

SUR LES CILS DES CELLULES DE SCHWANN ET DES NEURONES, ET LEUR SIGNIFICATION

par

J. TAXI

(Laboratoire de Microscopie électronique appliquée à la Biologie, C. N. R. S., Paris
et Laboratoire de Biologie animale, Faculté des Sciences, Paris)

L'emploi du microscope électronique a permis de découvrir la présence de cils dans de nombreux types de cellules où ils n'avaient pas été décelés avec le microscope ordinaire, comme par exemple des fibroblastes, des cellules de l'épithélium rénal, des cellules musculaires lisses, etc. . . . On trouvera dans le récent article de GRILLO et PALAY (1963) une revue de ces observations éparses dans la littérature. En ce qui concerne plus particulièrement le système nerveux, après l'étude sur les cils de l'épithélium neural embryonnaire par SOTELO et TRUJILLO-CENOZ (1958), PALAY (1961) dans le noyau préoptique du poisson *Carassius auratus*, puis TAXI (1961) dans un ganglion sympathique de Grenouille ont montré l'existence de cils implantés dans des neurones bien différenciés. GRILLO et PALAY (1963) viennent d'étendre ces observations aux cellules de Schwann de divers ganglions et nerfs du système nerveux autonome chez le Rat. Ils ont montré en outre que ces cils présentent la particularité de ne pas posséder la paire de filaments axiaux toujours signalés dans les cils mobiles de grande taille (voir entre autres sur ce point FAWCETT (1961), GIBBONS et GRIMSTONE (1960), ANDRÉ (1961).

Au cours d'un travail sur l'innervation du muscle lisse intestinal de la Souris, pour lequel nous avons du pratiquer un grand nombre de coupes semi — séries (v. Technique), nous avons eu la chance d'observer une dizaine de coupes transversales du cil d'une cellule de Schwann du plexus d'Auerbach, étagées sur toute sa longueur (fig 14). Sans pouvoir fournir toutes les précisions qu'eussent données des coupes rigoureusement sérieées, ces observations permettent néanmoins d'apporter quelques compléments aux descriptions antérieures. D'autre part, en confrontant l'ensemble des observations faites par d'autres auteurs et les nôtres, nous tenterons de définir certains des facteurs dont dépend la formation de ces cils et de donner une hypothèse sur leur signification.

Technique

L'intestin de Souris adulte a été fixé par le tétr oxyde d'osmium tamponné selon Palade par le véronal-acétate de sodium à pH=7,6. Sur l'animal anesthésié, le fixateur (à la concentration de 2%) est injecté dans la cavité d'une anse intestinale ligaturée à ses extrémités, jusqu'à gonflement modéré de ladite anse, qui est alors prélevée et portée dans du fixateur à température ordinaire où, après quelques minutes, elle est débitée en courts tronçons. Puis au bout de

¹ Dédie au professeur A. ÁBRAHÁM à l'occasion de son 70ème anniversaire.

30 minutes les pièces sont portées dans un nouveau fixateur, à 1% cette fois, pour une nouvelle demi-heure. Après la fixation, les pièces sont brièvement rincées, puis déshydratées; enfin on les découpe en lanières étroites avant de commencer le processus d'inclusion à l'araldite. Les coupes sont prélevées par groupe d'une dizaine, représentant une épaisseur approximative d'un micron d'après les évaluations de PEACHEY (1958), sur des grilles à grands trous (75 par mm², soit une surface d'observation égale à 75% de la surface totale), garnies d'une membrane de collodion renforcée par évaporation de carbone. Elles sont ensuite colorées pendant 30 minutes par une solution à base de plomb selon la variante B de KARNOVSKY (1962).

Observations

La longueur totale du cil peut être évaluée à environ 3 microns, et il se prolonge dans le cytoplasme même de la cellule par un centriole basal, ou racine ciliaire, long d'environ 0,5 micron. Le cil est situé dans un plan presque parallèle au grand axe du noyau de la cellule de Schwann, lui-même allongé parallèlement aux fibres nerveuses, et à 0,5 micron de lui environ. Le diamètre du centriole basal (couronne de filaments tubulaires) est de 185 m μ . Celui de la base du cil est de 250 m μ , et il diminue progressivement jusqu'à n'être plus que de 135 m μ près de l'extrémité distale.

La racine ciliaire comporte à un certain niveau des corps satellites analogues à certains de ceux observés par BESSIS, BRETON-GORIUS et THIÉRY (1958) et BERNHARD et de HARVEN (1958); ils ont la forme approximative de pyramides disposées radialement et appliquées par leur base à la surface de la racine ciliaire (fig. 2). Chacun de ces corps satellites semble avoir une structure périodique qui se traduit par une succession de zones denses et claires.

Le centriole et la base du cil comportent les neuf classiques „doublets” fibrillaires (triplets sans doute dans le cas du centriole) disposés en couronne, mais pas de structure axiale fibrillaire, la partie centrale étant occupée par une substance homogène de faible densité, sauf à un niveau (fig. 5), où cependant la mauvaise qualité de l'image ne permet pas de savoir précisément à quelle structure on a affaire. Dans la partie distale et plus mince du cil (fig. 6 à 8), on perçoit encore l'existence d'une organisation fibrillaire, plus difficile à observer, sans doute à cause de la médiocre qualité des images à ce niveau, à tel point qu'il n'eut guère été possible d'identifier le cil si l'on n'avait pas disposé de la série des coupes.

Juste au niveau où le cil se raccorde à sa racine, on peut observer une couronne de taches denses visibles en partie seulement sur une coupe oblique (fig. 3), situées immédiatement sous la gouttière périciliaire; le nombre de ces taches semble être égal à celui des filaments, mais elles sont décalées par rapport à eux. Elles représentent sans doute la section de courts batonnets attachés par dessous au fond de la gouttière périciliaire.

Tout le cil est contenu dans une cavité intracellulaire qui, d'après la récente étude de SOROKIN (1962), représente une différenciation du *réticulum* endoplasmique. L'espace entre le cil et son étui est toujours faible, sauf tout à fait à la base (fig. 3-4). Dans la partie distale (fig. 6-8), il n'excède guère l'espace existant entre les couches denses d'une double membrane de mitochon-

drie par exemple, ce qui accroît encore les chances de confusion des coupes transversales de ces niveaux du cil avec un autre organite cellulaire, lorsqu'on les rencontre isolément. Il n'est guère besoin d'insister sur le fait que tout mouvement semble impossible dans un étui si étroit.

Discussion

Sur la question de la généralité de la présence de cils dans les cellules de Schwann, nous pouvons livrer une observation qui étend encore un peu la liste des organes où des cellules de Schwann ciliées ont été observées: il s'agit d'un cil situé dans une cellule satellite d'une travée nerveuse, au sein de la tunique musculaire lisse du canal déférent du Rat (fig. 9). L'importance du cytoplasme schwannien à cet endroit est assez inhabituelle et s'explique peut être par la proximité d'un noyau. Par contre au niveau des travées intramusculaires de l'intestin, nous n'avons jamais rencontré de cil malgré les très nombreuses observations sur coupes semi-sérialées que nous avons pu faire, dont certaines intéressaient des noyaux schwanniens. Il est vrai que le cytoplasme schwannien est généralement en si faible quantité, même autour des noyaux, que le centriole et le cil n'auraient guère la place de s'y loger. La question ne peut toutefois pas être considérée comme tranchée; en effet, dans la méthode des coupes semi-sérialées telle que nous la pratiquons, on ne peut observer toutes les coupes et, comme il s'agit de trouver un organite de faible dimension, une série de hasards malencontreux pourrait expliquer le résultat négatif de nos investigations dans les cellules de Schwann des faisceaux nerveux intramusculaires de l'intestin. Néanmoins il nous paraît d'ores et déjà improbable qu'elles possèdent toutes un cil.

Nos observations sur la structure des cils recourent partiellement celles de GRILLO et PALAY (1963) quant à la modification du contenu de la zone axiale. En effet tant dans le cas rapporté ci-dessus que dans d'autres (fig. 10), l'axe des cils s'est constamment trouvé dépourvu de structures fibrillaires, le cas de la fig. 5 restant toutefois ambigu. Par ailleurs, alors que PALAY (1961) avait trouvé une structure homogène de la région axiale des cils des neurones du noyau préoptique de *Carassius auratus*, GRILLO et PALAY (1963) ont vu dans tous les cas de cils schwanniens qu'ils ont observés une structure axiale tubulaire, rappelant à certains égards la gaine qui entoure les fibres centrales dans les cils de structure normale. Ils en ont conclu que la présence de ce tube axial était un caractère structural propre aux cils des cellules de Schwann. Ce que nous avons observé ici ne permet pas d'adopter ce point de vue. Il faudra d'autre part s'efforcer de vérifier si, comme le suggère la fig. 5, il y a des variations dans la structure axiale le long d'un même cil, ce qui rendrait compte de la diversité des aspects observés jusqu'ici.

En ce qui concerne la couronne de points denses situées au dessous de la gouttière périciliaire, nous les avons rencontrées avec plus de netteté dans la coupe du cil d'un amphicyte de ganglion sympathique de Lézard vert (fig. II). Il s'agit, comme pour le cil du plexus d'Auerbach, d'une coupe oblique intéressant pro parte la gouttière périciliaire, pro parte la région située immédiatement en dessous d'elle. N'ayant pas retrouvé cet aspect à d'autres niveaux, nous pensons qu'il s'agit de courts bâtonnets situés immédiatement au dessous de la

gouttière. Cette opinion est appuyée sur les aspects visibles au niveau de la transition entre la gouttière et cette région sur la fig. 11. Par leur position, ces bâtonnets pourraient passer pour homologues des „transitional fibres” vues par GIBBONS et GRIMSTONE (1960), mais ils sont beaucoup plus denses que cette structure assez discrète même sur des images d'un très fort contraste. Leur aspect rappelle plus celui des côtes externes signalées par ANDRÉ (1961), mais ils sont situés à un autre niveau et beaucoup plus loin des doublets. Considérations sur la signification des cils rudimentaires.

Les diverses observations rapportées par PALAY (1961), TAXI (1961), GRILLO et PALAY (1963) sont relatives à des cils qui, pour être peu développés, n'en présentent pas moins certains caractères structuraux essentiels des cils normaux, notamment la couronne des neuf doublets périphériques. Pour notre part nous avons rencontré en outre en deux circonstances des aspects dont l'interprétation nous a d'abord posé une énigme: d'une part dans un neurone de Grenouille un centriole dont une des extrémités était coiffée d'une vésicule aplatie en forme d'accent circonflexe (fig. 13); d'autre part dans une fibre musculaire lisse d'intestin de Souris adulte un centriole associé par une extrémité à une volumineuse vésicule sphérique (fig. 12). Ces deux aspects nous avaient laissé perplexe jusqu'au moment où nous primes connaissance du mémoire de SOROKIN (1962). A la lumière des faits établis par ce travail, nos deux images pouvaient alors être interprétées facilement comme des stades de développement particulièrement précoces d'un cil: elles sont en effet à peu près identiques respectivement aux fig. 6 (stade en champignon) et fig. 2 (stade de la vésicule ciliaire primaire). Ces précisions apportées, trois interprétations de nos figures restent possibles: la première est qu'un cil était en cours de développement dans ces cellules au moment où elles furent fixées; ce phénomène paraît toutefois improbable dans des cellules hautement différenciées d'animaux adultes. La seconde serait que le cil est en régression en suivant un processus morphologique exactement inverse de celui du développement: nonobstant les résultats obtenus par DOWLING et GIBBONS (1961), cette interprétation nous paraît au moins aussi improbable que la précédente. Une troisième hypothèse paraît plus vraisemblable: c'est que ces stades très précoces correspondent à des ébauches de cils arrêtés très tôt dans leur développement.

L'existence de tels stades, complétant l'ensemble des aspects de cils rudimentaires déjà observés par les auteurs dans les types de cellules les plus variés (voir PALAY et GRILLO, 1963) nous a suggéré une hypothèse qui permettrait de rendre compte de cette diversité des aspects. Selon cette hypothèse, qui naturellement nécessitera encore beaucoup d'observations pour être confirmée; le développement du cil dépendrait essentiellement de l'action antagoniste de deux facteurs principaux: d'une part la propriété que semble posséder le centriole de nombreuses cellules quiescentes, dans quelque position qu'il se trouve, d'induire le développement d'un cil; d'autre part l'inhibition que la cellule exercerait sur ce processus, peut-être en rapport avec sa propre différenciation. Dans le cas des cellules de Schwann et des neurones, les variations dans l'aspect et la position des cils suggère que l'arrêt de développement est lié à la modification quantitative d'un facteur interne comportant des variations individuelles d'une cellule à l'autre.

Il est bien évident que, dans la perspective où nous nous plaçons, il paraît difficile de penser que ces organites inconstants et vestigiaux pourraient avoir une fonction de quelque importance.

Summary

From the study of 10 semi-serial sections of a Schwann cell cilium found in the Auerbach plexus of a mouse, a challenging examination of the special features of this kind of cilium is made with reference to others authors' previous works. In consideration of various stages possible for rudimentary cilia in some types of cells, an attempt is made to explain the mechanism which presides at the development of these cilia.

Bibliographie

1. ANDRÉ, J.: Sur quelques détails nouvellement connus de l'ultrastructure des organites vibratiles. *J. Ultrastr. Res.* 5, 86—108 (1961).
2. BERNHARD, W. et DE HARVEN, E.: (1958) L'ultrastructure du centriole et d'autres éléments de l'appareil achromatique. IV Cong. Int. Micr. électron., 217—227, Berlin, Springer.
3. BESSIS, M., BRETON-GORIUS, J., et THIÉRY, J. P.: Centriole, corps de Golgi et aster des leucocytes. Etude au microscope électronique. *Rev. Hématol.* 13, 363—386, (1958).
4. DOWLING, J. E., and GIBBONS, I. R.: The effect of vitamine A deficiency on the fine structure of the retina, in *Structure of the Eye*, New-York. Acad. Press. (1961).
5. FAWCETT, D.: Cilia and flagella in *The Cell*, vol. II (J. Brachet et E. Mirsky editors), New-York, Acad. Press, 217—297, (1961).
6. GIBBONS, I. R., and GRIMSTONE, A. V.: On flagellar structures in certain flagellates. *J. Bioph. Bioch. Cytol.* 7, 697—716, (1960).
7. GRILLO, M. A., and PALAY, S. L.: Ciliated Schwann cells in the autonomic nervous system of the adult Rat. *J. Cell. Biol.* 16, 430—436, (1963).
8. KARNOVSKY, M. J.: Simple methods for „staining with lead” at high pH in electron microscopy. *J. Bioph. Bioch. Cytol.* 11, 729—732, (1961).
9. PALAY, S. L.: Structural peculiarities of the neurosecretory cells in the preoptic nucleus of the goldfish *Carassius auratus*. *Anat. Rec.* 139, 262, (1961).
10. PEACHEY, L. D.: Thin sections. I. A study of section thickness and physical distortion produced during microtomy. *J. Bioph. Bioch. Cytol.* 4, 233—242, (1958).
11. SOROKIN, S.: Centrioles and the formation of rudimentary cilia by fibroblasts and smooth muscle cells. *J. Cell. Biol.* 15, 363—377, (1962).
12. SOTELO, J. R., and TRUJILLO-CENÓZ, O.: Electron microscope study on the development of ciliary components of the neural epithelium of the chick embryo. *Z. Zellforsch. u. Mikr. Anat.* 49, 1—12, (1958).
13. TAXI, J.: Sur l'existence de neurones ciliés dans les ganglions sympathiques de certains Vertébrés. *C. R. Soc. Biol. (Paris)* 155, 1860—3, (1961).

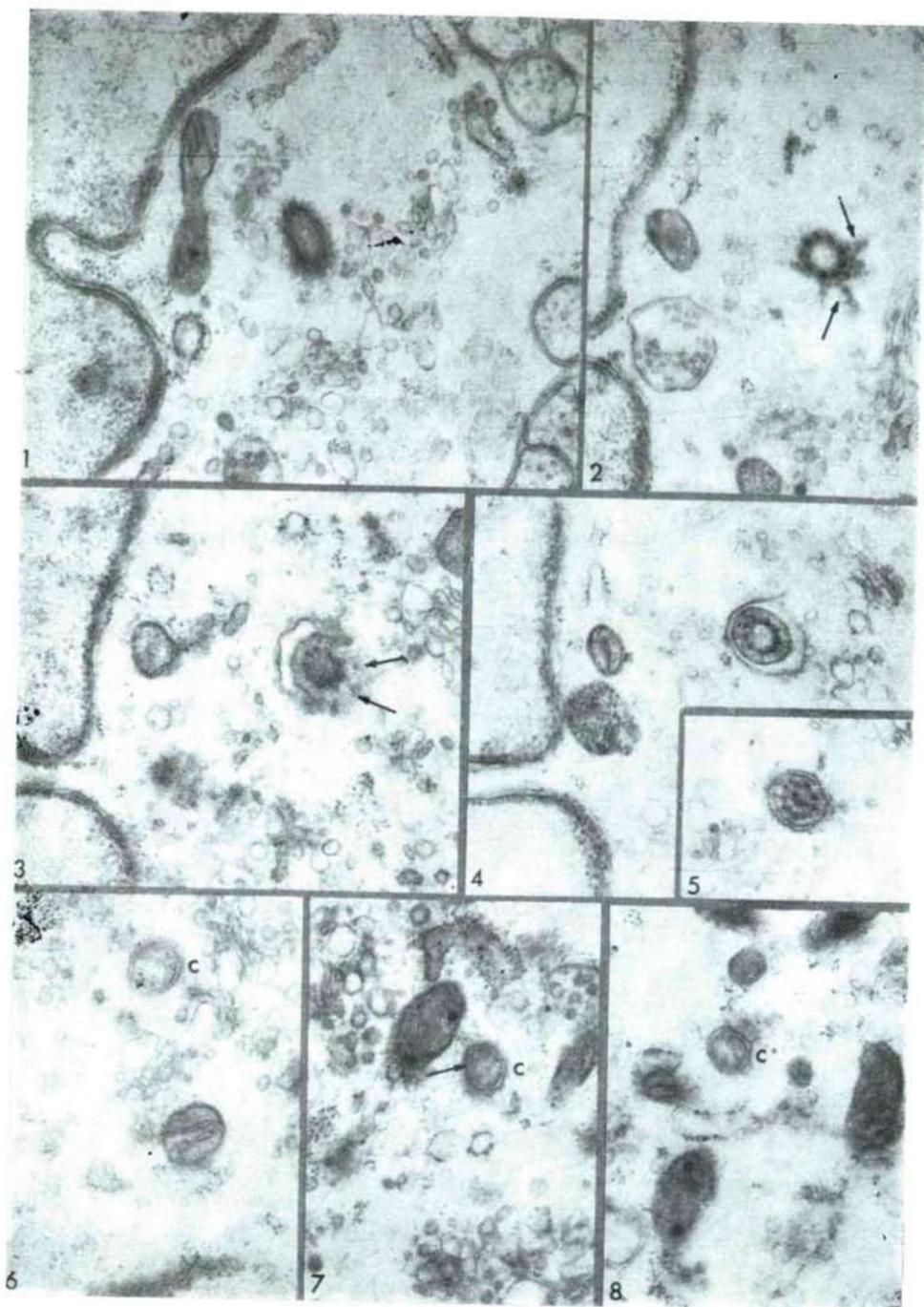


Fig. 1-8.

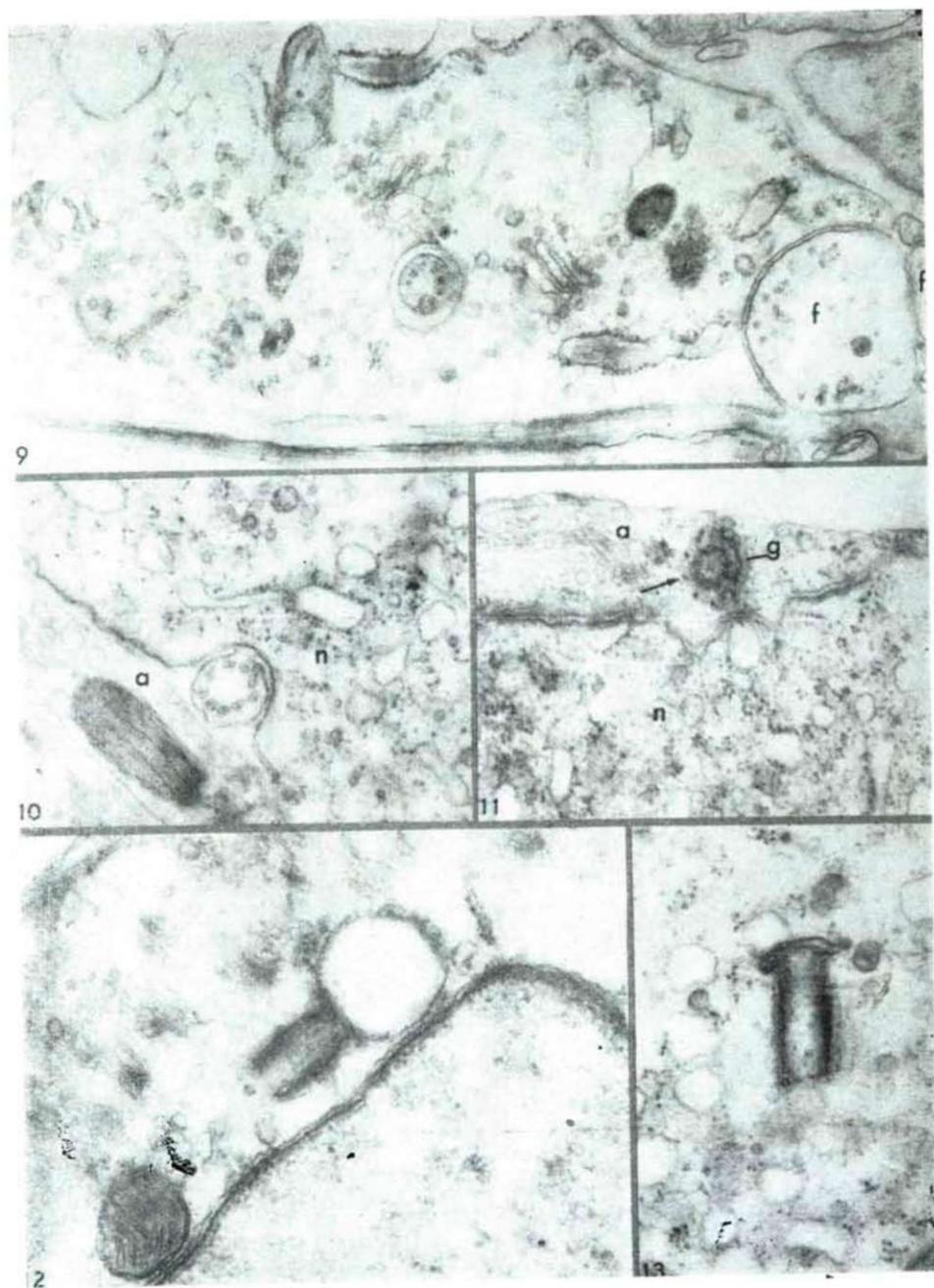


Fig. 9—13.

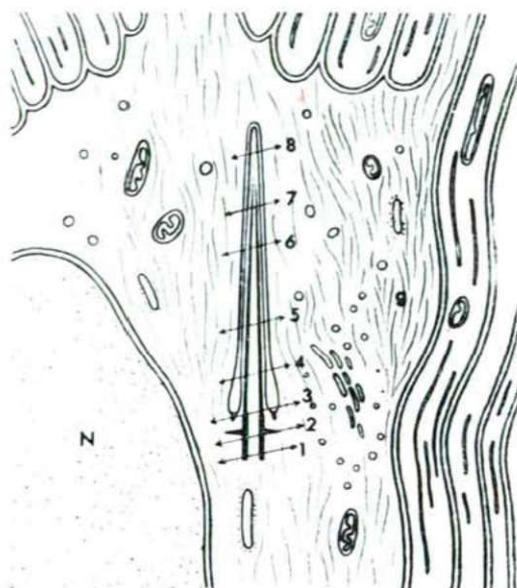


Fig. 14.

- Fig. 1 à 8. ($\times 36\ 200$). Toutes ces figures sont relatives à un même cil situé dans une cellule de Schwann du plexus d'Auerbach d'une Souris adulte. On se reportera à la fig. 14 pour situer approximativement le niveau des différentes coupes.
- Les fig. 1 et 2 intéressent le centriole basal (racine ciliaire). On remarquera dans la fig. 2 (flèches) la structure périodique des corps satellites.
- Dans la fig. 3, le fond de la gouttière périciliaire est coupé un peu obliquement. Les flèches indiquent les taches denses situées juste au-dessous du fond de la gouttière. Cette figure est à rapprocher de la fig. 11.
- Dans la fig. 5, la mauvaise qualité de l'image ne permet malheureusement pas d'interpréter avec sécurité la tache dense située au centre du cil.
- Dans les fig. 6 à 8 le cil, dont la structure devient difficile à observer, est marqué de la lettre c. On perçoit néanmoins sur la fig. 7 (flèche) la persistance d'un certain nombre de structures fibrillaires.
- Fig. 9. Cil dans une cellule de Schwann assez atypique par le volume de son cytoplasme. Faisceau nerveux de la tunique musculaire lisse du canal déférent du Rat. f, fibres nerveuses. ($\times 36\ 200$).
- Fig. 10. Cil situé entre un neurone (n) et un amphicyte (a), donc d'origine imprécise, dans un ganglion sympathique de Grenouille. On remarque l'absence de toute structure axiale. ($\times 37\ 500$).
- Fig. 11. Cil dans un amphicyte (a) de ganglion sympathique de Lézard vert. (n), neurone. La coupe, un peu oblique, intéresse à la fois le fond de la gouttière périciliaire (g) et la région située juste au-dessous, où la flèche indique une hémicouronne de taches denses, sans doute sections de courts bâtonnets attachés au fond de la gouttière. Figure à rapprocher de la fig. 3. ($\times 37\ 500$).
- Fig. 12. Centriole surmonté d'une volumineuse vésicule (vésicule ciliaire primaire de SOROKIN). Fibre musculaire lisse de l'intestin de Souris adulte. ($\times 36\ 200$).
- Fig. 13. Centriole associé par l'une de ses extrémités à une vésicule aplatie (stade en champignon de SOROKIN). Neurone sympathique de Grenouille ($\times 37\ 500$).
- Fig. 14. Reconstitution schématique de la coupe longitudinale d'un cil observé dans une cellule de Schwann du plexus d'Auerbach de l'intestin de Souris. N, noyau schwannien; g, gliofilaments. Les traits numérotés de 1 à 8 situent approximativement le niveau des coupes transversales des fig. 1 à 8.