ou moins mince et allongé, unissant le corpuscule en araignée à la paroi vasculaire. Les filaments névrogliques, d'abord épais et variqueux, s'amincissent et s'allongent de plus en plus, jusqu'à ce qu'ils parviennent à la forme adulte, bien connue par les descriptions de GOLGI et de PETRONE.

Il est impossible de saisir dans les premières phases du processus une limite tranchée entre l'endothélium vasculaire et les mamelons névrogliques. L'emploi d'autres méthodes de coloration ne nous a point fourni des résultats assez nets pour déterminer la nature des dits renflements, c'est pour cela que nous ne nous hasarderons pas à avancer une supposition à ce sujet.

Nous restons aussi dans le doute sur la question de savoir s'il existe,

outre les deux espèces de cellules névrogliques mentionnées, certains éléments en araignée procédant du tissu connectif de la *pie-mère*, lesquels se dissémeraient, de préférence, à travers la substance blanche, ainsi que LACHI se montre disposé à l'admettre. Peut-être s'agit-il, comme l'indique KÖLLIKER⁽¹⁾, de quelques cellules ectodermiques indifférentes qui commencent leur évolution après la différentiation des névroblastes et des éléments épithéliaux.

En résumé : dans l'épaisseur de la substance grise et blanche de l'écorce cérébrale il existe deux espèces de cellules névrogliques ou de soutien : les unes, d'origine épithéliale, se montrent plus ou moins rayonnantes et indépendantes des vaisseaux ; les autres, d'origine incertaine, apparaissent autour des vaisseaux, auxquels elles s'insèrent souvent au moyen d'un filament épais, comme l'a déjà reconnu GOLGI.

Cellules nerveuses.

La FIG. 17 représente une coupe verticale et transversale de l'écorce d'un embryon de souris, 2 ou 3 jours avant la naissance. On peut voir que les corpuscules nerveux sont déjà complètement formés dans presque toutes les couches de l'écorce, et qu'ils présentent une orientation radiale très caractéristique.

Remarquons que, sur la plupart des cellules, les expansions protoplasmiques basales font défaut, ou bien sont représentées par des épines grossières ; tandis que l'expansion radiale ou externe est déjà très robuste, flexueuse, portant des échancrures pour loger les éléments voisins, et se termine dans la couche moléculaire par un panache de branches épaisses, courtes et fortement variqueuses. Le corps cellulaire est ovoïde, semblable à celui des petites cellules de la corne d'AMMON, comme l'a déjà remarqué MAGINI. Dans quelques cellules, souvent les plus superficielles des pyramides, il apparaît fusiforme et muni de deux expansions protoplasmiques grossières, dont l'une, celle qui est descendante, sert de point de départ au cylindre-axe, FIG. 17, c.

Les expansions nerveuses sont relativement épaisses, quasi rectilignes, possédant certaines varicosités signalées par MAGINI. Celles des moyennes et grandes pyramides peuvent se suivre facilement jusqu'à la substance blanche. Mais ce qu'il y a de plus intéressant dans ces cylindre-axes, c'est

(1) KÖLLIKER : Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Das Rückenmark; *Zeitschr. f. wissensch. Zool.* Bd. LI, H. I. 1890.

qu'ils manquent de collatérales, ou, s'ils en présentent, celles-ci se réduisent à de simples épines courtes, nées à angle droit et se terminant par une varicosité, FIG. 17, *d*.

Les cellules pyramidales de la souris nouveau-née sont beaucoup plus grandes, FIG. 18, et commencent à fournir des expansions basilaires, *a*, d'une certaine longueur, mais rarement ramifiées. Le cylindre-axe porte des collatérales un peu plus longues et terminées par un épaississement protoplasmique. Observons, FIG. 18, *b,c*, que chaque collatérale naît aussi d'un renflement de l'expansion nerveuse.

Finalement, la souris de 8 à 10 jours montre déjà des collatérales assez développées; elles sont alors très favorables pour étudier leur cours et la manière dont elles se terminent, FIG. 14 et 15. A cette époque les arborisations protoplasmiques des pyramides sont déjà bien développées; seulement celles des petites pyramides plus élevées conservent un certain aspect fusiforme et, pour ainsi dire, embryonnaire; elles possèdent encore des branches ascendantes très variqueuses et grossièrement arborisées.

Nos expériences relativement aux corpuscules nerveux de la première couche sont encore très incomplètes. Nous pouvons seulement affirmer que ces éléments sont déjà en grande partie différenciés dans l'écorce des embryons de souris arrivés presque à terme, FIG. 17, *f*; ils sont souvent fusiformes et orientés antéro-postérieurement.

Dans le cerveau du rat nouveau-né on trouve aussi dans la couche moléculaire certaines cellules fusiformes, dont un des prolongements horizontaux a l'apparence d'un cylindre-axe; mais l'aspect très embryonnaire de ces éléments ne permet pas d'établir sûrement leur identité avec ceux de l'écorce adulte ou presque adulte.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

1. L'écorce du cerveau des petits mammifères possède la même structure fondamentale que celle du cerveau humain.
2. La première couche cérébrale possède des éléments nerveux spéciaux, caractérisés principalement en ce qu'ils présentent plus d'un cylindre-axe.
3. Dans la première couche cérébrale viennent s'arboriser : 1^o des cylindre-axes provenant de cellules spéciales siégeant dans son épaisseur; 2^o des cylindre-axes des cellules profondes de l'écorce; 3^o des fibrilles collatérales venant des tubes de la substance blanche.

4. Les cylindre-axes des pyramides et ceux des corpuscules sphéroïdaux de la quatrième couche constituent, dans certaines régions du cerveau, les fibres de projection (voies pyramidales et fibres de la couronne rayonnante); dans quelques autres régions, ils se continuent avec des fibres d'association.

5. Les fibres calleuses sont, soit des collatérales des fibres d'association et de projection, soit des cylindre-axes directs provenant des petites cellules de l'écorce. Ces cellules nous paraissent être disséminées sur divers points de la substance grise, se mêlant sans ordre aux éléments commissuraux et de projection.

6. Il n'est pas possible de distinguer, ni par leur siège, ni par leurs caractères morphologiques spéciaux, les cellules dont le cylindre-axe constitue une fibre d'association, des éléments dont le prolongement fonctionnel devient soit fibre de projection, soit fibre commissurale. La direction et la terminaison distincte de chaque cylindre-axe paraissent dépendre surtout de la région de l'écorce où siège la cellule d'origine. Ainsi il y a des régions où la plupart des éléments semblent appartenir à la classe des éléments d'association et des éléments calleux; tandis que certaines autres régions renferment de préférence des cellules de projection.

7. Tous les cylindre-axes provenant d'éléments d'association et d'éléments calleux, ainsi que leurs collatérales, se terminent dans la substance grise, au moyen de ramifications ou d'arborisations libres et intercellulaires. Les collatérales du cylindre-axe des pyramides se terminent par des extrémités variqueuses, non ramifiées.

8. La substance blanche du cerveau (corps calleux, fibres d'association, etc.), possède, comme celle de la moelle épinière, des fibrilles collatérales qui montent dans l'écorce et s'y terminent librement par des arborisations variqueuses.

9. Il existe dans l'écorce des fibres nerveuses tantôt grosses, tantôt de moyenne épaisseur, venant de la substance blanche et s'arborisant librement dans la substance grise. Les fibres d'épaisseur moyenne semblent être les terminaisons des fibres d'association. Mais, quant aux plus épaisses, nous en ignorons l'origine; peut-être sont-elles des cylindre-axes venant du cervelet ou d'autres organes lointains du système nerveux.

10. Dans le cerveau, comme dans la moelle, on rencontre des cylindre-axes se divisant en Y ou en T à leur arrivée dans la substance blanche. On aperçoit, en outre, une disposition identique dans les fibres sensitives du trigumeau, du pneumogastrique, etc., dont les branches ascendante et descendante résultant de leur bifurcation émettent aussi de nombreuses collatérales.

11. Il résulte de nos recherches sur les connexions des éléments nerveux du cerveau, que jamais ni chez l'embryon, ni chez l'adulte il n'existe d'anastomoses entre les fibrilles nerveuses de la substance grise. Il est donc très vraisemblable que la transmission des mouvements nerveux entre les cellules des diverses couches de l'écorce a lieu par contacts, soit entre les expansions protoplasmiques seules, soit entre celles-ci et les arborisations finales ou collatérales des cylindre-axes.

12. L'écorce des animaux inférieurs paraît se distinguer spécialement de l'écorce cérébrale de l'homme : 1^o en ce que ses cellules sont moins grandes, moins nombreuses et moins riches en expansions protoplasmiques primaires et secondaires; 2^o en ce que les cylindre-axes offrent de plus rares collatérales; 3^o en ce que celles-ci manquent en général de myéline, ont une longueur plus limitée et des ramifications moins abondantes.

13. Plus l'on remonte dans l'ontogénie du cerveau des mammifères, plus les expansions protoplasmiques et les collatérales des cylindre-axes de l'écorce deviennent rares et courtes.

Le même fait s'observe en descendant l'échelle animale. Pour s'en convaincre il n'y a qu'à comparer les éléments de PURKINJE du cervelet chez l'homme, la souris, l'oiseau et le poisson. On verra diminuer successivement le nombre des branches secondaires des arborisations protoplasmiques et celui des ramifications collatérales des cylindre-axes. On peut en dire autant, avec quelques différences, de tous les autres organes nerveux : écorce cérébrale, lobe optique, rétine, etc.

Comme synthèse finale, on peut affirmer que le cerveau humain doit en grande partie la supériorité de son activité, non seulement au nombre considérable de ses éléments, mais surtout à la richesse extraordinaire de ses moyens d'association, c'est-à-dire des collatérales des cylindre-axes, des ramifications protoplasmiques, etc.

EXPLICATION DES PLANCHES

La plupart de nos figures ont été dessinées à la chambre claire de Zeiss, avec l'objectif C de ce fabricant, en employant tantôt l'oculaire 4, tantôt l'oculaire 2. Les fig. 4 et 5 ont été dessinées avec des objectifs plus forts : E et 1.30 apochr. Zeiss.

PLANCHE I.

FIG. 1. Coupe longitudinale de la couche moléculaire de l'écorce cérébrale du lapin âgé de 8 jours. Imprégnation par la méthode rapide de GOLGI. On a dessiné 3 cellules fusiformes, pluripolaires, antéro-postérieures; *a*, cylindre-axes polaires ou principaux, se portant en direction opposée; *b*, cylindre-axes surnuméraires partant de diverses branches protoplasmiques; *c*, ramifications des cylindre-axes.

FIG. 2. Même coupe et même méthode que pour la figure précédente; *A* et *B*, cellules pluripolaires triangulaires de la couche moléculaire du lapin jeune (8 jours); *a*, cylindre-axes principaux, dont la direction est antéro-postérieure; *b*, cylindre-axes surnuméraires; *C* et *D*, cellules pluripolaires plus petites et de forme presque arrondie; *a*, cylindre-axes; *b*, leurs collatérales.

FIG. 3. Partie d'une coupe antéro-postérieure de l'écorce cérébrale du lapin de 8 jours. Cellules polygonales de la couche moléculaire: *a*, cylindre-axes; *b*, collatérales; *c*, branches protoplasmiques.

FIG. 4. Fragment d'une coupe antéro-postérieure de l'écorce du lapin adulte. — Méthode de WEIGERT-PAL et carmin de ORTH. — *a*, fibres à myéline très fines et flexueuses, placées dans la portion externe de la couche moléculaire; *b*, fibres plus grosses et antéro-postérieures, siégeant dans la partie profonde de la même couche; *c*, cellule fusiforme; *d*, cellule polygonale; *e*, cellule triangulaire; *f*, fibres ascendantes venant des couches profondes de l'écorce.

FIG. 5. Portion de l'arborisation terminale de la tige radiale d'une cellule pyramidale de la souris adulte. — Objectif 1.30 apochr. Zeiss; *a*, tige et branches protoplasmiques; *b*, épines collatérales.

FIG. 6. Coupe transversale de l'écorce de la souris de 20 jours. On y a dessiné les cellules qui, dans quelques coupes de la même région, envoyoyaient leurs cylindre-axes vers la périphérie. — Objectif C, oc. 2, Zeiss. — *a*, cylindre-axes provenant d'une grosse cellule de la quatrième couche; *b*, cylindre-axes partant de cellules moins profondes; *c*, cylindre-axes ascendants qui se terminaient en avant de la couche moléculaire par des arborisations étendues; *A*, zone moléculaire; *d*, rameilles variqueuses terminales des fibrilles de cette couche.

PLANCHE II.

FIG. 7. Coupe transversale de l'écorce de la souris de 1 mois (région supra-ventriculaire) — Objectif C, oc. 3. — *A*, couche moléculaire; *B*, couche des petites pyramides; *C*, couche des grandes pyramides; *D*, couche des corpuscules polymorphes; *E*, substance blanche; *a*, panaches épineux des pyramides; *b*, petites pyramides plus supérieures; *c*, cylindre-axe d'une petite pyramide; *d*, grande pyramide; *e*, son cylindre-axe; *f*, cellule à cylindre-axe ascendant; *g*, cellules semblables mais plus petites; *h*, cellules siégeant dans la substance blanche; *i*, cellule arrondie, dont le cylindre-axe se dirige vers la substance blanche; *j*, cellule sensitive de GOLGI.

FIG. 8. Coupe transversale de l'écorce et du corps calleux d'une souris de 8 jours. On a dessiné les dispositions les plus fréquentes des fibres calleuses, le faisceau arqué et ses collatérales se rendant à la substance grise. — Objectif C, oc. 2, Zeiss. — Les fibres indiquées par *a* avaient une direction antéro-postérieure; *A*, région moyenne du corps calleux; *B*, scissure interhémisphérique; *C*, faisceau arqué coupé en travers; *D*, couche moléculaire de la face interne des hémisphères; *E*, partie supérieure de ces derniers; *b*, fibres calleuses se continuant avec une fibre du faisceau arqué; *c*, fibres calleuses identiques mais donnant une collatérale se rendant en dehors; *d*, fibrilles collatérales ascendantes des fibres calleuses; *e*, fibre calleuse représentant une collatérale d'une fibre du faisceau arqué; *f*, fibre calleuse provenant de la bifurcation d'une fibre d'association, et émettant en dehors une collatérale; *g*, fibres calleuses montant jusqu'aux couches moyennes de l'écorce; *h*, cylindre-axes formant des fibres du faisceau arqué; *i*, cylindre-axes descendants et très fins des pyramides petites et moyennes; *j*, cylindre-axes marchant en dehors avec les fibres calleuses; *k*, arborisation terminale d'une fibre d'association; *r*, fibrilles collatérales du faisceau arqué; *s*, arborisations variqueuses de quelques collatérales dans la couche moléculaire de la surface interne des hémisphères; *m*, arborisations des cylindre-axes ascendants; *n*, fibrilles verticales qui traversent le corps calleux se convertissant en fibrilles antéro-postérieures.

FIG. 9. Cellule sensitive de GOLGI de la 4^e couche de l'écorce du lapin nouveau-né; *a*, cylindre-axe ascendant; *b*, ramifications droites et verticales; *c*, rameaux variqueux terminaux.

FIG. 10. Cellule sensitive de GOLGI, prise dans la région moyenne de l'écorce du lapin âgé de 2 mois; *a*, cylindre-axe; *b*, ramifications radiales; *c*, branche horizontale très longue; *d*, bout libre d'aspect variqueux.

PLANCHE III.

FIG. 11. Coupe transversale de la substance grise supra-calleuse du cerveau du lapin nouveau-né. Les stries longitudinales internes apparaissent soudées en une masse grise; *a*, fibres du corps calleux; *b*, grosses fibres antéro-postérieures des nerfs de LANCISI; *c*, grosses cellules de la région profonde; *d*, couche moléculaire ou

superficielle; *f*, cylindre-axe d'une cellule supérieure; *e*, celui d'une cellule inférieure; *g*, corpuscule fusiforme antéro-postérieur; *h*, fond de la scissure interhémisphérique.

FIG. 12. Coupe longitudinale d'un nerf de LANCISI d'un rat de 15 jours; cellules grandes et profondes continuées en *b* avec des fibres antéro-postérieures; *c*, fibre antéro-postérieure notablement variqueuse et très riche en collatérales ascendantes; *d*, fibrilles fines antéro-postérieures de la couche moléculaire.

FIG. 13. Coupe transversale des nerfs de LANCISI du cerveau de la souris de 15 jours; *a*, fibres calleuses; *b*, couche des fibres profondes antéro-postérieures; *c*, couche moléculaire; *d*, cellule profonde allongée; *e*, cylindre-axe descendant, se terminant en T dans la substance blanche; *f*, collatérales des fibres de la couche inférieure.

FIG. 14. Coupe frontale de l'écorce de la souris de 8 jours. Fibres de projection allant, après avoir traversé le corps calleux, au corps strié. Les collatérales des cylindre-axes des pyramides se voient dans toute leur étendue; *a*, fibres de projection fines, venant des pyramides moyennes; *b*, autres fibres plus épaisses partant des pyramides géantes; *c*, fibres de projection courtes, venant des éléments polymorphes de la 4^e couche; *d*, collatérale calleuse partant des fibres de projections épaisses; *e*, branche de bifurcation pour le corps calleux, produite par une fibre de projection mince; *g, f*, collatérales des fibres de projection et des fibres calleuses; *i*, faisceaux traversant le corps strié; *h*, collatérales pour le corps strié sortant des fibres fines de projection; *s*, petites pyramides plus élevées.

FIG. 15. Coupe frontale de la région supra-ventriculaire de l'écorce de la souris âgée de 15 jours. La couche de substance blanche montre l'ensemble des fibres calleuses et des fibres d'association (faisceau transversal). La flèche indique la direction du corps calleux ou ligne moyenne; *a*, cylindre-axe d'une petite pyramide; *b*, un autre se continuant avec une fibre d'association; *c*, expansion nerveuse d'une pyramide géante, se dirigeant en dehors pour constituer probablement une fibre d'association; *d*, cellules globuleuses de la 4^e couche se terminant en T dans la substance blanche; la branche plus fine se dirige en dedans, comme les fibrilles du corps calleux; *e*, fibre d'association ou calleuse (?) se portant en dedans; *f*, une autre se dirigeant en dehors; *g*, collatérales de la substance blanche; *h*, cellules épithéliales; *i*, panache externe de ces éléments; *j*, cellules de névroglye périvasculaires; *k*, cellule épithéliale déplacée; *n*, cellules névroglyques de la couche moléculaire.

FIG. 16. Coupe transversale de la région supra-ventriculaire du cerveau de la souris âgée de 15 jours. On y a représenté les fibres grosses venant de la substance blanche et s'arborisant dans la substance grise; *a*, fibres ascendantes bifurquées en *b*; *c*, arborisations variqueuses finales; *d*, collatérales très longues des dites fibres; *e*, grosses pyramides; *f*, éléments globuleux; *A*, substance blanche; *B*, couche moléculaire.

FIG. 17. Coupe frontale de l'écorce d'un embryon de souris presque à terme; *A*, substance blanche; *B*, couche moléculaire; *a*, pyramides géantes; *b*, pyramides moyennes; *c*, pyramides petites; *d*, collatérales rudimentaires; *e*, cylindre-axe sans collatérales; *f*, cellule fusiforme de la couche moléculaire.

FIG. 18. Une pyramide de l'écorce de la souris nouveau-née; *a*, branches protoplasmiques basilaires en voie de croissance; *b*, collatérales embryonnaires du cylindre-axe; *c*, nodosité terminale des collatérales.

FIG. 19. Coupe antéro-postérieure de l'écorce d'un lapin âgé de 8 jours. On y trouve les cellules épithéliales et quelques cellules névrogliques embryonnaires; *a*, corps des cellules épithéliales; *b*, faisceaux de fibres calleuses coupés en travers; *c*, fibres radiales variqueuses; *d*, cônes de l'arborisation terminale à la surface libre; *e*, cellules épithéliales déplacées; *f*, cellules de névrogliie embryonnaires, munies de filaments très variqueux.



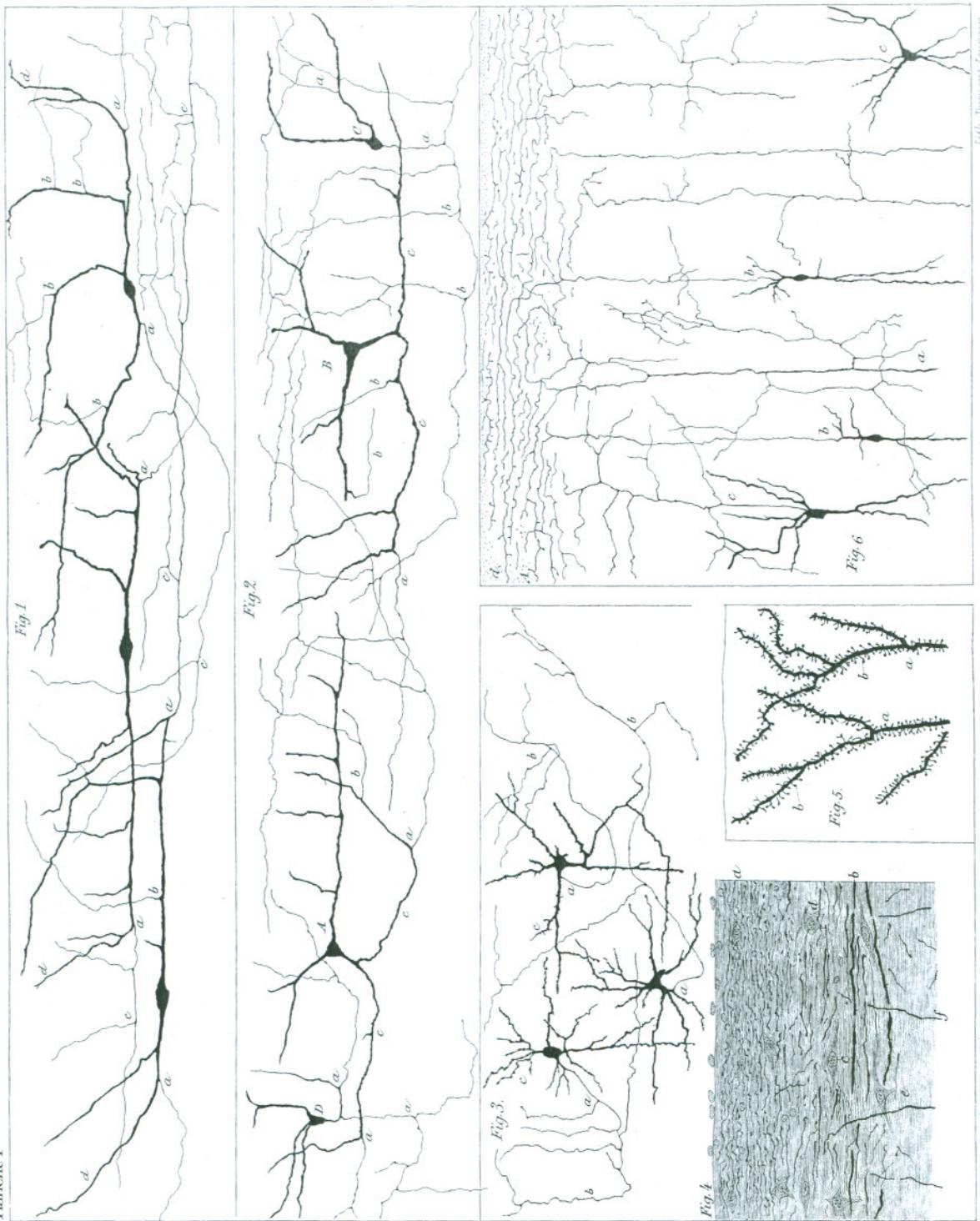


Planche II.

Fig. 7.

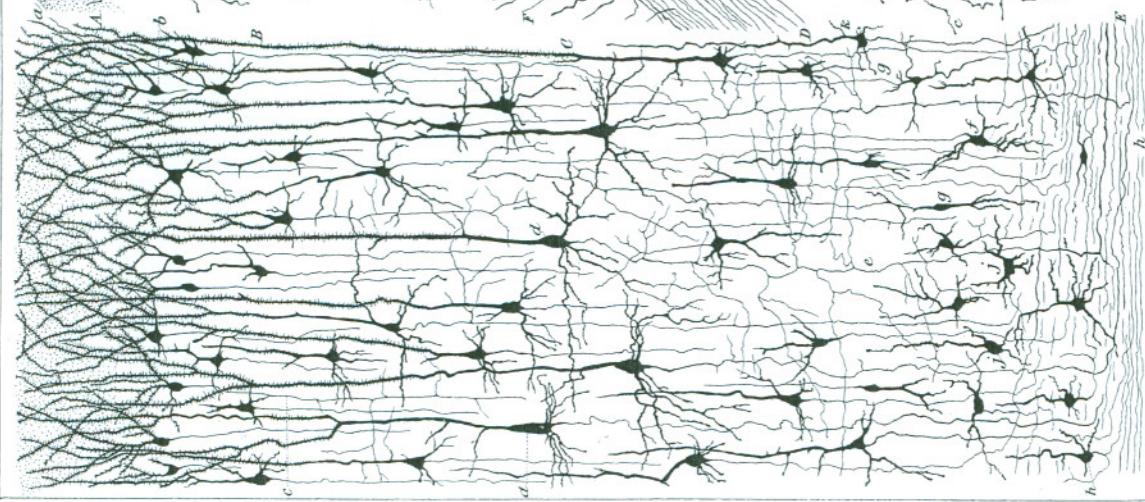


Fig. 8.

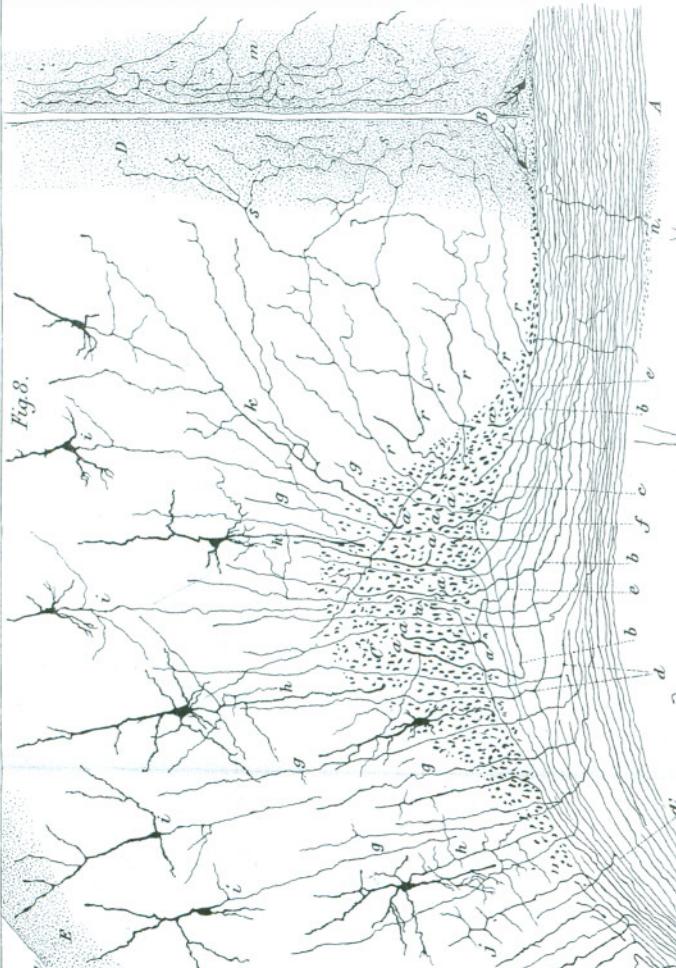


Fig. 9.

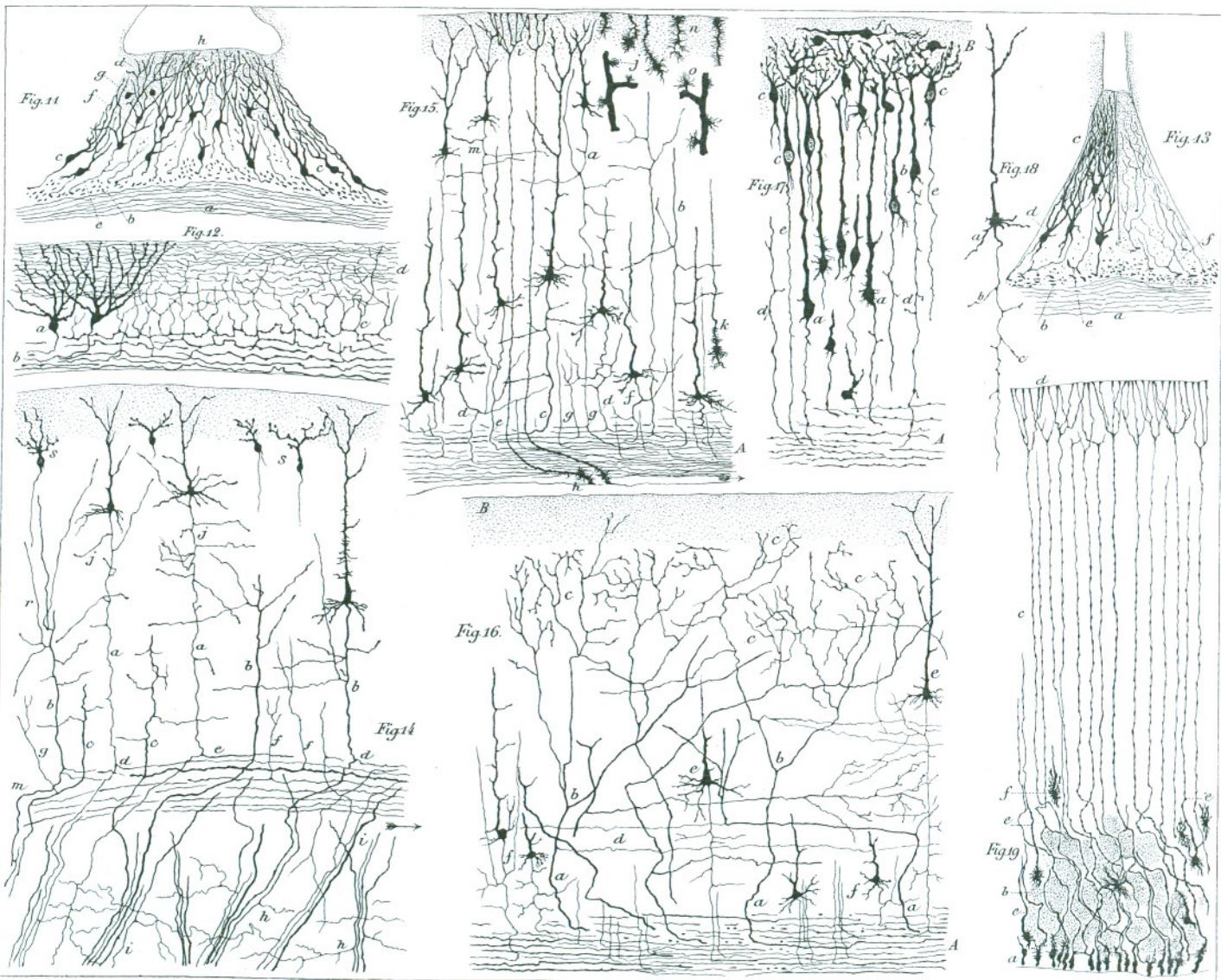
E

S. Bannan, U. S. Govt. and natl. lib.

Fig. 10.



Planche III



S. Ramon y Cajal ad nat. del.



Jules Ramon, Louvain