

N. 9

~~34-S-A-N-12~~

47-1-13-1

THE CROONIAN LECTURE.

FO 486 (4)

LA FINE STRUCTURE DES CENTRES NERVEUX.



BY

SANTIAGO RAMÓN Y CAJAL.

A. 121



THE CROONIAN LECTURE.—“La fine Structure des Centres Nerveux.” By SANTIAGO RAMÓN Y CAJAL, Professor of Histology, University of Madrid. Received March 1,—Read March 8, 1894.

A l'invitation gracieuse que m'ont faite les honorables membres de cette société savante de venir dans cette séance rendre compte de mes travaux sur la structure des centres nerveux, mon premier dessein, je ne le cacherai pas, a été de renoncer à un honneur que je jugeais par trop disproportionné avec mes mérites; mais je songeai ensuite que votre bienveillance à m'écouter ne saurait être moindre que la générosité de votre invitation, et je me suis résigné au rôle, peu flatteur du reste, d'interrompre un moment l'harmonieux concert de vos beaux travaux. J'ai d'autant plus besoin de toute votre indulgence que je vais vous entretenir d'un sujet qui vous est parfaitement connu. Tout ce que je vais vous dire, des maîtres aussi éminents que His, Kölliker, Waldeyer, von Lenhossék, van Gehuchten, l'ont déjà publié et résumé d'une manière presque irréprochable. Je vais essayer cependant de vous donner, moi aussi, un aperçu de la structure du système nerveux central, et pour cela je m'inspirerai surtout, comme on m'en a prié, de mes propres recherches.

Les centres nerveux des mammifères, spécialement ceux de l'homme, représentent le véritable chef-d'œuvre de la nature, la machine la plus subtilement compliquée que la vie puisse nous offrir. En dépit de cette complication, capable de décourager les esprits les plus hardis, il n'a pourtant jamais manqué de patients anatomistes qui, utilisant la technique de leur époque, ont tenté de débrouiller la trame délicate de l'axe encéphalo-spinal. Ils étaient guidés, cela ne fait point de doute, par l'espoir que la découverte de la clef structurale des centres nerveux jetterait une vive lumière sur les importantes activités de ces organes. Les premières données positives, quoique incomplètes, relatives à la fine anatomie des substances grise et blanche, nous les devons à Ehrenberg, qui en 1833 découvrit les fibres nerveuses, à Rémak, à Hannover, à Helmholtz, à Wagner, qui, à la même époque, ou quelques années plus tard, trouvèrent les corpuscules multipolaires et crurent que ces expansions ramifiées des cellules étaient en continuation avec les fibres nerveuses. En 1865 Deiters, un des plus sagaces observateurs que l'anatomie ait jamais eus, nous fit faire un grand pas dans la connaissance de la morphologie de la cellule nerveuse; il démontra que dans toute cellule nerveuse il y avait toujours des expansions de deux sortes, c'est-à-dire que, outre les expansions ramifiées ou protoplasmiques, il s'en trouve une autre non ramifiée, ou cylindre-axe, se continuant directement avec un tube

x-53-122199-6

BIBLIOTECA UCM



5301484605



nerveux. Cette découverte importante était déjà préparée par les travaux de Wagner, qui en 1847 avait appelé l'attention des savants sur l'existence de deux sortes de prolongements dans les cellules de l'encéphale de la torpille, et par Rémak, qui en 1854 retrouva dans la moelle épinière du bœuf une disposition semblable.

Les travaux de Gerlach étendirent encore les notions apportées par Deiters. Ils servirent de fondement, ainsi que vous le savez, à une conception théorique de la structure de la substance grise qui a régné dans la science presque jusqu'à nos jours. Gerlach imaginait que les expansions nerveuses des cellules de la corne antérieure de la moelle se continuent avec les racines motrices, tandis que les racines sensibles tirent leur origine d'un réseau nerveux interstitiel formé par les anastomoses des expansions protoplasmiques.

Je n'insisterai pas davantage sur cette conception, pas plus que sur les déductions physiologiques que l'on en a fait découler. Qu'il me suffise de vous dire que la théorie du réseau protoplasmique interstitiel est une hypothèse anatomique qui ne s'appuie sur aucun fait positif d'observation. Il faut savoir en effet que les méthodes utilisées par Gerlach et ses successeurs pour établir la théorie du réseau interstitiel—coupes fines en série, colorées au carmin, à l'hématoxyline, à la nigrosine ou au chlorure d'or—sont absolument inaptes à faire résoudre un problème de cette difficulté, et ne permettent de découvrir dans la substance grise qu'un plexus pâle, très compliqué, dans lequel il serait téméraire de supposer un mode quelconque de terminaison des fibres.

Quant aux méthodes plus modernes de Weigert-Pal, de Freud, et aux méthodes basées sur les dégénération secondaires, créées par Charcot, Gudden, Türk, Bouchard, elles ne peuvent que nous montrer le trajet des fibres à myéline et la situation des stations cellulaires auxquelles elles sont reliées; elles ne sont en aucune façon à même de nous instruire sur le mode d'union des cellules et des fibres ou des cellules entre elles.

Sur ces entrefaites, un savant italien d'un grand mérite, bien connu pour sa découverte des organes terminaux musculo-tendineux et par la lumière qu'il a projetée dans la biologie du *plasmodium malariae*, Camillo Golgi, annonça dès 1875 une méthode de coloration qui permit de teindre et d'observer parfaitement les plus fines expansions nerveuses, méthode qui faisait espérer une solution prochaine et définitive du difficile problème des connexions intercellulaires. Cette méthode, dans son essence, consiste à soumettre à l'action du nitrate d'argent des morceaux de centres nerveux préalablement durcis dans le bichromate de potasse ou dans un mélange de liquide de Müller et d'acide osmique. Sous l'influence du bain d'argent il se forme un précipité rouge, opaque, de chromate d'argent qui se dépose exclusivement dans l'épaisseur de quelques cellules et

fibres. Celles-ci ressortent alors d'une façon très nette et presque schématique sur un fond jaunâtre transparent. Grâce à cette importante innovation dans la technique microscopique M. Golgi put mettre en évidence les faits suivants :—

Primo, les expansions protoplasmiques des cellules nerveuses se terminent librement dans l'épaisseur de la substance grise.

Secundo, les prolongements fonctionnels des corpuscules nerveux émettent pendant leur trajet à travers la substance grise des ramilles collatérales très fines et ramifiées à plusieurs reprises.

Troisièmement, en ce qui concerne la façon dont se comportent les prolongements fonctionnels, on peut distinguer deux espèces de cellules : un type *moteur* caractérisé par la présence d'un cylindre axe qui ne perd pas son individualité et se continue avec une fibre de la substance blanche; un type *sensitif*, caractérisé par l'existence d'un cylindre-axe qui, se divisant un très grand nombre de fois et presque dès son origine dans la substance grise, voit son individualité disparaître sans qu'il soit sorti de la substance grise même.

En quatrième lieu, il existe dans le sein de cette substance un réseau de fibres formé par les ramifications et les anastomoses des trois espèces de fibres nerveuses suivantes : les ramilles terminales des tubes nerveux centripètes ou sensitifs, les branches de l'arborisation terminale des cylindres-axes des corpuscules du type sensitif et les collatérales des expansions nerveuses des corpuscules du type moteur.

Enfin M. Golgi crut pouvoir énoncer à l'aide de ses observations que les prolongements protoplasmiques jouent un rôle de nutrition, puisqu'ils se mettent de préférence en rapport avec les vaisseaux et les cellules de la neuroglie.

Les recherches que nous avons entreprises durant ces cinq dernières années sur la structure de presque tous les centres nerveux, cervelet, moelle épinière, cerveau, bulbe olfactif, ganglions sympathiques, centres optiques, rétine, etc., si elles nous ont permis de confirmer en grande partie les faits annoncés par Golgi, nous ont porté en même temps à substituer aux trois hypothèses anatomo-physiologiques du savant italien, l'existence d'un réseau nerveux interstitiel, distinction des cellules en sensibles et motrices et rôle nutritif des prolongements protoplasmiques, par les propositions suivantes que nous considérons comme complètement démontrés.

Les cylindres-axes, de même que les expansions protoplasmiques, se terminent dans l'épaisseur de la substance grise par des ramilles parfaitement libres.

Les prolongements protoplasmiques, ainsi que le corps des cellules nerveuses, peuvent servir à la conduction des courants nerveux.

Les deux types physiologiques des cellules nerveuses admis par Golgi n'ont précisément pas de réalité physiologique ou fonctionnelle. Leur réalité morphologique est au contraire hors de doute. En effet, dans



la substance grise, à côté des éléments que nous avons nommés cellules à cylindre-axe court et dont le prolongement cylindraxile se résout en une arborisation terminale autour des corpuscules voisins, on en rencontre d'autres que nous appelons cellules à cylindre-axe long, dont l'expansion fonctionnelle se continue avec une fibre de la substance blanche. Or ces derniers, les corpuscules à cylindre-axe long, abondent dans des organes essentiellement, indubitablement sensitifs, comme la rétine, le bulbe olfactif; d'où la conclusion qu'ils ne jouissent pas d'une manière nécessaire et exclusive d'un rôle moteur.

La même circonstance et le même raisonnement s'appliquent aux corpuscules à cylindre-axe court; on ne peut réellement pas les considérer comme des cellules sensitives puisqu'ils se trouvent indistinctement dans tous les centres nerveux, tels que cerveau, cervelet, corps strié, rétine, bulbe olfactif, etc.

Les connexions établies entre les fibres et les cellules nerveuses ont lieu au moyen de contacts, c'est-à-dire à l'aide d'une véritable articulation entre les arborisations variqueuses des cylindres-axes d'un côté, le corps et les prolongements protoplasmiques de l'autre. Aussi est-on amené à se représenter l'axe encéphalo-spinal comme un édifice composé d'unités nerveuses superposées, de *neurones*, suivant l'expression de Waldeyer.

Au point de vue morphologique nos recherches nous ont appris d'autres faits de quelque importance.

Les expansions fonctionnelles des cellules nerveuses peuvent se diviser en T à leur arrivée dans la substance blanche, en produisant ainsi deux ou un plus grand nombre de tubes nerveux à myéline.

Les tubes nerveux de la substance blanche du cerveau, comme ceux de la substance blanche de la moelle épinière, du bulbe olfactif, de la corne d'Ammon, les fibres du cordon du grand sympathique, etc., émettent à angle droit des ramilles collatérales destinées à se ramifier et à se terminer librement dans l'épaisseur de la substance grise immédiate. Ces collatérales, que Golgi avait déjà mentionnées sommairement dans la moelle épinière, constituent une grande partie des commissures des organes nerveux centraux, commissure antérieure et postérieure de la moelle, corps calleux, commissure de la corne d'Ammon, etc., et presque la totalité du plexus serré des fibrilles qui entourent les corpuscules nerveux.

Reste enfin à examiner la question si capitale de la terminaison des cylindres-axes dans la substance grise. Déjà, depuis 1886, MM. His et Forel, soutiennent, à l'encontre des auteurs anciens, de Gerlach, et de Golgi lui-même, que les cylindres-axes se terminent dans cette substance non en formant des réseaux, mais uniquement par des extrémités libres.

Voici, brièvement rapportées, les raisons que M. His, dans un travail récent, alléguait contre la théorie des réseaux. "L'embryologie démontre

que les fibres nerveuses représentent la continuation des expansions des neuroblastes, chaque fibre doit, donc, pendant une longue période de son développement, avancer librement. On ne voit pas pourquoi cette disposition se modifierait ultérieurement. Nous connaissons, en outre et depuis longtemps, une série de terminaisons nerveuses tout à fait libres; aussi celles des muscles, de la cornée, de la peau, des corpuscules de Pacini, etc., qui se font tantôt par une extrémité arrondie et épaisse, tantôt par une arborisation nerveuse complètement libre. Il nous semble donc peu raisonnable d'admettre une distinction fondamentale entre les terminaisons périphériques et les terminaisons centrales."

Pour Forel, sa négation des réseaux se base sur ce qu'il n'est jamais parvenu à reconnaître des anastomoses de fibrilles nerveuses dans les coupes de substance grise imprégnées par la méthode de Golgi.

Ce sont là des arguments de haute portée en faveur de l'indépendance absolue des corpuscules nerveux; et pourtant la plupart des neurologistes resta fidèle à la vieille doctrine. C'est que, pour trancher définitivement cette question il fallait en effet ne pas se contenter d'arguments négatifs ou de raisonnements par analogie; il fallait faire la preuve certaine, absolue, irréfutable des dernières ramifications des cylindres-axes et de leurs collatérales dans la substance grise et résoudre, du même coup, le problème des connexions intercellulaires. C'est là l'œuvre que nous croyons avoir accomplie en employant sur les parties nerveuses en voie d'évolution, ou très proches de leur développement complet, la méthode de Golgi quelque peu modifiée. Dans une série de travaux ayant pour objet la moelle, le cervelet, le cerveau, la rétine, le grand sympathique, etc., nous sommes arrivé à démontrer, sans laisser prise au moindre doute, les arborisations nerveuses terminales qui siègent autour des cellules de ces organes; et les recherches ultérieures de Kölliker, van Gehuchten, His, Waldeyer, Edinger, von Lenhossék, A. Sala, P. Ramon, G. Retzius, etc., n'ont fait que confirmer l'existence de cette disposition terminale, tout en ajoutant d'importantes découvertes. C'est à Retzius surtout que nous sommes redevables des preuves les plus convaincantes, car il a réussi à démontrer la terminaison libre des arborisations nerveuses, non seulement dans l'axe cérébro-spinal des vertébrés, mais encore dans les ganglions des invertébrés, crustacés, vers, etc., où il s'est servi de la méthode d'Ehrlich au bleu de méthylène, dont les révélations coïncident complètement avec celles de la méthode de Golgi.

Les principes généraux de la morphologie et des connexions des neurones étant ainsi exposés, nous allons maintenant passer succinctement en revue les diverses modalités de rapports ou d'articulation que présentent les éléments de quelques centres nerveux.

Voyons tout d'abord les racines sensitives et la moelle épinière.



Les recherches de Ranvier, de Retzius, de von Lenhossék nous ont appris que les cellules des ganglions rachidiens possèdent une seule expansion divisée en deux branches : l'une *externe*, généralement plus épaisse, qui se dirige vers la périphérie pour se terminer dans la peau ou dans un corpuscule sensitif ; l'autre *interne*, qui pénètre dans la racine sensitive ou postérieure pour se rendre à la moelle épinière. Cette dernière branche, d'après nos observations chez les oiseaux et chez les mammifères, ne pénètre pas directement dans la substance grise, mais se bifurque dans l'épaisseur du cordon postérieur, de façon à donner une branche ascendante et une branche descendante (fig. 1). Cette bifurcation à la forme d'un Y et les fibres qui en résultent se portent le long du cordon postérieur pendant un trajet indéterminable, mais qu'on peut évaluer à plusieurs centimètres ; leur terminaison a lieu dans le sein de la substance grise, au moyen d'arborisations vari-queuses et péricellulaires.

Mais outre ces arborisations terminales, dont l'imprégnation est souvent difficile, les fibres radiculaires sensitives possèdent un nombre infini de ramilles collatérales, partant à angle droit, soit de la tige, soit des branches ascendantes et descendantes, grâce auxquelles elles se mettent en rapport de contiguïté avec les cellules de la substance grise. Dans ces collatérales on peut en distinguer de longues, ou destinées à la corne antérieure, et de courtes, ou destinées à la corne postérieure.

Les *collatérales courtes* traversent, réunies en faisceaux méridiens, la substance de Rolando, et se résolvent en arborisations variqueuses fort compliquées qui entourent les cellules de la colonne de Clarke, ainsi que celles dont le siège est dans la tête de la corne postérieure.

Les *collatérales longues* constituent un faisceaux antéro-postérieur fort épais qui, traversant la corne postérieure, se dissémine dans le sein de la corne antérieure (fig. 2). Ces collatérales fournissent un grand nombre de ramifications, dont la plupart se terminent en se mettant en contact avec le corps ou les expansions protoplasmiques des cellules motrices. Étant donné que les longues collatérales représentent le seul moyen de communication entre les racines sensitives et les cellules de la corne antérieure, il faut les considérer comme la voie ordinaire des réflexes. C'est pourquoi on appelle actuellement ces collatérales fibres *reflexo-motrices*, à l'exemple de Kölliker, ou fibres *sensitivo-motrices*, nom que je leur ai attribué. D'après quelques recherches que nous avons entreprises très récemment chez l'embryon du poulet, les collatérales longues partent non de tout le trajet vertical des branches ascendante et descendante, mais, de préférence, de la portion voisine de la bifurcation. Sur le reste de leur parcours les branches de bifurcation donnent surtout naissance aux collatérales courtes.

Toutes les fibres de la racine postérieure ne se bifurquent pas dans

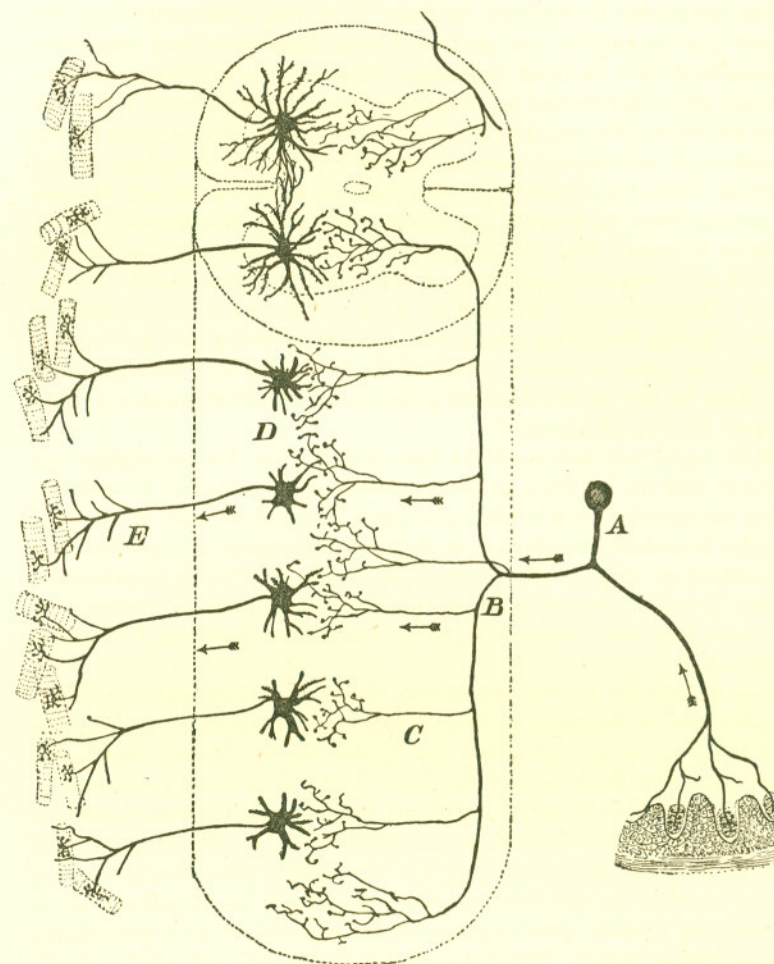


FIG. 1. Schème des rapports entre les cellules des ganglions rachidiens et les corpuscules moteurs de la corne antérieure. A, Cellule du ganglion rachidien ; B, bifurcation des fibres de la racine postérieure ; C, collatérales longues se mettant en relation avec les cellules de la corne antérieure ; D, cellules radiculaires ; E, fibre de la racine antérieure.

Nota.—Les flèches indiquent le sens probable des courants nerveux et les rapports dynamiques des diverses cellules.

la substance blanche ; Lenhossék et nous-même avons reconnu qu'il existe aussi un petit groupe de radiculaires centrifuges dont les cellules d'origine se trouvent dans la corne antérieure.

Le rôle de ces collatérales sensitives est considérable ; elles étab-



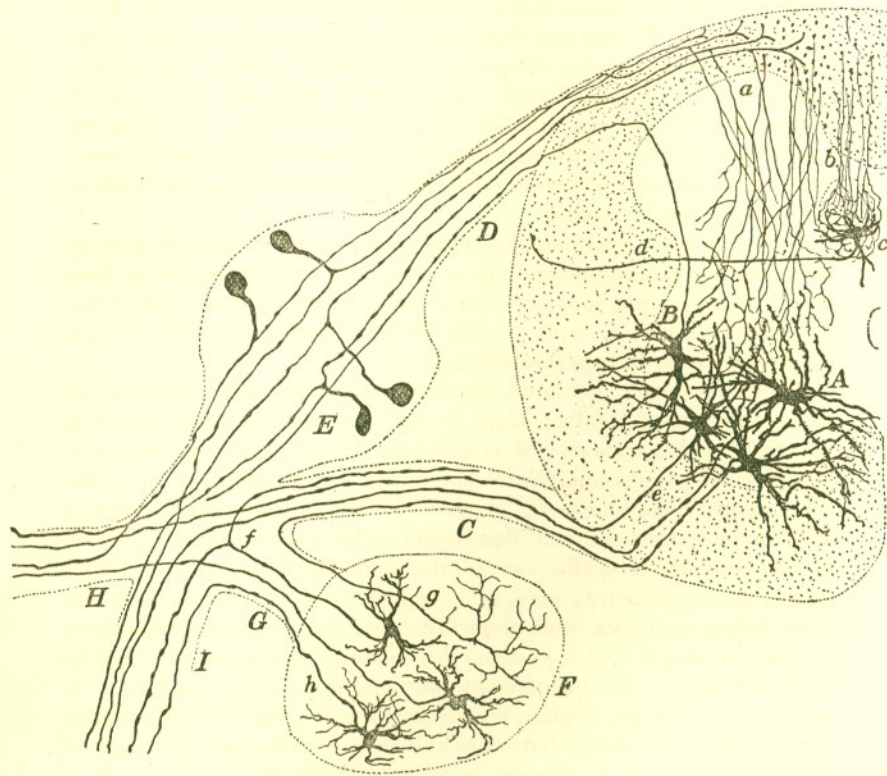


FIG. 2. Schème de la moelle épinière et des ganglions sensitifs et sympathiques. A, cellules radiculaires; B, cellule radiculaire dont le cylindre-axe marche à la racine postérieure; C, racine motrice; D, racine sensitive; E, ganglion rachidien; F, ganglion sympathique; G, *ramus communicans*; H, branche postérieure du pair rachidien; I, branche antérieure de celui-ci; a, collatérales longues s'étendant jusqu'à la corne antérieure; b, collatérales courtes se dirigeant à la colonne de Clarke; c, cellule dont le cylindre-axe semble aller à la voie cérébelleuse; e, fibre de la racine antérieure; f, cylindre-axe sympathique qui donne origine à une ramille pénétrant dans la racine antérieure; g, fibre de la racine antérieure semblant se terminer dans le ganglion sympathique; h, fibre sympathique dans le *ramus communicans*, et allant à la périphérie.

lissent des rapports de contact avec presque tous les corpuscules de la substance grise dont nous allons nous occuper.

Les corpuscules de la substance grise de la moelle peuvent être classés sous quatre dénominations: primo, les *cellules commissurales*, c'est-à-dire dont le prolongement cylindraxile contribue à former la commissure antérieure en se rendant au cordon antéro-latéral de l'autre côté; secundo, les *cellules des cordons*, ou dont le cylindre-axe se

continue, soit par simple inflexion à angle droit, soit au moyen d'une bifurcation en T avec une fibre de la substance blanche du même côté (cordon antérieur, latéral et postérieur); tertio, les *cellules radiculaires* ou motrices, dont l'expansion fonctionnelle constitue les racines antérieures; quarto, les *cellules pluricordonales*, ou à cylindre-axe complexe, dont l'expansion nerveuse, d'abord simple, fournit deux, trois ou un plus grand nombre de tubes pour les cordons d'un côté ou les cordons des deux côtés.

Le temps nous manquerait, certainement, pour étudier la marche probable de l'excitation sensitive à travers les cylindres-axes de tous ces éléments; aussi nous bornerons-nous à la suivre dans deux voies dont l'interprétation nous semble la plus facile; ce sont la voie *reflexo-motrice* et la voie cérébelleuse.

Amenée par les radiculaires postérieures, l'impression sensitive se divise au niveau des bifurcations de ces dernières en deux courants, ascendant et descendant. Si l'excitation est de faible intensité, elle peut dériver par les collatérales longues ou *reflexo-motrices*, qui naissent, comme nous venons de l'exposer, de la première portion du trajet des branches ascendante et descendante, ainsi que de la tige d'origine, et être transmise ensuite aux cellules motrices d'un segment limité de la corne antérieure; mais si l'excitation est plus forte, outre les voies *reflexo-motrices*, elle suivra la totalité des branches ascendante et descendante, et tout le système des collatérales courtes sera par la suite influencé. Le mouvement parviendra de cette manière à la colonne de Clarke, région où se terminent plusieurs collatérales courtes, et, par l'intermédiaire des cylindres-axes des cellules siégeant dans cette colonne, il gagnera la voie cérébelleuse ascendante de la moelle.

Ajoutons encore que les collatérales courtes, ainsi que les arborisations terminales des branches ascendante et descendante des radiculaires sensitives, se mettent en rapport avec les cellules commissurales de la corne postérieure, dont les cylindres-axes vont soit au cordon antéro-latéral du côté opposé, soit au faisceau fondamental du cordon latéral du même côté, constituant là des voies courtes, en grande partie ascendantes, destinées vraisemblablement à porter l'ébranlement sensitif aux cellules motrices de segments plus éloignés de la moelle.

La propagation de l'impression sensitive jusqu'au cerveau exige encore l'admission de certains neurones intermédiaires que l'on appelle *cellules sensitives centrales*. Ces cellules siègeraient dans toutes les régions de la moelle et du bulbe où se terminent des fibres radiculaires sensitives; leurs cylindres-axes auraient un cours ascendant, et s'achèveraient, après avoir croisé la ligne médiane, dans l'écorce cérébrale de l'autre côté. L'entrecroisement se ferait surtout à la partie inférieure de la moelle allongée, au niveau du ruban de Reil.



Mais, d'après van Gehuchten, il aurait lieu aussi tout le long de la moelle épinière, au niveau de la commissure antérieure.

Du reste, l'existence des cellules sensibles centrales est encore fort énigmatique. Dans la moelle épinière, outre la voie cérébelleuse, on ne peut distinguer, à l'aide des méthodes anatomiques, une voie ascendante spéciale destinée à recueillir les excitations sensibles apportées par les fibres radiculaires postérieures. Il y a cependant deux faits qui militent en faveur de l'existence d'une voie sensitive centrale; d'abord l'absence d'entrecroisement des fibres radiculaires sensibles et ensuite la circonstance que la plupart de ces dernières représentent des voies courtes, se terminant dans les divers segments de la moelle épinière.

Etudions ensemble les *connexions des fibres nerveuses olfactives* (fig. 3).

Nos recherches concordant avec celles d'Arstein, Grassi et Castromuovo, van Gehuchten, Brunn, nous montrent les cellules nerveuses bipolaires de la muqueuse olfactive émettant par leur extrémité profonde une fibrille variqueuse, ou prolongement cylindraxile, qui se continue avec un filament des nerfs olfactifs. Durant leur passage à travers le tissu conjonctif sous-épithélial ces filaments ne donnent pas de ramifications et conservent leur individualité; à leur arrivée au bulbe olfactif ils pénètrent dans l'épaisseur des glomérules, où ils se terminent au moyen d'une arborisation courte, variqueuse et parfaitement libre.

Les couches constitutives du bulbe olfactif sont: la zone des fibres nerveuses olfactives, la zone des glomérules, la zone des cellules à panache protoplasmique et la zone des grains et des fibres nerveuses profondes.

La couche des cellules à panache est une des plus intéressantes, parce qu'elle renferme les éléments destinés à recueillir l'excitation olfactive. Ces éléments, qui varient dans leur forme et leur siège mais non dans leurs traits essentiels, se distinguent en ce qu'ils possèdent un cylindre-axe long qui se rend à la racine externe du bulbe olfactif, en ce qu'ils offrent des expansions protoplasmiques latérales s'étalant dans une couche d'aspect moléculaire, et, finalement, en ce qu'ils présentent un ou deux prolongements protoplasmiques périphériques épais, qui se terminent dans l'épaisseur des glomérules au moyen d'un élégant panache de ramilles courtes et fort variqueuses. Les glomérules eux-mêmes ne sont que le résultat de la juxtaposition et de l'entrelacement de deux espèces de fibres terminales: les ramilles variqueuses des fibres olfactives et les branches relativement robustes du panache protoplasmique que nous venons de mentionner. Entre ces deux espèces de ramifications il n'existe nulle anastomose, mais bien un contact très intime. Jamais on ne voit pénétrer dans les glomérules venant du bulbe olfactif d'autres fibres que les tiges à panache; on peut aussi affirmer que jamais aucune ramification des

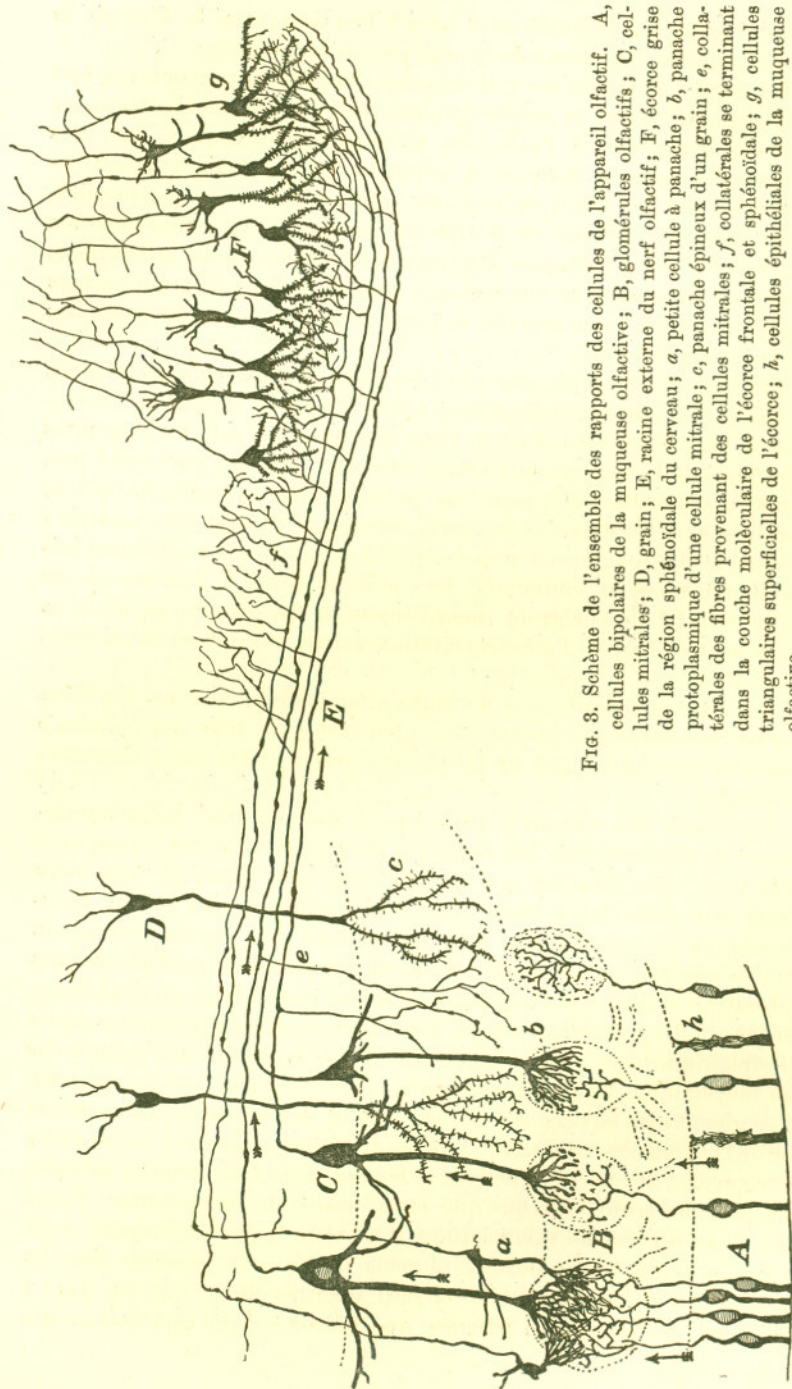


FIG. 3. Schéma de l'ensemble des rapports des cellules de l'appareil olfactif. A, cellules bipolaires de la muqueuse olfactive; B, glomérules olfactifs; C, cellules mitrales; D, grain; E, racine externe du nerf olfactif; F, écorce grise de la région sphénoïdale du cerveau; a, petite cellule à panache; b, panache protoplasmique d'une cellule mitrale; c, panache épineux d'un grain; e, collatérales des fibres provenant des cellules mitrales; f, collatérales se terminant dans la couche moléculaire de l'écorce frontale et sphénoïdale; g, cellules triangulaires superficielles de l'écorce; h, cellules épithéliales de la muqueuse olfactive.



fibres olfactives n'émerge du glomérule. Une pareille disposition nous donne donc à considérer deux faits dont l'importance n'échappera à personne. D'abord les expansions protoplasmiques ont un rôle conducteur, car elles constituent des anneaux de la chaîne des neurones olfactifs; ensuite, la transmission s'opère par des contacts entre les ramifications nerveuses et les arborisations protoplasmiques.

Pour abréger, indiquons rapidement le chemin suivi par l'excitation olfactive. Elle traverse successivement les cellules bipolaires de la muqueuse, les cylindres-axes de celle-ci constituant les fibres du nerf olfactif; les cellules à panache du bulbe, les cylindres-axes de ces dernières se réunissant pour former la racine externe du bulbe; elle aboutit finalement aux corpuscules pyramidaux de l'écorce cérébrale frontale et sphénoïdale où les cylindres-axes des cellules mitrales envoient leurs arborisations libres.

A propos de la terminaison des fibres de la racine externe nous devons fixer l'attention sur un fait de quelque intérêt. Ces fibres, d'après les résultats de mes recherches et de celles de M. Calleja, fournissent exclusivement leurs arborisations terminales, ainsi qu'un grand nombre de ramifications collatérales, à la première couche cérébrale ou zone moléculaire, de sorte que l'excitation olfactive est reçue seulement par le panache périphérique de la tige des pyramides. Nous reviendrons bientôt sur ce fait, qu'on peut observer aussi dans le lobe optique des oiseaux, au niveau des terminaisons des fibres optiques; cela semble indiquer que la zone moléculaire est l'endroit où s'établit la transformation du courant sensitif conscient qui y arrive en impulsion motrice volontaire qui en part.

Les connexions des fibres visuelles et des cellules de la rétine (fig. 4) vont à leur tour nous apprendre une série de faits d'une haute signification.

On peut, malgré sa complication, considérer la rétine comme un ganglion nerveux formé par trois rangées de neurones ou de corpuscules nerveux; la première rangée renferme les cônes et les bâtonnets avec leurs prolongements descendants formant la couche des grains externes; la seconde est constituée par les cellules bipolaires, et la troisième est due à la réunion des corpuscules ganglionnaires. Ces trois séries d'éléments s'articulent au niveau des couches dites moléculaires ou réticulaires et internes.

La couche moléculaire externe de la rétine renferme une articulation multiple dont les éléments sont: en dehors, les sphérules terminales de la fibre des bâtonnets et les pieds coniques munis d'excroissances filamenteuses latérales, des fibres des cônes; en dedans, les panaches externes ou prolongements périphériques des cellules bipolaires, dont il existe deux espèces: les bipolaires à panache aplati, ou destinées aux cônes, et les bipolaires à panache ascendant, ou destinées aux bâtonnets; les ramilles protoplasmiques et les arborisations nerveuses

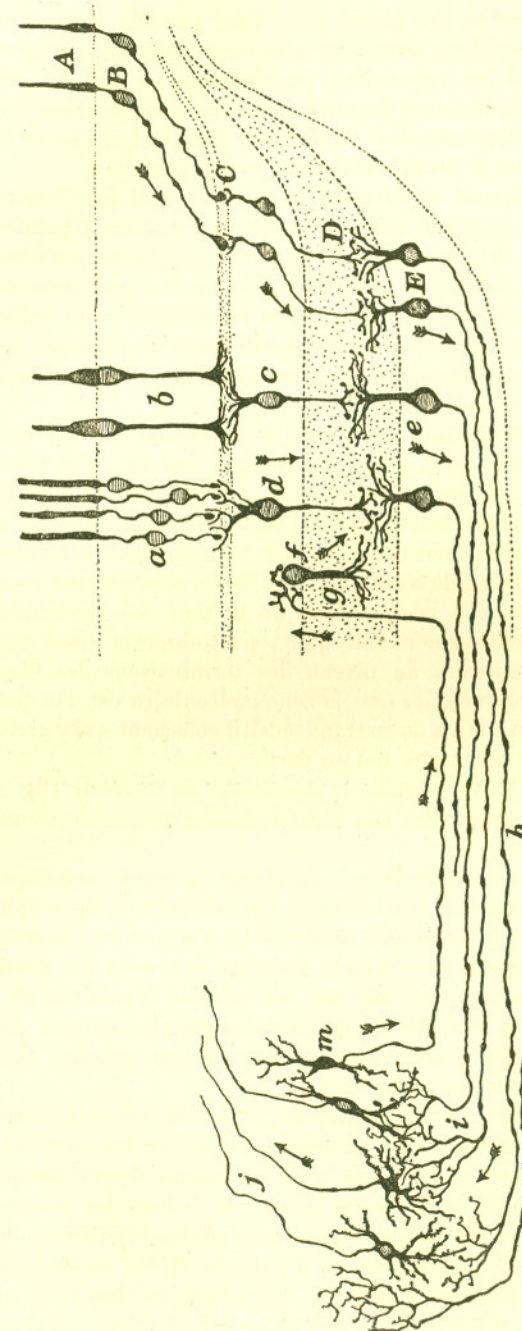


Fig. 4. Schéma de l'ensemble des rapports des cellules de l'appareil visuel. A, cônes de la région de la fovea centralis; B, grains externes de cette région; C, articulation entre les bipolaires et les cônes; D, articulation entre les cellules bipolaires et les cellules ganglionnaires. a et b, cônes et bâtonnets des autres régions de la rétine; c, bipolaire destinée aux cônes; d, bipolaire destinée aux bâtonnets; e, cellules ganglionnaires; f, spongioblaste; g, fibre centrifuge; h, nerf optique; i, arborisations terminales des fibres optiques dans les corps genouillés; j, cellules qui reçoivent l'impression visuelle; m, cellules desquelles partent probablement les fibres centrifuges.



de certaines cellules horizontales constituant les cellules étoilées ou sous-réticulaires de quelques auteurs.

La couche moléculaire interne renferme une articulation encore plus compliquée, que l'on pourrait décomposer en trois ou un plus grand nombre d'étages. Les facteurs principaux sont représentés, en dehors, par les panaches terminaux variqueux du prolongement descendant des bipolaires et les ramifications terminales des spongioblastes; en dedans, par les arborisations protoplasmiques aplaties des cellules de la couche ganglionnaire.

Abstraction faite de certains éléments dont le rôle est encore très obscur, comme les spongioblastes et les cellules horizontales, voici les neurones qui participent à la transmission visuelle: les cônes et les bâtonnets, les cellules bipolaires, les cellules ganglionnaires et les fibres du nerf optique, les cellules fusiformes et pyramidales des corps genouillés et des tubercules quadrijumeaux.

Chez les oiseaux, où nous avons réussi à colorer très complètement les éléments du lobe optique, on reconnaît que les fibres optiques entourent d'abord cet organe, et qu'elles se terminent au moyen d'arborisations fort variqueuses, très riches et complètement libres. Ces ramifications, qui siègent dans les couches les plus périphériques du lobe optique, se mettent en contact avec les expansions protoplasmiques externes de certaines cellules fusiformes dont les cylindres-axes pénètrent plus profondément. Chaque arborisation optique se met en relations avec un groupe de cellules; de cette façon l'excitation apportée par une fibre se dissémine dans l'épaisseur de la substance grise, le nombre des cellules et des cylindres-axes qui interviennent dans la conduction croissant à mesure que s'avance l'excitation visuelle.

Le nerf optique possède encore des fibres centrifuges qui se terminent par des arborisations libres très variqueuses autour des corps des spongioblastes de la rétine, auxquels elles apportent une excitation nerveuse d'origine centrale et dont la signification est actuellement indéterminée.

L'examen très succinct et par cela même aride que nous venons de faire de la marche des excitations sensitivo-sensorielles dans la rétine, le bulbe olfactif et la moelle, prouve non seulement que les expansions protoplasmiques remplissent un rôle conducteur, mais encore que le mouvement nerveux est dans ces expansions cellulipète, tandis qu'il est cellulifuge dans les cylindres-axes. En d'autres termes, la cellule nerveuse présente un appareil de *réception* des courants figuré par les expansions dendritiques et le corps cellulaire, un appareil de *transmission* représenté par le prolongement cylindraxile, et un appareil de *répartition* ou de *distribution* représenté par l'arborisation nerveuse terminale. Dans tous les organes où le sens des courants est suffisamment connu, comme la moelle, la voie pyramidale du cerveau,

le ganglion spiral du limaçon, les cellules sensitives cutanées des vers, d'après Lenhossék, cette orientation dynamique est aisée à vérifier.

Il est encore une autre induction qu'il nous semble légitime de tirer des faits que nous venons d'énumérer, c'est la diffusion croissante des courants à fur et à mesure qu'ils atteignent des organes plus centraux. Par exemple: l'excitation olfactive amenée aux glomérules par les fibres olfactives est conduite au cerveau par l'intermédiaire de quelques cellules à panache—vous vous rappelez que l'on rencontre dans les glomérules un faisceau de fibres olfactives et un groupe de tiges de cellules à panache—et ce fait se répète dans la zone moléculaire du cerveau, où chaque fibre de la racine externe du nerf olfactif se met en contact, à l'aide de ramifications collatérales et terminales, avec une quantité considérable de panaches périphériques de pyramides. On peut en dire autant des excitations visuelles et des excitations sensitives de la moelle.

Voyons maintenant quels sont les neurones et les connexions de ces neurones dans une lamelle de cervelet (fig. 5). Une section transversale, par exemple, nous montrera trois couches concentriques de neurones.

La première, ou zone moléculaire, est formée principalement par les petites cellules étoilées superficielles. La seconde, ou intermédiaire, est constituée par les corps des cellules de Purkinje. La troisième résulte de l'agglomération des grains.

Tous ces éléments offrent deux espèces de rapports: des rapports intrinsèques, c'est-à-dire établis entre les cellules des trois couches; des connexions extrinsèques, c'est-à-dire ayant lieu entre les neurones du cervelet et des neurones appartenant à d'autres organes nerveux.

Examinons successivement les connexions intrinsèques et extrinsèques. D'abord les connexions des cellules de Purkinje avec les petits éléments étoilés de la couche moléculaire. Les rapports établis entre ces deux ordres de cellules constituent l'exemple le plus classique d'arborisations nerveuses péricellulaires, et le fait le plus éloquent de transmission par contact, par contiguïté, de l'action nerveuse.

Les petits éléments étoilés de la couche moléculaire sont aplatis dans le même sens que les cellules de Purkinje; ils possèdent une ramification protoplasmique divergente, qui ne dépasse jamais l'épaisseur de la couche où ils sont renfermés, et un cylindre-axe horizontal dont le trajet est perpendiculaire à l'axe longitudinal des lamelles cérébelleuses. Ce prolongement cylindraxile émet plusieurs collatérales descendantes, et, après un parcours variable, décrit une courbe pour venir s'achever au niveau des corps des cellules de Purkinje, au moyen d'une arborisation très riche et variqueuse. Ces arborisations terminales, de même que les ramilles collatérales descendantes, se ramifient à plusieurs reprises et constituent autour des cellules de Purkinje un plexus très serré terminé en pointe de pinceau



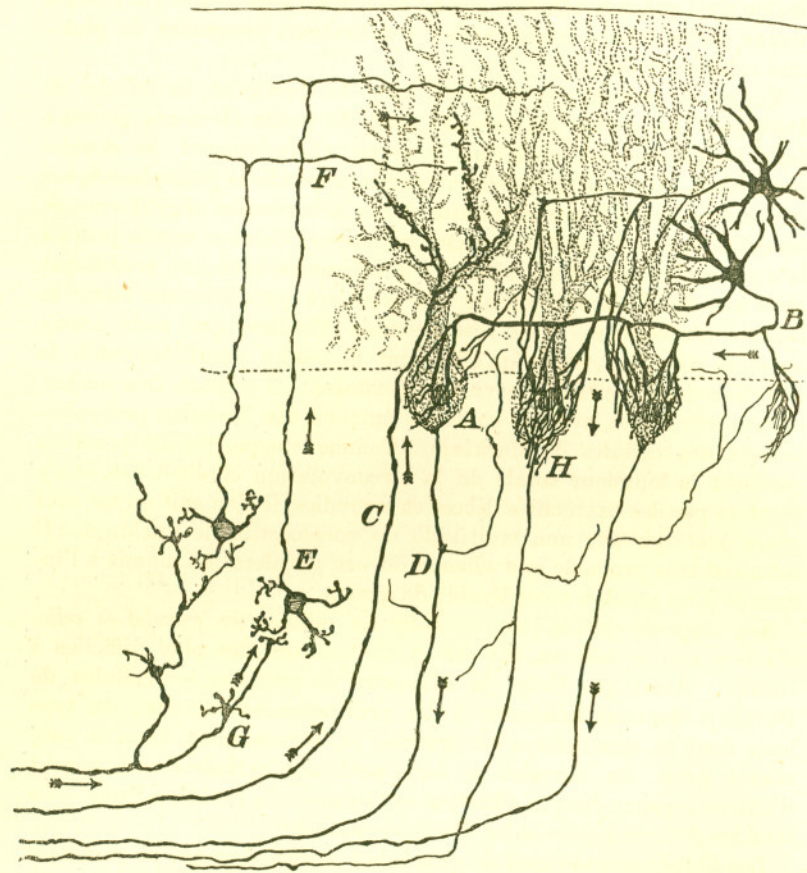


FIG. 5. Schème des connexions des cellules de Purkinje du cervelet. A, cellules de Purkinje dont le corps apparaît entouré par les ramilles nerveuses provenant des prolongements cylindriques des petits corpuscules étoilés de la couche moléculaire; B, cylindre-axes de ces corpuscules; C, fibre grimpante; D, cylindre-axe d'une cellule de Purkinje; E, grains dont le cylindre-axe ascendant se bifurque dans la couche moléculaire; G, fibre moussue.

à la partie inférieure du corps de ces cellules, au niveau même de l'origine de leur cylindre-axe. Aussi avons-nous donné à cette disposition le nom de *pinces descendantes*, auquel Kölliker, Retzius et les autres auteurs qui en ont confirmé l'existence préfèrent le terme de *corbeilles terminales*.

Comment ne pas considérer ces plexus péricellulaires comme un moyen de rapport entre les cellules étoilées de la couche moléculaire et les éléments de Purkinje? Et il faut bien le savoir, cette con-

nexion n'est pas individuelle; elle est collective; c'est-à-dire que chaque plexus péricellulaire renferme des ramifications provenant de plusieurs cellules étoilées.

Voyons à présent les rapports entre les grains et les cellules de Purkinje. Les grains du cervelet sont de petits éléments nerveux dont l'agglomération constitue presque exclusivement la couche granuleuse. Ils possèdent trois ou quatre appendices protoplasmiques très courts, ornés à leur extrémité d'une arborisation digitiforme, et un cylindre-axe d'une finesse extraordinaire. Celui-ci monte jusqu'à la zone moléculaire et s'y bifurque à différentes hauteurs, produisant ainsi une fibrille longitudinale qui parcourt parallèlement toute la lamelle cérébelleuse. Ces intéressantes fibrilles, que nous avons appelées *parallèles*, parce qu'elles sont disposées parallèlement à la direction des lamelles du cervelet, se mettent en contact très intime, durant leur trajet, avec les contours épineux des branches protoplasmiques des cellules de Purkinje. Comme chaque fibrille parallèle parcourt la longueur totale de la circonvolution cérébelleuse, et s'y termine par des extrémités libres et arrondies, il s'en suit qu'un seul grain peut agir sur une multitude de corpuscules de Purkinje. Il est aussi très probable que chacun de ces derniers est soumis à l'influence d'un nombre considérable de grains.

Les rapports extrinsèques, ou entre les cellules du cervelet et celles d'autres centres nerveux, ont été et sont encore des plus difficiles à établir. Ainsi que Golgi le démontra le premier, les cellules de Purkinje donnent naissance à des prolongements nerveux du type long dont la terminaison est ignorée, et, inversement, dans la substance grise du cervelet se terminent des cylindres-axes venant d'autres organes dont la situation est encore très problématique. Ce sont les *fibres moussues* et les *fibres grimpantes*.

Les fibres moussues sont de gros tubes médullaires qui se ramifient et se terminent dans la couche des grains, où ils se mettent en contact avec les expansions protoplasmiques de ces petits éléments au moyen de certaines excroissances ou efflorescences collatérales. Les dernières ramilles finissent par une varicosité ou une petite ramification en forme de rosace.

Les fibres grimpantes traversent la couche des grains, longent le corps des cellules de Purkinje et enveloppent la tige ascendante et les branches protoplasmiques principales de ces éléments d'une magnifique arborisation terminale allongée, tout à fait comparable à celle des fibres motrices sur les faisceaux musculaires.

Il résulte de ce que nous venons d'exposer que les grains et les cellules de Purkinje peuvent recevoir des actions nerveuses d'autres centres au moyen soit des fibres moussues, soit des fibres grimpantes; tandis que les petites cellules étoilées de la couche moléculaire, ainsi que les gros éléments étoilés de la zone des grains appartenant



au second type des cellules de Golgi, semblent n'avoir aucune relation avec les fibres extrinsèques. C'est ce qui nous a déterminé à qualifier ces deux dernières espèces de cellules de *corpuscules d'association*, car elles paraissent avoir pour rôle exclusif d'associer les éléments de Purkinje, ou les grains, en un ensemble dynamique dont la signification est actuellement indéchiffrable.

Le dernier sujet que nous avons intentionnellement laissé pour la fin de cette conférence, à cause de son importance primordiale et des déductions psycho-physiologiques qu'on en peut tirer, a trait aux *connexions de l'écorce cérébrale* (fig. 6). Pour que vous vous représentiez d'une façon plus claire cette écorce cérébrale, nous la décomposerons schématiquement en trois couches fondamentales qui vont de la périphérie au centre : une couche moléculaire, une couche des grandes et des petites cellules pyramidales, enfin une couche des corpuscules polymorphes.

La *couche moléculaire*, qui ne fait jamais défaut dans le cerveau des vertébrés, est formé par un plexus fort compliqué dont les facteurs principaux sont les panaches périphériques des cellules pyramidales, que pour abrégé nous appellerons pyramides, les arborisations nerveuses terminales de certaines cellules de la couche des pyramides dont le cylindre-axe est ascendant, les ramifications de certains corpuscules autochtones. Ces derniers éléments, qui siègent dans l'épaisseur même de la zone moléculaire, affectent une forme fuselée ou triangulaire et la plupart de leurs expansions devenant horizontales se résolvent en une quantité considérable de ramilles d'apparence nerveuse. On pourrait comparer ces éléments aux spongioblastes de la rétine et aux grains du bulbe olfactif parce qu'ils manquent aussi de différenciation en expansions protoplasmiques et nerveuses.

La *couche des pyramides*, la plus épaisse de l'écorce, renferme de nombreuses rangées de cellules longues de forme pyramidale, dont le volume s'accroît à mesure qu'on s'éloigne de la périphérie. Les principales propriétés de ces éléments sont de posséder une tige protoplasmique radiale terminée dans la couche moléculaire par un panache de fibres plus ou moins horizontales et hérissées d'appendices épineux, d'émettre diverses expansions protoplasmiques latérales et descendantes, ramifiées à plusieurs reprises ; et finalement de donner naissance à un cylindre-axe descendant, continué dans la substance blanche, soit par un tube de projection, soit par une fibre d'association, soit encore par une fibre calleuse ou commissurale transversale.

La dernière couche, ou des *cellules polymorphes*, renferme des corpuscules de forme variée, généralement allongée, parfois triangulaire ou fusiforme, mais dont un des prolongements se dirige très souvent vers la surface cérébrale. Du reste, cette expansion externe ou radiale ne se résout pas en panache comme la tige des cellules pyra-

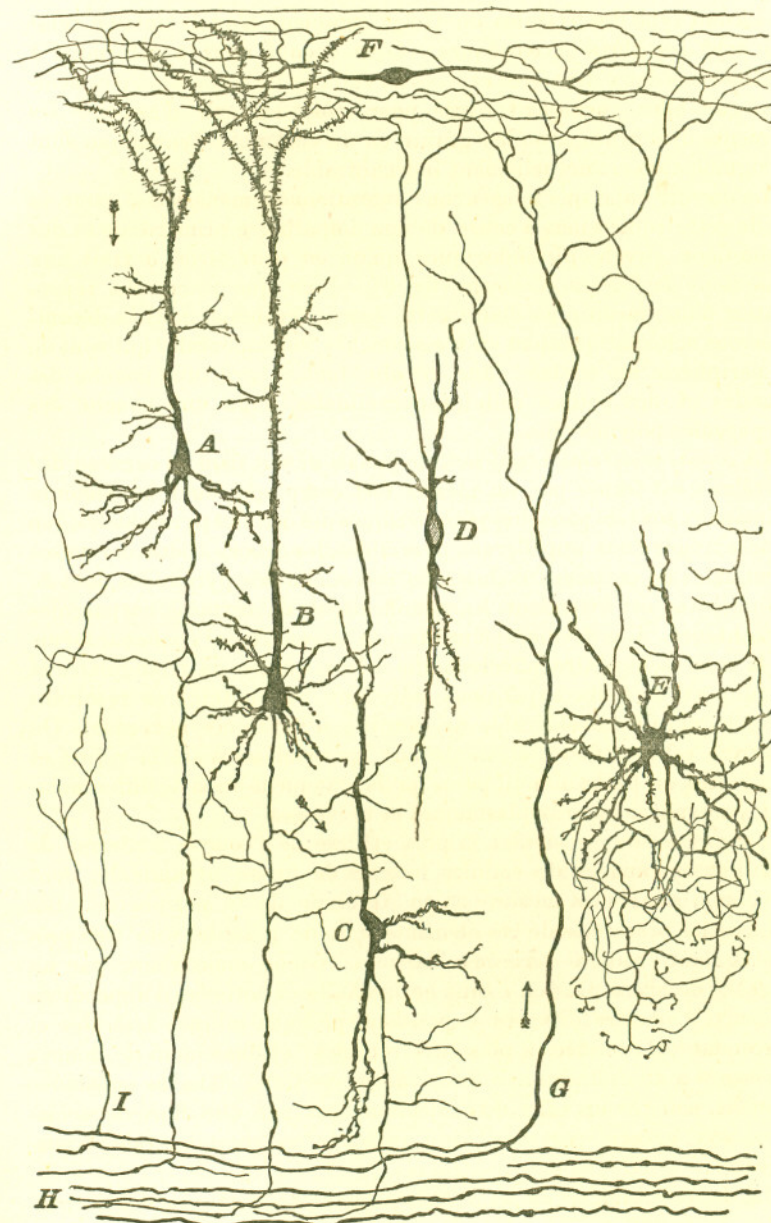


FIG. 6. Les principaux types cellulaires de l'écorce cérébrale des mammifères. A, cellule pyramidale à taille moyenne ; B, cellule pyramidale géante ; C, cellule polymorphe ; D, cellule dont le cylindre-axe est ascendant ; E, cellule de Golgi ; F, cellule, spéciale de la couche moléculaire ; G, fibre se terminant librement dans l'épaisseur de l'écorce ; H, substance blanche ; I, collatérale de la substance blanche.



midales et n'atteint pas la couche moléculaire. Quant au cylindre-axe, il pénètre dans la substance blanche, où il se comporte comme celui des cellules pyramidales.

À leur passage dans la substance grise tous les cylindres-axes des pyramides et des corpuscules polymorphes émettent un grand nombre de collatérales ramifiées, qui se terminent librement autour des cellules nerveuses, ainsi que nous l'avons reconnu chez les petits mammifères nouveaux-nés. L'ensemble des ramifications des collatérales engendre dans la substance grise et autour des cellules un plexus d'une complication extrême. Ce plexus reçoit encore des ramifications des ramilles collatérales venant des tubes de la substance blanche et des arborisations terminales des fibres calleuses et d'association.

Vous devinez à cette complexité inextricable de l'écorce cérébrale quelle obscurité enveloppe encore notre connaissance de ses connexions inter-cellulaires. La diffusion considérable des arborisations nerveuses terminales, le manque de séparation précise des rapports nerveux correspondant à chaque couche cellulaire, telles sont les causes de toutes les difficultés. Nous serons donc très sobres sur ce point, et nous nous bornerons seulement à indiquer les connexions qui semblent les mieux déterminées ou les plus probables.

Les connexions des cellules pyramidales de l'écorce peuvent être distinguées en *superficielles*, ou de la couche moléculaire, et en *profondes*, ou des couches sous-jacentes.

Au niveau de la zone moléculaire chaque panache protoplasmique des pyramides entre en contact avec un nombre presque infini de fibrilles nerveuses terminales. Ces fibrilles appartiennent aux catégories suivantes : aux arborisations terminales des fibres d'association, c'est-à-dire des fibres dont les cellules d'origine siègent dans l'écorce soit du même hémisphère, soit de l'hémisphère opposé ; aux arborisations nerveuses provenant des cellules spéciales placées dans les couches sous-jacentes, éléments dits à cylindre-axe ascendant, qu'ont décrits Martinotti, Retzius et celui qui a l'honneur de vous parler ; aux arborisations terminales de certains corpuscules spéciaux siégeant dans la première couche cérébrale elle-même ; aux ramifications terminales de fibrilles collatérales provenant de la substance blanche, ou des couches profondes de la substance grise, et encore à bien d'autres arborisations terminales, dont l'énumération nous entraînerait trop loin.

On voit donc qu'au niveau de cette couche moléculaire chaque pyramide peut être influencée non-seulement par les cellules habitant la même région de l'écorce ; cellules à cylindre-axe ascendant, collatérales ascendantes, etc., mais aussi par celles qui résident dans d'autres lobes, soit du même côté, soit du côté opposé. Il est aussi probable, comme nous l'avons exposé il y

quelques instants, lorsque nous avons étudié les rapports des fibres nerveuses olfactives, que la première couche cérébrale reçoit les dernières ramifications des fibres sensibles et sensorielles. De la sorte, le panache périphérique des pyramides serait le point où commencerait l'excitation motrice volontaire ; de là elle se communiquerait au corps cellulaire pyramidal et aux fibres de projection constitutives de la voie pyramidale.

On peut admettre, en outre, que lorsqu'on excite électriquement l'écorce cérébrale d'un animal, des contractions musculaires se produisent, parce que le *stimulus* agit soit sur le panache des pyramides, soit sur les fibres nerveuses de la couche moléculaire, dont le rôle, à mon avis, serait d'apporter les courants aux panaches.

Quant aux connexions profondes, c'est-à-dire à celles qui ont lieu dans l'épaisseur même de la couche des pyramides et des cellules polymorphes, elles semblent avoir pour objet de rendre solidaires les éléments d'une rangée avec ceux des rangées sous-jacentes. Les facteurs de cette articulation nerveuse sont d'un côté le corps, la tige radiale et les branches basilaires des pyramides d'une série inférieure, et de l'autre, les collatérales nerveuses innombrables émanées des cylindres-axes des pyramides d'une série supérieure. Chacune de ces collatérales, grâce à ses nombreuses ramifications et à son étendue considérable, peut toucher et influencer des centaines de pyramides sous-jacentes.

Nous ne voulons pas prolonger davantage cette fastidieuse exposition des connexions inter-cellulaires de l'écorce cérébrale et nous allons terminer cette causerie par quelques considérations générales qui découlent de l'ensemble de nos recherches sur les centres nerveux.

D'une manière synthétique on peut dire que tout centre nerveux résulte de l'association des quatre parties suivantes : les cellules nerveuses à cylindre-axe court, c'est-à-dire ramifiées dans l'épaisseur même de la substance grise ; les fibres nerveuses terminales arrivées d'autres centres ou de régions distantes du même centre ; les cellules nerveuses à cylindre-axe long, c'est-à-dire prolongé jusqu'à la substance blanche ; les collatérales qui naissent soit du trajet à travers la substance grise des prolongements cylindraxiles des cellules à expansion nerveuse longue, soit du cours des tubes de la substance blanche. Dans certains organes, tels que la rétine, le bulbe olfactif et la première couche cérébrale, il faut ajouter un cinquième facteur de structure ; ce sont les éléments caractérisés par l'absence de différenciations en expansions nerveuses et protoplasmiques. Cela vous rappelle les grains du cervelet, les spongioblastes de la rétine et les cellules spéciales de l'écorce cérébrale.

Toute fibre nerveuse est la continuation de l'expansion fonctionnelle d'une cellule nerveuse. Cette loi se réalise aussi dans les ganglions du grand sympathique dont les éléments, d'après nos observations



confirmées par Retzius, van Gehuchten, L. Sala et von Lenhossék, offrent deux sortes de prolongements : des appendices ramifiés ou protoplasmiques qui se terminent librement dans le ganglion même, et un prolongement cylindraxile qui se continue avec une fibre de Rémak.

Les cellules nerveuses constituent des unités, les *neurones* de Waldeyer, dont les rapports réciproques consistent en véritables articulations. Les facteurs de chaque contact sont, d'une part, le corps et les expansions protoplasmiques des cellules, et, d'autre part, les arborisations terminales des fibres nerveuses.

Dans les organes où l'origine de l'excitation est bien établie on reconnaît que les cellules sont polarisées, c'est-à-dire que le courant nerveux pénètre toujours par l'appareil protoplasmique ou le corps cellulaire, et qu'il sort par le cylindre-axe qui le transmet à un nouvel appareil protoplasmique.

La différenciation compliquée de l'appareil protoplasmique—expansions basilaires, tige protoplasmique radiale, panache terminal, etc.—que nous présentent les pyramides du cerveau, et en partie aussi les corpuscules de Purkinje du cervelet, paraît avoir pour but de permettre que chacune des cellules de cette espèce puisse établir des contacts distincts avec diverses catégories de fibres nerveuses.

Les éléments qui, comme les spongioblastes de la rétine ou les corpuscules des ganglions spinaux, manquent d'appareil protoplasmique se mettent en relation avec une seule espèce de fibres nerveuses. Dans ces éléments l'appareil de réception est représenté par le corps protoplasmique seul.

On peut affirmer que plus sont nombreuses, ramifiées et différenciées les expansions protoplasmiques d'un élément, plus est grande la quantité de cellules dont il subit l'influence. De même, plus le prolongement nerveux d'une cellule acquiert d'étendue et de ramilles collatérales et terminales, plus est considérable le nombre des corpuscules auxquels il pourra adresser ses courants. A ce double point de vue—différenciation et abondance des expansions protoplasmiques, quantité énorme des ramilles nerveuses collatérales et terminales—aucun élément nerveux ne semble approcher, même de loin, de la pyramide cérébrale des mammifères.

Le résultat de nos recherches comparatives sur les propriétés de la pyramide cérébrale c'est que plus on descend dans l'échelle des vertébrés moins l'appareil protoplasmique apparaît différencié et moins sont nombreuses, longues et ramifiées les collatérales des cylindres-axes. Ainsi, chez les oiseaux la pyramide manque de tige radiale et de véritable panache externe ; chez les reptiles la tige et le panache périphérique existent, mais les expansions basilaires et latérales sont encore absentes ou réduites seulement à un ou deux prolongements descendants ; chez les poissons la cellule pyramidale fait défaut.

Une pareille gradation peut s'observer aussi dans les diverses classes de vertébrés relativement au nombre et aux ramifications des collatérales nerveuses.

D'ailleurs il n'est pas nécessaire de quitter la classe des mammifères pour observer des différences, parfois très considérables, relativement à la richesse des expansions protoplasmiques et des collatérales nerveuses des pyramides. Ainsi, tandis que chez la souris les prolongements basilaires sont courts et peu ramifiés, chez l'homme ils deviennent très nombreux, longs et très ramifiés ; en outre, les collatérales nerveuses de la souris, ainsi que celles du rat, du lapin etc., se dichotomisent seulement une ou deux fois, tandis que chez l'homme ces mêmes collatérales, beaucoup plus nombreuses, se divisent quatre ou cinq fois en constituant des ramilles si longues qu'on ne peut les obtenir entières sur une seule coupe.

D'autre part, nos recherches sur le développement des cellules nerveuses embryonnaires ou neuroblastes de His nous ont montré qu'à fur et à mesure que l'écorce cérébrale s'accroît les expansions protoplasmiques et les collatérales des cylindres-axes des pyramides deviennent plus longues et plus divisées. D'abord, le prolongement cylindraxile de ces dernières manque de ramifications et se termine au moyen d'un renflement épineux que nous avons appelé *cône d'accroissement* ; puis, du trajet du cylindre-axe poussent des ramilles collatérales courtes semblables à des épines, qui, en s'accroissant et en se divisant successivement, établissent des contacts avec un nombre chaque fois plus considérable de cellules nerveuses. Chez les fœtus à terme, ainsi que chez les enfants de quelques mois, les expansions protoplasmiques basilaires et les collatérales nerveuses sont encore très courtes et simples, et il est très probable que ce processus d'étirement des prolongements cellulaires se continue jusqu'à l'âge adulte.

Les faits d'observation que nous venons d'exposer sommairement, et qui sont d'une portée si considérable en soi, nous ont suggéré une hypothèse susceptible de faire comprendre mieux que toutes les autres, soit l'intelligence acquise à la suite d'une éducation mentale bien dirigée, soit l'intelligence héréditaire, soit les adaptations cérébrales professionnelles, soit encore la création de certaines aptitudes artistiques.

La gymnastique cérébrale n'est pas susceptible d'améliorer l'organisation du cerveau en augmentant le nombre de cellules, car, on le sait, les éléments nerveux ont perdu depuis l'époque embryonnaire la propriété de proliférer ; mais on peut admettre comme une chose très vraisemblable que l'exercice mental suscite dans les régions cérébrales plus sollicitées un plus grand développement de l'appareil protoplasmique et du système des collatérales nerveuses. De la sorte, des associations déjà créées entre certains groupes de cellules se renforceraient notablement au moyen de la multiplication des ramilles



terminales des appendices protoplasmiques et des collatérales nerveuses ; mais, en outre, des connexions intercellulaires tout à fait nouvelles pourraient s'établir grâce à la néoformation de collatérales et d'expansions protoplasmiques.

Une objection se présente immédiatement à vos esprits : Comment, direz-vous, le volume du cerveau peut-il se maintenir invariable s'il y a multiplication et même néoformation de ramuscules terminaux d'appendices protoplasmiques et de collatérales nerveuses ?

Pour répondre à cette objection rien ne nous empêche d'admettre ou une diminution corrélative des corps cellulaires ou un tassement proportionnel des régions du cerveau dont les fonctions ne se rapportent pas directement à l'exercice de l'intelligence.

On expliquerait encore le talent de famille par la transmission héréditaire aux descendants immédiats ou éloignés (par atavisme) de cette organisation supérieure des connexions des cellules pyramidales.

Bien d'autres déductions sont permises ; ainsi, chez les hommes dont le talent, comme l'exemple nous en est fourni par Gambetta, coïncide avec un cerveau de petites dimensions, les cellules nerveuses seraient ou moins nombreuses, ou peut-être simplement plus petites, mais en revanche elles présenteraient un système fort compliqué d'associations protoplasmico-nerveuses. Au contraire, les cerveaux excessivement volumineux, si souvent associés à une intelligence inférieure et même à l'imbécillité, renfermeraient un plus grand nombre de cellules, mais alors les connexions de celles-ci seraient très imparfaites. C'est peut-être ce qui a lieu pour les gros cerveaux de la baleine et de l'éléphant.

Cette hypothèse anatomo-physiologique n'est pas originale en principe, car il ne manque pas de physiologistes et de psychologues qui aient cherché la caractéristique somatique de l'intelligence dans la richesse des associations cellulaires, mais elle a ceci de nouveau, qu'elle se base sur des faits positifs de structure et non sur de pures suppositions concernant l'agencement et les rapports des corpuscules nerveux.

Vis à vis de la théorie des réseaux celle des arborisations libres des expansions cellulaires susceptibles de s'accroître apparaît non seulement comme plus probable, mais aussi comme plus encourageante. Un réseau continu pré-établi—sorte de grillage de fils télégraphiques où ne peuvent se créer ni de nouvelles stations ni de nouvelles lignes—est quelque chose de rigide, d'immuable, d'immodifiable, qui heurte le sentiment que nous avons tous que l'organe de la pensée est, dans certaines limites, malléable et susceptible de perfection, surtout durant l'époque de son développement, au moyen d'une gymnastique mentale bien dirigée. Si nous ne craignons pas d'abuser des comparaisons, nous défendrions notre conception en disant que l'écorce cérébrale est pareille à un jardin peuplé

d'arbres innombrables, les cellules pyramidales, qui, grâce à une culture intelligente, peuvent multiplier leurs branches, enfoncer plus loin leurs racines, et produire des fleurs et des fruits chaque fois plus variés et exquis.

Du reste nous sommes très loin de croire que l'hypothèse que nous venons d'esquisser puisse à elle seule expliquer les grandes différences quantitatives et qualitatives que présente le travail cérébral chez les divers animaux et dans la même espèce animale. La morphologie de la cellule pyramidale n'est qu'une des conditions anatomiques de la pensée. Or cette morphologie spéciale ne suffira jamais à nous expliquer les énormes différences qui existent au point de vue fonctionnel entre la cellule pyramidale d'un lapin et celle d'un homme, ainsi qu'entre la cellule pyramidale de l'écorce cérébrale et le corpuscule étoilé de la moelle ou du grand sympathique. Aussi à notre avis est-il très probable qu'en outre de la complexité de leurs rapports les cellules pyramidales possèdent encore une structure intraprotoplasmique toute spéciale, et même perfectionnée dans les intelligences d'élite, structure qui n'existerait pas dans les corpuscules de la moelle ou des ganglions.

