



**HAL**  
open science

# LES THÉORIES DE LA VISION. ÉVOLUTION RÉCENTE DES TENDANCES

J. Escher-Desrivières, M.-L. Verrier

► **To cite this version:**

J. Escher-Desrivières, M.-L. Verrier. LES THÉORIES DE LA VISION. ÉVOLUTION RÉCENTE DES TENDANCES. *Vie et Milieu*, 1951, pp.210-224. hal-02529381

**HAL Id: hal-02529381**

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02529381v1>

Submitted on 2 Apr 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# LES THÉORIES DE LA VISION.

## ÉVOLUTION RÉCENTE DES TENDANCES

par

J. ESCHER-DESRIVIÈRES et M.-L. VERRIER

---

L'Optique physiologique est une science dont l'essor initial a été l'œuvre de savants à la multiple compétence, simultanément physiologistes et physiciens. Faut-il rappeler que le médecin Thomas YOUNG, qui découvrit l'astigmatisme de l'œil, et défricha le champ de la vision chromatique est l'un des grands fondateurs de l'Optique physique ? Et que, plus près de nous, JAVAL, le plus grand ophtalmologiste français du XIX<sup>e</sup> siècle, était ingénieur diplômé de l'École nationale des Mines ?

L'évolution des sciences et des techniques condamne les chercheurs contemporains à une spécialisation souvent décevante. L'Optique physiologique est certes un chapitre de l'Optique et notamment de l'Optique instrumentale ; elle est également un chapitre de la physiologie nerveuse. Il est exceptionnel, de nos jours, qu'une seule et même personne soit experte en ces disciplines diversifiées de la Science. Les chercheurs raisonneront donc essentiellement, si leurs investigations portent sur les phénomènes de la vision, en fonction de leur spécialité. Il est à craindre, en conséquence, que leurs conceptions soient fragmentaires. C'est pourquoi — ne prétendant nullement échapper à cette contrainte — ne pensons-nous pas être en mesure de porter des jugements sans appel sur des phénomènes que nous ne sommes pas capables de comprendre *in toto*.

Toutefois, et parce que nous avons conscience de ces difficultés, étions-nous du nombre de ceux qui acceptèrent avec réserve, il y a quelque vingt ans, les conceptions régnantes, à l'époque, sur les théories de la vision. En vertu de ces conceptions curieusement cartésiennes et simplificatrices, l'accent était mis quasi-exclusivement sur l'aspect physique des phé-

nomènes. Il va de soi que la dioptrique oculaire rend parfaitement compte de la formation des images sur la rétine. Mais était-il admissible d'interpréter les réactions sensorielles de l'organe de la vision, comme une simple contre-partie subjective de réactions photochimiques au niveau des cellules visuelles, compte tenu d'un dualisme morphologique, posé en principe, des éléments sensibles, et abstraction faite de toute intervention décisive des cellules nerveuses sous-jacentes. Et cependant tel était bien le thème de cette théorie dualiste soutenue avec vigueur par des savants notoires et notamment par Selig HECHT.

Sans doute l'analyse des lumières brèves minima perceptibles avait inspiré à PIÉRON, par exemple, des notions plus complètes, puisque cet auteur avait calqué son schéma interprétatif sur les schémas plus généraux de la physiologie nerveuse, qui avaient cours à l'époque. Cependant ces considérations étaient exceptionnelles.

Or il n'est pas douteux, qu'à la suite notamment de recherches d'histophysiologie comparée et des travaux de l'électrophysiologiste GRANIT, on assiste à un véritable retournement de la tendance. L'aspect physiologique de la vision prend aujourd'hui le pas sur son aspect physique. Il est curieux de constater que cette évolution a été facilitée par le développement de la physique des radiations et notamment par la découverte, révolutionnaire, du quantum de lumière. Les physiciens savent aujourd'hui que la lumière a une structure granulaire, laquelle, ainsi que l'a montré Louis de BROGLIE, n'est pas exclusive de son aspect ondulatoire anciennement connu. Dans bien des circonstances les phénomènes lumineux, lorsqu'ils mettent en œuvre notamment une petite quantité d'énergie, s'expliquent alors par une interaction de corpuscules lumineux nommés photons, et de récepteurs sensibles à structure également discontinue; ils sont justiciables alors de l'analyse statistique.

Compte tenu de ces nouvelles données, l'étude des perceptions lumineuses au voisinage du seuil a conduit Van der VELDEN à une curieuse constatation : la vision liminaire requiert, dans un intervalle de temps caractéristique, et pour une aire réceptrice minima, variable selon la région rétinienne impressionnée, l'absorption successive de deux photons au niveau des éléments sensibles. Ce fait, qui n'est pas aujourd'hui contesté, est inexplicable par les théories photochimiques classiques. D'après BAUMGARDT, il peut être interprété par des considérations de physiologie nerveuse, tenant compte de phénomè-

nes possibles d'inhibition, et d'ailleurs impliquant des réactions secondaires dans le temps, mais essentielles en fait, au niveau des cellules ganglionnaires des fibres optiques. Mais alors il importe de tenir le plus grand compte, pour expliquer les phénomènes expérimentaux, non seulement des particularités morphologiques des cellules visuelles, mais aussi de leur mode de connexion nerveuse avec les ganglionnaires, dont le rôle en tant que générateur de sensations visuelles serait en somme prépondérant. Or, ce mode de liaison varie selon les espèces, et pour une espèce donnée, selon la région considérée de la rétine. En d'autres termes, les particularités opposant la vision diurne à la crépusculaire, vision centrale et périphérique seraient, anatomiquement parlant, liées plutôt à la diversité de structure en profondeur des diverses zones de la rétine, qu'à la différenciation morphologique des cônes et des bâtonnets. Fonctionnellement, et sans nier l'interprétation de réactions photochimiques dans le déterminisme des phénomènes visuels, la complexité des faits expérimentaux s'expliquerait essentiellement par des considérations de physiologie nerveuse, plutôt que par des considérations physico-chimiques relativement élémentaires.

Il n'est pas douteux, en tout cas, que cette orientation de la tendance nettement explicitée par BAUMGARDT est en harmonie avec les idées de la plupart des chercheurs contemporains, qui se rendent compte aujourd'hui mieux qu'hier, ainsi que l'a déclaré Yves LE GRAND, de la complexité des faits, irréductibles à toute explication simple.

Telles sont, brièvement résumées, les tendances actuelles de l'évolution des théories de la vision. Nous examinerons ici, avec plus de détails, quelques-uns des aspects biologiques du problème.

#### 1° LE COMPORTEMENT ANIMAL ET LES THÉORIES DE LA VISION

Il est un ensemble de faits relatifs au comportement des animaux, principalement à leur habitat et à leur mode d'activité diurne ou nocturne, dont l'importance ne saurait être négligée. Il ne faut pas oublier que la théorie de la dualité morphologique et fonctionnelle des cellules visuelles, théorie dite de PARI-NAUD en France, et de VON KRIES en Allemagne, a dominé et orienté pendant plus de cinquante ans les recherches sur la vision, et garde encore quelque valeur pour certains. Or, cette

théorie a sa base même dans des recherches d'ophtalmologie comparée. C'est en confrontant en 1865 les cellules visuelles de quelques Oiseaux et de quelques Mammifères diurnes ou nocturnes que SCHULTZE a opposé les cônes et les bâtonnets, faisant des premiers les organes de la vision en haute lumière et de la vision des couleurs, et des seconds les organes de la vision en basse lumière. Ces affirmations, acceptées sans critique par PARINAUD et VON KRIES et leurs successeurs, ont pris la valeur d'un dogme et physiologistes et ophtalmologistes se sont efforcés d'interpréter les faits relatifs à la vision normale ou pathologique selon les cadres de ce dogme.

Ce sont des recherches d'ophtalmologie comparée pratiquées sur une plus large échelle et sans idée préconçue qui ont commencé à substituer à cette théorie un ensemble de conclusions donnant aux problèmes de la vision un aspect plus conforme à la réalité, et que des recherches récentes, pratiquées par des techniques fort diverses confirment de plus en plus.

En voici quelques exemples :

En 1936, au laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer, nous avons fait des séries d'observations et de mesures sur la sensibilité lumineuse des Poissons. Nous avons choisi des espèces très différentes quant à la structure de leur rétine. Ce sont :

1° La Girelle, *Julis giofredi* Risso, qui possède la fovea la plus complexe que l'on connaisse actuellement chez les Poissons. Selon les définitions classiques, toute fovea ne doit renfermer que des cônes. Il s'ensuit que la rétine de la Girelle doit être particulièrement riche en cette catégorie de cellules, dans sa partie centrale, occupée par la fovea. Dans des régions extrafovéales, un bouquet de fins bâtonnets alterne avec un cône volumineux, quelque fois un cône double.

2° La Rascasse, *Scorpaena scrofa* Risso. Cette espèce ne possède pas de fovea ; mais, dans son ensemble elle est très comparable à la rétine extrafovéale de la Girelle. Les cônes doubles y sont cependant plus nombreux.

3° Le Congre, *Conger vulgaris* L.

4° La Roussette, *Scyllium canicula* L.

Ces deux espèces s'opposent nettement aux précédentes quant à la structure de la rétine. Elles ne possèdent, exclusive-

ment ou presque, que des bâtonnets. Il convient de noter que la contraction de leur pupille est d'amplitude très différente : grande chez le *Scyllium* (Sélacien) elle est à peine marquée chez le Congre, comme chez l'ensemble des Téléostéens.

Voici, résumées, les conclusions auxquelles nous ont conduits les expériences dont le détail a été donnée en 1937 :

« Seule, la Girelle manifeste une très grande sensibilité aux variations de l'intensité de l'éclairement du milieu. Ce résultat est l'inverse de celui que pouvait faire supposer la théorie classique (bâtonnets organes de la sensibilité lumineuse). Les Congres, les *Scylliums* et même les Rascasses, beaucoup plus riches en bâtonnets typiques que la Girelle, ne manifestent aucune sensibilité aux excitations qui déclenchent, chez la Girelle, une réaction très vive. Bien plus, la Girelle accuse un phototropisme négatif très net, fait inattendu, car sa rétine est riche en cônes typiques, c'est-à-dire en cellules visuelles qui, suivant la théorie de la dualité morphologique et fonctionnelle de ces cellules, seraient exclusivement les organes de la vision en haute lumière.

« Nous sommes donc amenés à conclure, pour le déterminisme des réactions des espèces étudiées, à l'importance prédominante de la richesse en cellules visuelles, la Girelle étant ici la seule espèce pourvue d'une fovea. Nous sommes également conduits à admettre l'indépendance de la forme des cellules visuelles et du comportement. Cette constatation s'ajoute à nombre d'autres que nous avons déjà faites pour divers groupes d'animaux. »

Ainsi il apparaît qu'il convient de donner une importance prépondérante à la richesse en cellules visuelles, à leur densité, la Girelle étant ici la seule espèce à fovea, ce qui lui permet d'accumuler dans la partie centrale de la rétine un nombre très supérieur d'éléments sensibles à celui que peut présenter la rétine de n'importe quelle autre des trois espèces, et quelle que soit la forme de leurs cellules. Une telle constatation souligne bien l'indépendance de la forme des cellules visuelles et du comportement.

Nous avons entrepris ces observations sur des Poissons à rétines très différentes à la suite des recherches de l'un de nous sur l'histophysiologie comparée de la rétine des Vertébrés.

La comparaison, sans idées préconçues, de plus de 200 types

de rétines, rapprochée de l'observation du comportement et du mode d'activité diurne ou nocturne des animaux correspondants, permet de généraliser les conclusions précédentes. Les nocturnes, aussi bien que les diurnes, peuvent présenter soit exclusivement des cônes ou des bâtonnets typiques, soit une rétine mixte où ces deux sortes d'éléments coexistent en nombre variable. L'existence, plus ou moins exclusive de cônes chez les diurnes et de bâtonnets chez les nocturnes est loin d'être une règle générale. Voici quelques exemples entre beaucoup d'autres : la Chouette chevêche (*Athene noctua* Scop.) peut être très active et manifester une remarquable acuité visuelle en pleine lumière solaire. Sa rétine est citée comme rétine à bâtonnets typiques. La Vipère à cornes (*Cerastes vipera* Wagl.) qui ne possède que des cônes est essentiellement nocturne. La très grande majorité des Oiseaux diurnes dont l'activité cesse dès le crépuscule possèdent au moins autant de bâtonnets que de cônes. Ces constatations dont l'un de nous a fait ailleurs un exposé étendu sont en parfait accord avec les observations plus récentes de CROZIER et WOLF. Ces auteurs, par la technique de la réponse au vacillement et l'étude de la courbe reliant la fréquence des éclats au logarithme de l'intensité ont comparé une Tortue diurne (*Pseudemys*) dont la rétine ne renferme que des cônes et un Gecko nocturne (*Sphaerodactylus inaguae*) qui ne possède que des bâtonnets. Ils obtiennent dans les deux cas des réponses tout à fait comparables et concluent que leurs expériences, loin de confirmer l'hypothèse que les bâtonnets ont une sensibilité limitée aux faibles illuminations, soulignent, au contraire, l'absence de corrélation entre la structure histologique et les possibilités fonctionnelles.

Ces faits s'accordent parfaitement avec les récentes constatations de FERRENS sur la possibilité que possède la Chouette chevêche (*Athene noctua*) de distinguer les couleurs avec une rétine à bâtonnets typiques.

## 2° LA STRUCTURE DE LA RÉTINE ET LES THÉORIES DE LA VISION

Nous exposerons brièvement l'état actuel des recherches sur les cellules visuelles, sur leurs rapports avec les autres assises de la rétine, et avec les pigments dits photosensibles.

### a) *Les cellules visuelles.*

Cônes et bâtonnets sont-ils les deux seuls types de cellules visuelles que certains ouvrages classiques admettent encore et à l'aide desquels certains physiologistes essaient d'interpréter les modalités de la vision ?

Là encore l'ophtalmologie comparée donne d'utiles indications. L'un de nous, comparant la structure des yeux de plus de 200 Vertébrés a été amené à conclure que cônes et bâtonnets typiques sont les deux termes d'une série qui renferme de multiples intermédiaires.

De la comparaison des cellules visuelles des différents individus se dégage en effet une conclusion très nette : il existe une infinité de formes de ces cellules.

Peut-on les rapporter aux deux formes classiques, cônes et bâtonnets tranchées dans les parties périphériques de la rétine de l'Homme, de quelques Primates et de divers Téléostéens ? Cela est possible dans certains cas, bien peu nombreux en regard de l'ensemble des types de rétines des Vertébrés.

Il existe, le plus souvent, des formes intermédiaires entre les deux types classiques. On retrouve chez elles toutes les parties du schéma classique des cellules visuelles humaines, mais les proportions relatives de différentes parties de ces cellules sont des plus variables : l'on arrive, ainsi, à des formes qui seraient des bâtonnets par leur segment moyen et des cônes par leur segment externe. L'inverse est non moins fréquent.

Il existe, enfin, des éléments que l'on ne peut rapprocher d'aucun type classique, soit par l'absence ou l'extrême réduction d'une partie constituante des cônes et des bâtonnets humains, soit par la présence d'inclusions d'importance très variable, qui donnent à la cellule une forme très spéciale.

Cette diversité de formes, d'un groupe de Vertébrés à un autre qui se manifeste, parfois, entre les genres d'une même famille, existe aussi, souvent dans une même rétine. Ce fait, jusqu'ici, n'a point retenu l'attention des histologistes et ophtalmologistes ; il a, cependant des conséquences fort importantes.

Les deux types classiques de cellules visuelles, établis d'après les travaux de GREIF et de CAJAL, principalement, et adoptés dans tous les traités d'histologie et de physiologie, correspondent à des éléments des régions périphériques de la rétine humaine. La représentation, même schématique, de ces éléments récepteurs, pris en d'autres points de la rétine, eut été toute différente. A mesure que l'on se rapproche de la macula, les

cônes s'allongent et s'amincissent, prennent peu à peu la forme des bâtonnets, à tel point, qu'au centre et sur les bords immédiats de la fovea, il n'existe qu'une seule sorte d'éléments, identiques aux bâtonnets de la périphérie.

b) *Les cellules visuelles et les éléments conducteurs de la rétine.*

Il est inutile de rappeler l'importance capitale des travaux de CAJAL, qui, le premier, par la technique de l'imprégnation argentique de la rétine, a permis de comprendre les relations des cellules visuelles avec les couches plexiformes externe et interne, les cellules ganglionnaires de la rétine et le nerf optique. Dans les dessins de CAJAL, les disciples de PARINAUD et de VON KRIES ont cru voir un nouvel argument pour opposer les cônes et les bâtonnets. Les premiers seraient en contact avec une seule bipolaire et une ganglionnaire. Au contraire, un nombre plus ou moins grand des seconds se réunirait sur une même bipolaire, bien distincte de celle du cône. Or, l'un de nous avait déjà fait remarquer que l'examen sans idée préconçue des dessins de CAJAL ne permet pas une distinction aussi nette.

Et voici que des recherches récentes donnent de l'histophysiologie de la rétine une idée toute différente. Il s'agit des travaux de BALBUENA sur la rétine humaine et de POLYAK sur la rétine du Macaque et du Chimpanzé. C'est en 1936 que BALBUENA, perfectionnant la technique de CAJAL, étudia la couche plexiforme externe de la rétine humaine. Ses dessins furent publiés en 1943 par ROCHON-DUVIGNEAUD à qui il les avait légués. BALBUENA montre que les éléments terminaux internes des bâtonnets entrent en contact avec les pieds des cônes et que l'ensemble s'articule avec le plateau terminal d'une seule bipolaire. BALBUENA la désigne du nom de *bipolaire synaxique* parce qu'elle a réuni les impressions reçues par *plusieurs bâtonnets et un cône*. Les conclusions de BALBUENA méritent d'être rapportées. « nous croyons pouvoir affirmer que le deuxième neurone est représenté dans la rétine par la nouvelle variété de bipolaire, la bipolaire synaxique, qui présente une même morphologie dans toute la rétine, de la fovea à l'ora serrata. Dans la fovea où il n'y a pas de bâtonnets, elle conduit seulement les excitations lumineuses reçues par les cônes. Dans le reste de la rétine, elle conduit la somme des excitations lumineuses reçues par les cônes et les bâtonnets. »

C'est aussi en 1936 que POLYAK a commencé ses recherches

sur la rétine du Macaque et du Chimpanzé. La méthode de GOLGI lui a permis de donner de remarquables figures mettant en évidence deux sortes de cellules bipolaires. Les unes sont communes aux cônes et aux bâtonnets. Ce sont les bipolaires polysynaptiques, analogues aux bipolaires synaxiques de BALBUENA. Les autres, dites bipolaires monosynaptiques, sont reliées aux cônes uniquement. Ces deux variétés de bipolaires se retrouvent dans toutes les régions de la rétine.

Ainsi, sur un point capital, qui s'oppose à la conception de CAJAL, les travaux de BALBUENA et de POLYAK concordent : l'existence d'un système de conduction mixte cône-bâtonnet. Si, selon POLYAK, les cônes peuvent avoir en plus, une bipolaire exclusive, la conduction des excitations des bâtonnets est toujours fusionnée avec celle des cônes (fig. 1).

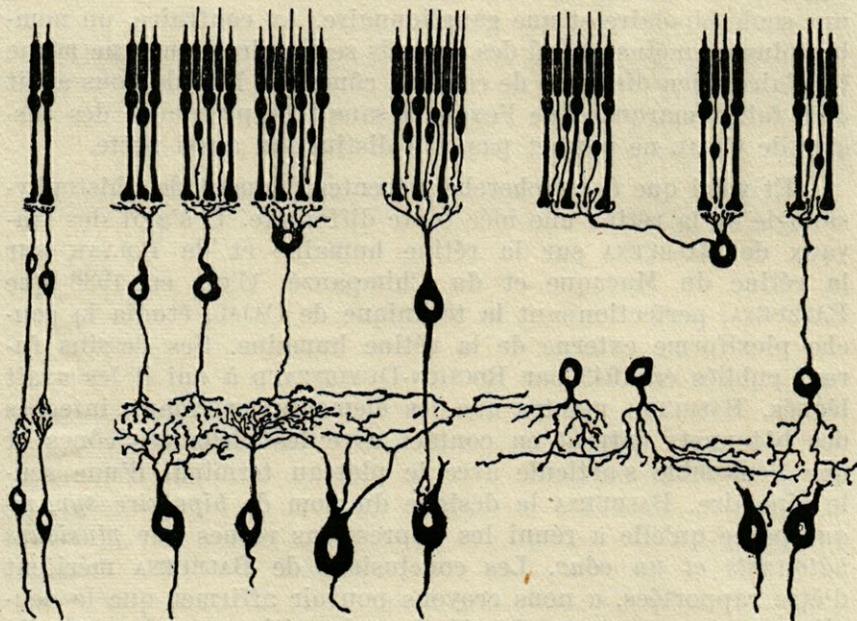


Fig. 1. — Imprégnation argentique d'une rétine de Singe, d'après POLYAK. A noter qu'une même bipolaire peut correspondre à un ensemble de cônes et de bâtonnets.

POLYAK a étudié par la même technique les autres couches de la rétine. Notons rapidement qu'il signale trois sortes de cellules amacrines et six variétés de cellules ganglionnaires.

Les travaux de BALBUENA et de POLYAK portent sur les rétines de l'Homme et de deux espèces de Singes où cônes et bâtonnets typiques sont bien individualisés. Il est à souhaiter que des recherches semblables soient poursuivies sur des rétines possédant les formes intermédiaires dont nous avons parlé plus haut.

On ne saurait laisser dans l'ombre l'une des conclusions de POLYAK rapportée par ROCHON-DUVIGNEAUD : « de l'enchevêtrement fonctionnel des structures rétinienne, il peut résulter que le point principal en ce qui concerne l'analyse des excitations par laquelle on tente d'expliquer la vision des couleurs, se trouverait sur le second neurone plutôt que sur le photorécepteur. »

#### LA STRUCTURE DE LA RETINE ET LES DONNEES DE L'ELECTROPHYSIOLOGIE

Après avoir fait le point de l'état actuel des recherches sur la structure de la rétine, il convient d'en rapprocher les récentes acquisitions de la physiologie. Dans ce domaine ce sont les données récentes de l'électrophysiologie qui dominent la question. Les travaux de GRANIT sont à retenir, et tout particulièrement l'exposé très documenté que cet auteur vient de faire de ses propres résultats en les confrontant avec les conclusions de nombreux autres chercheurs.

A l'aide de micro-électrodes on peut isoler les réponses d'un petit groupe d'éléments, voire d'un seul élément. GRANIT est ainsi arrivé à en distinguer trois sortes :

— Les éléments *on* qui répondent simplement au commencement de l'illumination ;

— Les éléments *off* qui répondent seulement à la fin de l'illumination ;

— Les éléments *on/off* qui combinent ces deux propriétés.

Existe-t-il une corrélation entre la répartition de ces éléments et les divers types de cellules visuelles ? GRANIT souligne l'importance d'une telle recherche sur laquelle on ne possède encore que les données suivantes :

Chez la Grenouille, où l'on peut observer un nombre à peu près égal de cônes et de bâtonnets, on note 50 % d'éléments *on/off*, 30 % d'éléments *off* et 20 % de fibres *on*.

Chez le Cobaye, où dominent les bâtonnets, dominant également les éléments *on*.

Chez le Chat, d'après THIEULIN et ROCHON-DUVIGNEAUD, existe une area de 1 mm. de diamètre qui ne renferme que des cônes. Autour de cette area on note 20 bâtonnets pour un cône, et dans les autres parties de la rétine, 25 bâtonnets pour un cône. Or, GRANIT signale 79 % d'éléments *on/off*, 16 % d'éléments *on* et 5 % d'éléments *off*.

En étudiant, toujours à l'aide de micro-électrodes, l'excitabilité de la rétine par des radiations de longueur d'onde déterminée, GRANIT a construit des courbes à trois sommets correspondant à autant d'éléments modulateurs. Ceux-ci répondent au schéma trichromatique classique bleu, vert, rouge (fig. 2).

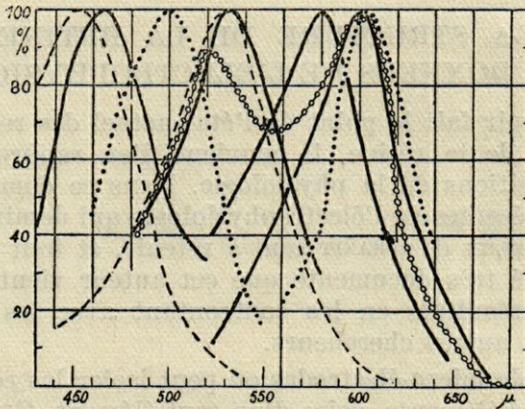


Fig. 2. — Distribution de la sensibilité des éléments « modulateurs » dans l'œil du Rat (pointillé), du Cobaye (tirets), de la Grenouille (ligne pleine) et du Serpent (ligne interrompue par des cercles). (d'après GRANIT.)

GRANIT a noté les résultats suivants :

Modulateur rouge ..	{	Efficiënce maximum: 620 chez la Tortue grecque. Efficiënce maximum : 600 chez la Couleuvre, la Grenouille, le Rat. Décalage jusqu'à 570 chez la Grenouille.
Modulateur vert ...	{	Efficiënce maximum : 530 chez la Grenouille et le Cobaye.
Modulateur bleu ..	{	Efficiënce maximum de 450 à 470 chez la Grenouille et le Cobaye.

Les travaux de GRANIT portent sur les rétines à cellules visuelles très différentes de forme.

Or, les rétines à cônes de la Couleuvre, les rétines mixtes de la Grenouille, les rétines à bâtonnets du Rat se comportent de semblable manière vis-à-vis de l'excitation par les radiations rouges. En revanche, les rétines très comparables du Rat et du Cobaye se comportent différemment vis-à-vis de ces mêmes excitations.

Enfin, les rétines très différentes du Cobaye et de la Grenouille accusent une même sensibilité pour les radiations vertes et bleues.

Comment interpréter ces résultats ? Simplement, semble-t-il, en constatant que la sensibilité chromatique est indépendante de la forme des cellules visuelles.

Ces remarques s'accordent avec l'opinion de GRANIT mettant en doute la validité de la théorie de PARINAUD :

« It is clear that the well-known assumptions of the duality theory that the rods cease to function in daylight vision and that they are colour blind will find it difficult to survive the experiments. »

## CONCLUSIONS

Cet ensemble de faits s'éloigne considérablement des conceptions de la théorie dualiste. Il convient de souligner que, recueillis dans des domaines assez divers (étude du comportement, histologie et électrophysiologie comparée de la rétine et données récentes sur la physique quantique), ils conduisent à des conclusions convergentes : indépendance de la forme des cellules visuelles, du mode d'activité diurne ou nocturne, et aussi indépendance de la forme des cellules visuelles et des réponses de la rétine à des excitations lumineuses variées. Ils accordent une place dominante aux éléments conducteurs rétinien, bien plus qu'aux éléments récepteurs.

En présence de ces faits, l'on reste quelque peu étonné que certains s'obstinent à les ignorer délibérément et à rester fidèle à la théorie dualiste qui se trouve actuellement largement dépassée.

Il est aussi à noter que les récentes acquisitions des recherches sur les substances dites photosensibles, telles que le

pourpre rétinien et les filtres colorés, comme les gouttes huileuses des cellules visuelles, conduisent à des conclusions du même ordre. L'un de nous a fait récemment un exposé de cet aspect du problème. Nous ne saurions y revenir ici.

Nous ne saurions non plus conclure par quelques formules définitives, en apparence tout au moins. L'étude des problèmes de la vision est devenue, à nouveau, à l'ordre du jour depuis une vingtaine d'années. Cette étude est en pleine évolution; les faits récemment acquis donnent déjà de certaines modalités de la vision une interprétation plus satisfaisante que les théories anciennes. En dehors de leur intérêt théorique incontestable, on entrevoit déjà des conséquences pratiques, telle la connaissance de l'étiologie de certaines affections, comme le daltonisme, l'amblyopie crépusculaire, l'héséranopie.

#### BIBLIOGRAPHIE

La bibliographie, sur les questions brièvement traitées ici, est considérable. Nous donnons les références des travaux que nous avons cités et des mémoires ou ouvrages d'ensemble où l'on peut trouver une documentation très étendue.

- BAILLART (P.). — Réflexions sur les théories de la vision. *Ann. d'oculistique*, t. 186, 1948, p. 513.
- BALBUENA. — Nota previa. Une formula para la aplicacion del método de Cajal a los cortes de retina. *Trab. Lab. Invest. Biol. Madrid*, vol. 20, 1922, p. 31.
- BALBUENA. — A new technique for the application of the reduced silver nitrate method of Cajal to section of the retina. *Arch. of Ophthalm.*, vol. 52, 1923, p. 358.
- BALBUENA. — Essai d'imprégnation argentique de la rétine humaine et de celle des autres Vertébrés. Connexion des cônes et des bâtonnets au niveau de la plexiforme externe. *Bull. et Mém. Soc. Franç. Opht.*, vol. 5, 1930, p. 286.
- BALBUENA. — Connections of the cones and the rods at the level of the outer plexiform layer. *Arch. of Ophthalm. Hisp.-Americ.*, 1936, p. 338.
- BAUMGARDT (E.). — Facilitation et inhibition. Paramètres de la fonction visuelle. *Année Psychologique*, 1942-1943, p. 54.
- BAUMGARDT (E.). — Les bâtonnets sont-ils plus sensibles que les cônes ? *Bull. Soc. Biol.*, t. CXLIII, 1949, p. 786.
- CAJAL. — La rétine des Vertébrés. *La Cellule*, 1892.

- CROZIER (W.-Y.) et WOLF (T.). — On the duplexity theory of visual response in Vertebrates. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, Washington, t. 24, 1938, p. 538.
- CROZIER (W.-Y.) et WOLF (T.). — The flicker response contour for the Gecko (Rod retina). *J. of gen. Physiol.* t. 22, 1939, p. 555.
- ESCHER-DESRIVIÈRES et VERRIER (M.-L.). — Modalités de la vision et cellules visuelles. *Journ. de Psychologie*, 1936, n° 3 et 4, p. 184.
- ESCHER-DESRIVIÈRES et VERRIER (M.-L.). — Recherches sur la sensibilité lumineuse des Poissons. *Bull. Soc. Zool. de France*, t. 62, 1937, p. 126.
- GRAMONT (A. de). — Problèmes de la vision. Flammarion, édit. Paris, 1939, 282 p., 19 figs.
- GRANT. — Sensory mechanisms of the retina. Oxford University Press, London, 1947.
- GRANT. — Physiology of vision. *Annual Review of Physiol.*, 1950, p. 485.
- GRANT. — The organization of the vertebrate retinal elements. *Ergeb. der Physiol.* vol. 46, 1950, p. 31.
- HECHT (S.). — La base chimique et structurale de la vision. *Actualités scientifiques et industrielles*, Hermann édit. Paris 1938, 100 p. 32 figs.
- LE GRAND (Y.). — Bases physiologiques des seuils d'acuité et de contrastes. *J. Phys.*, t. II, n° 5, 1930, p. 265.
- PARINAUD (H.). — La Vision. Doin, édit., Paris 1892, 218 p.
- PIÉRON (H.). — La connaissance sensorielle et les problèmes de la vision. *Actualités scientifiques et industrielles*, Paris, 1936.
- PIÉRON (H.). — Physiologie de la vision. *Traité d'Ophthalmologie*, t. 2, p. 407, Masson édit., Paris 1939.
- POLYAK. — The retina. The University of Chicago Press ; 1941, 607 p. 100 figs.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Les Yeux et la Vision des Vertébrés. Masson édit., Paris 1943, 719 p., 498 figs.
- SCHULTZE (M.). — Zur Anatomie and Physiologie der Retina. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 2, 1866, p. 175.
- SCHULTZE (M.). — Ueber Stäbchen und Zapfen der Retina. *Id.*, Bd. 3, 1867, p. 247.
- SCHULTZE (M.). — The Retina. In : Manual of human and comparative Histology (Stricker), chap. 36, London 1873.
- THIEULIN (G.). — Recherches sur le globe oculaire et sur la vision du Chien et du Chat. *Thèse vétérinaire*, Paris, 1927.
- VERRIER (M.-L.). — Recherches sur l'histophysiologie de la rétine des

- Vertébrés et les problèmes qu'elle soulève. *Bull. biol. Fr.-Belgique*, sup. XX, 1935, 140 p., 59 figs.
- VERRIER (M.-L.). — Recherches sur les Yeux et la vision des Poissons. *Bull. biol. France-Belgique*, sup. 11, 1928, 222 p., 65 figs., 12 pl.
- VERRIER (M.-L.). — Sur les rapports entre la structure des yeux et le comportement. Indications fournies par l'étude des Reptiles. *Arch. Zool. exp. et gén.*, t. 74, 1932, p. 305, 3 figs.
- VERRIER (M.-L.). — Recherches sur la vision des Reptiles. Etude comparée de la morphologie des cellules visuelles et du pouvoir séparateur de la rétine. *Bull. biol. France-Belgique*, t. 57, 1933, p. 350.
- VERRIER (M.-L.). — Recherches sur la vision des Oiseaux diurnes. *Bull. biol.*, t. 70, 1936, p. 197, 10 figs.
- VERRIER (M.-L.). — Nouvelles recherches sur la rétine des Vertébrés. *Bull. biol. France-Belgique*, t. 71, 1947, p. 238, 18 figs.
- VERRIER (M.-L.). — Les yeux de quelques Mammifères et les théories de la vision. *Bull. biol. France-Belgique*, t. 72, 1938, p. 355.
- VERRIER (M.-L.). — Les Yeux et la Vision. Alcan édit., Paris, 1938, 171 p., 29 figs.
- VERRIER (M.-L.). — Biologie de la vision. A. Colin édit., Paris 1945, 212 p., 61 figs.
- VAN DER VELDEN. — Quantense verschijnselen bij het zien. *Nederl. I. Natuurkde*, 15, n° 6, 1949, p. 147-151, 6 figs.
- WILLMER (E.-N.). — Retinal structure and colour vision. Cambridge University Press, 1946.
-