



HAL
open science

Une histoire de myéline, cellules de Schwann et oligodendrocytes

Jean-Gaël Barbara, Anne Boullerne

► **To cite this version:**

Jean-Gaël Barbara, Anne Boullerne. Une histoire de myéline, cellules de Schwann et oligodendrocytes. Lettre des Neurosciences, 2020. halshs-03090459

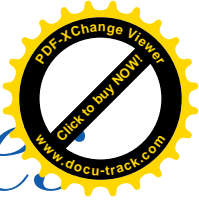
HAL Id: halshs-03090459

<https://shs.hal.science/halshs-03090459>

Submitted on 11 Jan 2021

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.



Une histoire de myéline, cellules de Schwann et oligodendrocytes

| PAR JEAN-GAEL BARBARA & ANNE BOULLERNE

L'histoire des sciences a coutume de distinguer, d'une part, l'invention et l'usage des termes scientifiques et, d'autre part, l'apparition de leurs concepts corrélatifs, en établissant dans chaque cas si le terme précède le concept ou l'inverse. Dans le cas de la « myéline » et des cellules gliales qui la produisent, « cellules de Schwann » et « oligodendrocytes », qu'en est-il ?

La substance blanche du cerveau est la myéline

Pour le premier terme, il est clair que « myéline » a une origine ancienne avec son observation anatomique initiale, si on l'assimile à la substance blanche décrite pour la première fois à la Renaissance par Andreas Vesalius (1514-1564) en 1543 (1) (figure 1). On attribue l'introduction moderne du terme « myéline » en anatomopathologie microscopique au milieu du XIX^e siècle au berlinois, Rudolf Virchow (1821-1902), qui introduit également simultanément le terme et le

concept de neuroglie dans son traité de 1858. Mais le sens du terme « myéline » n'est pas encore fixé ; si son étymologie désigne la moelle des os dont la myéline partage la couleur et la consistance, et donc un certain type de substance grasseuse du corps humain, Virchow ne réserve pas le terme « myéline » à la structure des fibres nerveuses, mais il l'utilise aussi par exemple pour désigner des substances grasses des poumons dans certaines pathologies. En France, Jean-Martin Charcot (1825-1893) fut le premier à employer le terme de « myéline » en 1868, quand il érigea la sclérose en plaques au statut de nouvelle maladie neurologique. Puis, en 1871, Louis Ranvier (1835-1922) l'utilisa quand il décrivit les nœuds éponymes pour la première fois, à la suite de quoi le terme s'imposa en France dans l'étude de la structure des nerfs.

En réalité, l'introduction en 1858 du terme de myéline ne marque pas une évolution significative dans les concepts touchant à la structure des nerfs de la première moitié du XIX^e siècle, de sorte que le concept de myéline se construit ultérieurement, alors qu'on verra l'inverse pour les cellules de Schwann et les oligodendrocytes, les concepts de ces types cellulaires préexistant à l'invention de leur nouvelle terminologie.

Pour comprendre la constitution progressive du concept de myéline, revenons à la structure des nerfs telle qu'elle est connue dans les années 1830. L'explorateur allemand, naturaliste et microscopiste, Christian Gottfried Ehrenberg (1795-1876), en étudiant les fibres nerveuses de la substance blanche du cerveau par des microscopes de qualité possédant une lentille achromatique, observa dans ses coupes transversales de nerfs périphériques, la présence d'une enveloppe blanche. Dans les coupes longitudinales, il remarqua autour des fibres quatre stries parallèles, deux de chaque côté, correspondant à une enveloppe. De ces observations, Ehrenberg se convainc que ce qui caracté-

SEPTIMA SEPTIMI LIBRI
FIGURA

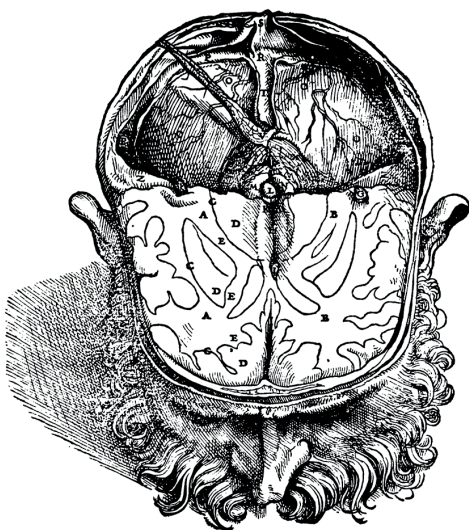


Figure 1 - Première représentation de la substance blanche par Vésale au XVI^e siècle, voir D « *candicans cerebri substantia* » traduit du latin par « substance blanche brillante du cerveau ».

rise la moelle des fibres nerveuses, c'est-à-dire ce qui rend compte de la blancheur du tissu, c'est la gaine des fibres et non la fibre elle-même.

L'embryologiste, Robert Remak (1815-1865), poursuit le travail d'Ehrenberg en utilisant ses microscopes et démontre que les fibres nerveuses acquièrent une gaine au cours du développement dans la moelle épinière du lapin (1836). Le terme de gaine de myéline n'existe pas, mais le concept est en chemin. Remak l'élabore également en creux en distinguant des fibres sans gaine qui contiennent selon lui une substance homogène et pâle, qu'il nomme *Primitivfaser*, (fibre primitive) puis *Primitiv Band* (bande primitive) clairement illustrés dans sa dissertation de thèse (2) (figure 2), un concept qui adoptera ensuite les terminologies suivantes de *cylindre axe* puis d'*axone*.

En vérité, la première observation microscopique d'une gaine dans les fibres nerveuses – la myéline –, fut réalisée par l'italien physicien et naturaliste, Felice Fontana (1730-1805), travaillant à Florence pour le grand-duc de Toscane. Fontana était curieux de la structure fondamentale du tissu nerveux, sensé être composé de tuyaux véhiculant les esprits animaux. En dilacérant un nerf dans une goutte d'eau avec des aiguilles très fines, il observa que les éléments structuraux de

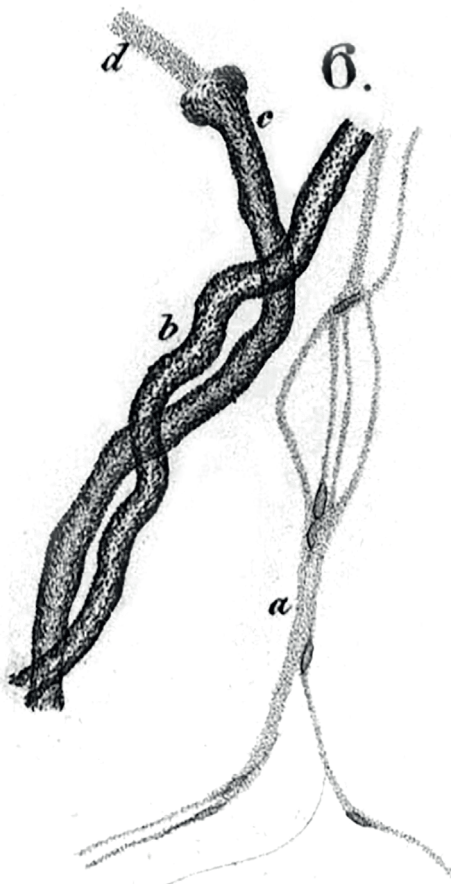


Figure 2 - Première représentation de l'axone avant et après myélinisation par Remak en 1838, Racine lombaire postérieure de mouton, grossissement 200 x. a, Fibres organiques avec noyaux représentés ; b, c. Tubes primitifs. Gaine (c) autour d'une fibre primitive se montrant dénudée (d).

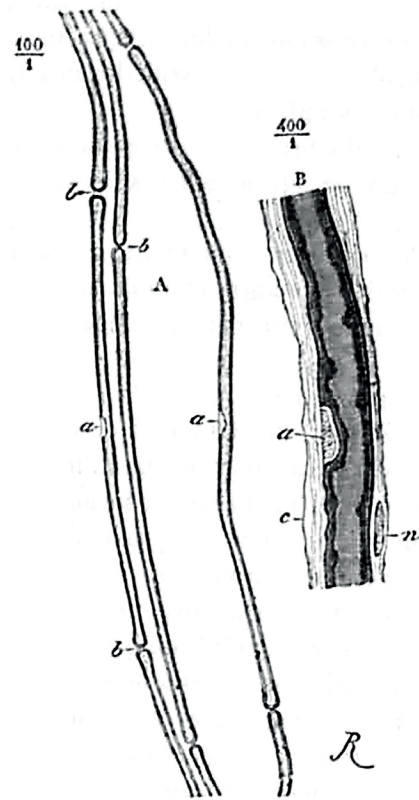


Figure 3 - Une des premières colorations à l'acide osmique de la myéline en noir qui permet à Ranvier de découvrir les nœuds et les noyaux en 1872, nerfs sciatiques du chien et de la grenouille. A, Grossissement 100 x. a, « noyaux de la membrane de Schwann, ou plus exactement noyaux du segment interannulaire » ; b, « étranglement ». B, Grossissement 400 x. Détail de « noyau du segment interannulaire » inséré dans la myéline en (a), à ne pas confondre avec le « noyau externe de la gaine » en (n). Artiste Renaud.

base étaient des tubes transparents qu'il nomma cylindres nerveux primitifs, dont s'inspirera Remak. D'autre part à sa grande surprise, chaque cylindre élémentaire transparent était recouvert d'une enveloppe rugueuse faite de fils extrêmement fins qui s'enroulaient dans toutes les directions. Cette observation est typique de la myéline dans l'eau qui se dévide comme une masse de cheveux, comme cela fut maintes fois décrit par Ranvier en 1878.

La révolution dans les études microscopiques des fibres nerveuses vint de l'introduction de la teinture à l'acide osmique par l'anatomiste de Bonn, Max Schultz (1825-1874). Il note en 1865 que l'enveloppe grasseuse des fibres nerveuses s'imprègne rapidement d'osmium en devenant d'un bleu très foncé, presque noir, et ainsi il permet au terme « myéline » d'être utilisé exclusivement pour ce qu'elle est. Un peu à la manière de la technique de Golgi, c'est un nouveau monde qui s'illumine alors, tant il devient possible de révéler la présence de multiples fibres là où n'en apparaissait que peu par les techniques antérieures. L'élève et ami de Schultz, Otto Deiters (1834-1863), mort jeune de la fièvre typhoïde, dont les travaux posthumes furent édités par le premier, découvrit dans ce contexte que chaque motoneurone de la moelle épinière du cheval possédait un axone unique (*axis-*

cylinder) et des prolongements protoplasmiques. Mais avec ces découvertes, le concept central associé à celui de fibre nerveuse est le concept d'axone, le concept de sa gaine passant dès lors au second plan.

L'osmium révèle les nœuds de Ranvier

En France, l'histologiste Louis Ranvier, élève de Claude Bernard, fut un champion dans l'utilisation de l'acide osmique au Collège de France, une coloration avec laquelle il devint maître dans l'art d'observer les fibres nerveuses. Il

s'intéressa à presque tous leurs aspects structuraux dans différents organes et chez une multitude d'espèces. Ainsi, dans les années 1870, il note que la gaine grasseuse des fibres nerveuses, la myéline, se colore d'un noir bleuté, alors que la graisse des tissus se colore en brun noir. Mais c'est en utilisant le carmin et le nitrate d'argent qu'il observe pour la première fois que la gaine grasseuse des fibres nerveuses présente des interruptions régulières le long de leur trajet nerveux. À plus fort grossissement (800 x), Ranvier observe que l'axone se colore uniquement aux limites des intervalles délimités par les constriction de la gaine qu'il nomme « anneau contracteur » (3) (figure 3). Il utilise alors l'acide osmique pour démontrer l'absence de gaine au niveau des anneaux contracteurs. Or, l'acide osmique révèle aussi les « noyaux de Schwann » dans la gaine. Schwann avait en effet remarqué des noyaux dans la gaine des fibres nerveuses, observés cependant antérieurement par Remak (figure 2). Mais pour l'heure en 1872, Ranvier n'interprète pas plus ses observations, se bornant à l'hypothèse que le segment interannulaire coïnciderait avec une cellule adipeuse transpercée par l'axone (4).

Cependant ses travaux sur la gaine de myéline se poursuivent en allant bien au-delà de la simple observation de leurs constriction (5). Par des expériences caractéristiques de son approche physiologique, Ranvier émet des hypothèses sur la fonction possible de la gaine de myéline. Selon une tradition remontant à Claude Bernard et à son maître François Magendie, l'histologiste devait travailler sur des tissus frais, soucieux de préserver les propriétés vitales des cellules. Magendie avait déjà préconisé d'observer les globules rouges dans des solutions salines pour déterminer leur forme naturelle. Sur des fibres nerveuses dissociées dans une solution saline, après ajout ultérieur de carmin, Ranvier avait pu établir que les fibres s'imprégnaient du colorant, mais seulement à partir des constriction. Ranvier interpréta ce fait dans une perspective bernardienne (5, 6) dans laquelle les phénomènes de nutrition et le sang étaient valorisés dans l'interprétation des phénomènes physiologiques. Ranvier en conclut que les constriction des fibres nerveuses représentaient des zones non isolées permettant les échanges nutritifs avec le milieu extérieur des fibres nerveuses. D'autre part Ranvier observa que l'eau provoquait une métamorphose de la myéline en une masse informe de filaments avec disparition des nœuds. Ceci joint au fait que l'eau sur la plaie d'un animal conduisait à une paralysie temporaire du nerf, il en déduisit naturellement que ces interruptions nodales de myéline étaient nécessaires à la conduction nerveuse (7).

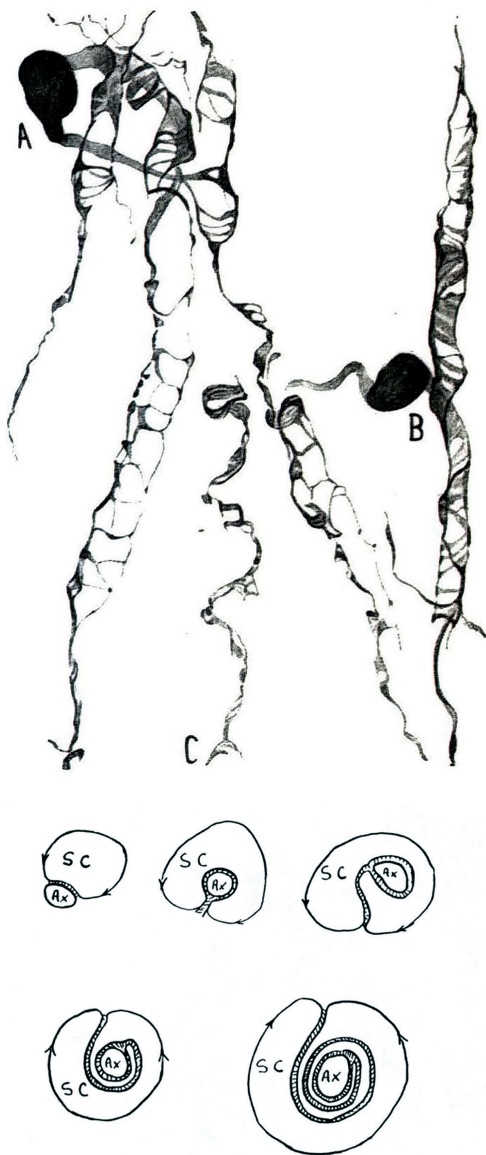


Figure 4 - Partie supérieure : deux oligodendrocytes (A & B) enlaçant des axones colorés au carbonate d'argent par Río-Hortega en 1928 (Courtoisie de la faculté de médecine de Valladolid), bulbe du chat.

Partie inférieure : schéma révolutionnaire de Geren en 1954 expliquant la spirale de myéline par la cellule de Schwann (13, figure 5, Permission d'Elsevier), nerf sciatique d'embryon de poulet.

Le concept de cellule de Schwann

Cependant, c'est surtout dans l'étude de la dégénérescence des fibres nerveuses après section et des phénomènes de leur régénération que Ranvier s'intéressa de plus près à la gaine de myéline et à ses rapports avec les noyaux de Schwann (8). Ranvier observa alors que les noyaux de Schwann se multipliaient lors de la dégénérescence nerveuse, puis que leur nombre revenait à un nombre plus restreint lors de la régénération. Il établit que dans les conditions



Figure 5 - Portrait dessiné de Pío del Río-Hortega, artiste José Moreno, courtoisie de la mairie de Madrid. Photo de Betty Geren à côté de son microscope électronique en 1955, Permission du MIT Technology Review.

normales, un seul noyau de Schwann était présent, apposé à un seul segment de la gaine de myéline, et que ces noyaux étaient équidistants les uns des autres, séparés par une distance égalant la longueur d'un segment de gaine de myéline. Ranvier établit aussi que les fibres de plus gros diamètre avaient une distance internodale plus grande. Il remarqua aussi que le protoplasme entourant les noyaux de Schwann non seulement s'étendait sur toute la longueur des segments de gaine de myéline, mais encore faisait un manchon autour de la myéline avec une couche de protoplasme entre la gaine et l'axone. La distance internodale s'allongeait au cours du développement. Avec toutes ces observations, Ranvier est donc en bonne voie en 1878 pour établir le concept de cellule de Schwann comme partie constitutive de la gaine de myéline (7), même si pour l'heure on ne se soucie pas de lui donner ce nom ou de savoir si cette cellule synthétise la myéline.

Au sujet de ces travaux, Anne Boullerne (9) note un jugement de Ramón y Cajal de 1912 : « Ranvier eut une idée géniale lorsqu'il considéra le segment interannulaire du tube nerveux comme une grande unité cellulaire comprenant le cylindre axe (axone) et les inclusions des cônes cylindriques de la myéline (incisures caractéristiques du système nerveux périphérique) » (10). Ce fut un élève de Louis Ranvier, William Vignal (1852-1893) qui représenta, semble-t-il le premier, des cellules de Schwann individuelles, rompant avec la théorie syncytiale du moment. Le terme et le concept de cellule de Schwann s'établissent donc progressivement à la suite des travaux de Ranvier notamment et furent popularisés par Michael von Lenhossék en 1895 par le terme de cellule de Schwann dans l'ouvrage dans lequel il introduisit aussi le terme d'astrocyte.

Spéculation sur les fonctions de la myéline et son origine en périphérie

Le concept de cellule de Schwann demeurait pourtant problématique, comme d'ailleurs celui de myéline, tant leur fonction semblait peu importante, avec peut-être un rôle de

soutien comme pour les cellules de la glie, surtout après la caractérisation fine de l'axone. À quoi pouvait servir une simple enveloppe grasseuse associée à des cellules spéciales ? On pensait à une réserve énergétique, par une analogie par laquelle Golgi avait vu les dendrites comme des organites nourriciers. De plus, Remak avait observé que la gaine de myéline apparaissait au cours du développement, mais pas dans toutes les fibres, comme s'il s'agissait d'une structure facultative et accessoire. La théorie de Ranvier n'apportait pas plus de réponse. Quel intérêt y aurait-il à restreindre les zones d'échanges nutritifs entre le milieu et l'axone ? La fibre nerveuse devait-elle maintenir par sa gaine de cette façon une sorte de milieu intracellulaire ?

Dans son traité d'anatomopathologie, Rudolf Virchow avait énoncé dès 1858 une théorie audacieuse selon laquelle la myéline avait pour fonction de confiner l'électricité dans l'axone et permettait sa décharge uniquement aux extrémités dépourvues de myéline. C'était une sorte de théorie saltatoire exagérée entre le corps de la cellule nerveuse et les terminaisons, mais d'une certaine façon précoce et prémonitoire. Bien sûr les analogies électriques étaient fréquemment utilisées pour interpréter les fonctionnements des structures nerveuses, comme encore plus tard avec, par exemple, Ramón y Cajal (1852-1934) et son concept d'aiguillage de l'influx nerveux dans les voies de moindre résistance électrique. En 1878, Ranvier reprend l'analogie électrique de Virchow en établissant un parallèle entre la gaine de myéline et l'isolement du câble télégraphique transatlantique (7). Pour Ranvier, le fait que la myéline n'est pas présente chez les invertébrés était favorable à l'idée qu'elle participait à une transmission nerveuse plus efficace : « Les tubes nerveux à myéline paraissent donc constituer un appareil de transmission perfectionné, spécial au système nerveux des vertébrés » (7).

Si la fonction de la myéline n'était pas établie, la question de sa formation était également en suspens. Avec son concept de cellule de Schwann presque élaboré, Ranvier émit en

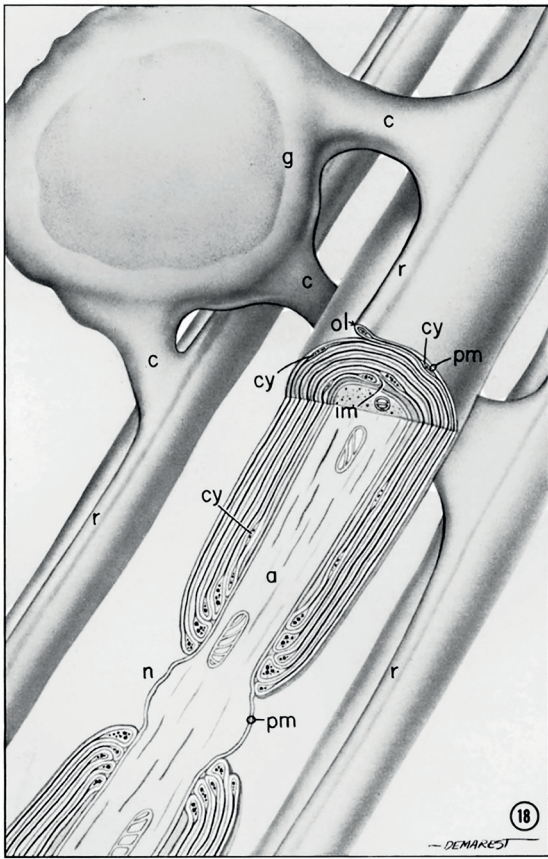


Figure 6 - Modèle de myélinisation des époux Bunge (Permission de la Rockefeller University Press), (pm) membrane plasmique de l'axone ou de la cellule gliale ; (cy) cytoplasme de la cellule gliale piégé ; (g) corps cellulaire de la cellule gliale ; (c) connections alors encore hypothétiques entre la cellule gliale et les axones ; (n) nœud ; (ol) boucle de cellule gliale formant une crête (r) ; (im) mésaxone interne.

1872 l'hypothèse alors très spéculative que la myéline était une sécrétion intracytoplasmique d'une sorte d'adipocyte disposé le long de l'axone (4), un adipocyte considéré en 1878 comme littéralement transpercé par l'axone. Bien que ce concept proche de celui de cellule de Schwann fut finalement accepté, par exemple aussi par Ramón y Cajal en 1912, et confirmé par l'utilisation du bleu de méthylène qui révéla enfin toute l'étendue du cytoplasme, Cajal n'accepta pas entièrement l'interprétation de Ranvier et demeura sur sa position que la myéline était une sécrétion de l'axone, parce qu'elle restait fixée à ce dernier dans des conditions où les noyaux de Schwann s'en détachaient (10). Dans la conception de Cajal, la cellule de Schwann n'avait alors qu'un rôle de soutien comme celui des cellules gliales. Pendant plusieurs décennies encore, les traités de neuroanatomie défendirent l'idée que les relations anatomiques entre la cellule de Schwann et l'axone n'étaient pas intimes, de sorte que la myéline ne semblait pouvoir provenir que d'une sécrétion de l'axone. Cette conception prévalait aussi pour le système nerveux central où les nœuds et les segments internodaux de la gaine de myéline avaient pourtant finalement été démontrés par Ramón y Cajal (9).

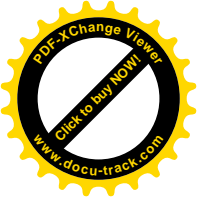
Découverte du faiseur de myéline dans le système nerveux central : l'oligodendrocyte

Les choses changèrent un peu avec la découverte en 1921 des oligodendrocytes par Pio del Río-Hortega (1882-1945) (figure 5), grâce à sa nouvelle méthode de coloration au carbonate d'argent révélant l'enroulement des prolongements cytoplasmiques autour de la myéline (figure 4A). En 1922, del Río-Hortega développa la comparaison qu'il avait faite entre les oligodendrocytes et les cellules de Schwann. S'il favorisait encore à ce stade l'idée que la myéline était sécrétée par l'axone, la description par Jean Nageotte, successeur à la chaire de Ranvier au Collège de France, de fibres nerveuses amyéliniques centrales semblait lui suggérer que peut-être la présence de la myéline était corrélée à la présence d'oligodendrocytes. Le jeune neurochirurgien, Wilder Graves Penfield (1891-1976) qui travailla avec del Río-Hortega en 1924 avec sa technique, établit, comme pour les cellules de Schwann, que les oligodendrocytes apparaissaient au moment de la plus forte myélinisation. De plus Penfield mit en évidence des granules de sécrétion dans les oligodendrocytes, de sorte qu'il pouvait conclure qu'il était dorénavant probable que les oligodendrocytes aient un rôle dans l'élaboration ou l'entretien de la gaine de myéline (11). Ce qui fut amplement discuté dans un opus publié par del Río-Hortega en 1928 résumant un travail de plusieurs années centré sur les oligodendrocytes (12), cellules jamais vraiment acceptées par Ramón y Cajal (Prix Nobel de 1906 pour la théorie neuronale).

Mais les choses ne changèrent véritablement qu'avec l'introduction de la microscopie électronique. La première étape de cette aventure fut une observation d'Herbert Spencer Gasser (1888-1963), le célèbre neurophysiologiste, Prix Nobel de physiologie ou médecine de 1944 pour ses travaux des années 1920 sur la conduction nerveuse dans les axones à l'aide des nouveaux instruments oscillographiques. En 1952, au colloque du *Cold Spring Harbor Laboratory* sur le neurone, Gasser rapporta une observation au cours de la discussion qui suivit une conférence sur la conduction saltatoire, une nouvelle théorie électrophysiologique de la fonction de la gaine de myéline. Gasser avait observé une chose un peu surprenante dans son étude préliminaire de microscopie électronique sur les relations structurales entre l'axone et les cellules de Schwann dans des fibres non myélinisées. Il avait étudié précédemment des fibres amyéliniques par électrophysiologie et aussi en microscopie optique après une coloration à l'argent. Mais en 1952, Gasser informe les conférenciers qu'il a observé dans ses nouveaux clichés de microscopie électronique que « la gaine est nettement définie; les fibres (axones) y sont attachées par des ligaments d'une finesse extrême que j'ai décidé d'appeler mésaxones¹ ». Le concept de mésaxone de Gasser représente, lors du phénomène de myélinisation ou dans le cas d'une fibre sans myéline, la première invagination de la cellule de Schwann au fond de laquelle se loge l'axone qui semble relié à cette cellule par un petit filet qui est le repliement des parois opposées de l'invagination. Voici la description qu'en fait Jacques Taxi en 1959 : « dans les fibres de Remak², les neurites,

¹La page 17 explique en détails le concept de mésaxone.

²Les fibres à gaine de Schwann sans myéline des nerfs végétatifs.



parfaitement délimités par leur membrane plasmique, sont logés à l'intérieur du cytoplasme schwannien ; la membrane schwannienne invaginée entoure les neurites et forme un « mésaxone » entre la loge où ils siègent et la surface de la cellule de Schwann ». Dans sa description, Gasser se montra d'accord avec les descriptions antérieures de Jean Nageotte sur les fibres amyéliniques, tout en le suivant sur la nature syncytiales des cellules de Schwann et en concluant qu'elles constituaient une gaine à l'intérieur de laquelle la conduction nerveuse pouvait avoir lieu, contrairement aux fibres myélinisées.

La myéline est une structure en spirale merveilleusement efficace

La seconde étape de cette aventure se poursuit avec l'observation des mésaxones des cellules de Schwann à différents stades d'enroulement en microscopie électronique. Ce fut la découverte de la neuropathologiste Betty Geren (née en 1922, figure 5), une femme médecin chercheuse post-doctorale de Francis Otto Schmitt (1903-1995) du MIT, fondateur de Neuroscience Research Program, et biophysicien pionnier du système nerveux ayant établi la structure moléculaire de la myéline en lumière polarisée et aux rayons X. Anne Boullerne a interviewé Betty Geren qui a confié qu'au MIT elle recevait de temps à autre la visite de Gasser, notamment en 1952, qui lui parlait de son concept de mésaxone. Une année plus tard, alors qu'elle attendait que son microscope refroidisse à deux heures du matin, elle eut un déclic. Elle rassembla rapidement ses clichés de nerf sciatique de poulet, et subitement elle « vit » le mésaxone à différents endroits, à des degrés d'enroulements divers. Elle « vit » alors littéralement le mésaxone s'enrouler autour de l'axone (figure 4B), à la manière de Louis Ranvier contemplant un bon feu pour « voir » ce qui pouvait ressortir de beaucoup d'observations microscopiques. Pour Anne Boullerne, l'article de Betty Geren (13) est le plus important du XX^e siècle sur la myéline pour ses implications pathologiques. Par exemple Geren discutait un mécanisme possible de compaction de la gaine avec extrusion du cytoplasme des plis de la cellule de Schwann. Mais malgré les félicitations et le soutien actif de Gasser, Prix Nobel, son article ne fut considéré que comme une simple hypothèse, peut-être aussi en raison du fait qu'il était celui d'une jeune chercheuse, comme on le vit trop souvent.

Son travail fut d'ailleurs confirmé par un homme et diffusé avec plus de succès. Ce fut un autre étudiant de F.O. Schmitt, le biophysicien James David Robertson (1922-1995), qui testa, à l'université du Kansas, l'hypothèse de Geren et démontra que la myéline a bien la forme d'une spirale à l'intérieur du cytoplasme de la cellule de Schwann. Cette démonstration fut plus difficile dans le système nerveux central en raison de difficultés techniques de fixation et de coloration des échantillons. Ce qui amena par exemple Eduardo D. P. de Robertis (1913-1988) à penser que la myéline était bien fabriquée dans les oligodendrocytes, mais avec une disposition en couches concentriques (14). Ce furent finalement Richard Paul Bunge (1932-1996) et son épouse Mary Bartlett

Bunge (née en 1941) de l'université Columbia de New York qui démontrèrent cette organisation en spirale (1962) (15) après la publication antérieure du modèle de myélinisation centrale (1961) (16) (figure 6).

Quant aux fonctions de la gaine de myéline, les théories saltatoires se multiplièrent durant les années 1950 jusqu'à ce que l'on puisse visualiser en imagerie cellulaire et patch-clamp le site d'initiation du potentiel d'action qui est le premier nœud de Ranvier dans la cellule de Purkinje, du moins dans certaines conditions. Aujourd'hui l'étude approfondie des régions paranodales a ouvert un autre monde en pleine construction, en lien avec les études de certaines pathologies.

Jean-Gael.Barbara@upmc.fr
ABoullerne@uic.edu

RÉFÉRENCES

- (1) Vesalius, A. (1543). De Humani Corporis Fabrica Libri Septem, Basel, Johannes Oporinus.
- (2) Remak, R. (1838). Observationes Anatomicae et Microscopicae de Systematis Nervosi Structura, Berlin, Dissertation.
- (3) Barbara, J.G. (2005). Les étranglements annulaires de Louis Ranvier. Lettre des Neurosciences 28, 3-6.
- (4) Ranvier, L. (1872). Recherches sur l'histologie et la physiologie des nerfs. Arch Physiol Norm Pathol 4, 129-149.
- (5) Barbara, J.G. (2007). Louis Ranvier (1835-1922): the contribution of microscopy to physiology, and the renewal of French general anatomy. J Hist Neurosci 16, 413-431.
- (6) Boullerne, A.I. (2011). Neurophysiology to neuroanatomy: The transition from Claude Bernard to Louis Antoine Ranvier. Arch Ital Biol 149 (Suppl. 4) 38-46.
- (7) Ranvier, L. (1878). Leçons sur l'Histologie du Système nerveux. Paris, Librairie Savy.
- (8) Barbara, J.G. (2010). La naissance du neurone. Paris, Vrin, Collection Mathesis.
- (9) Boullerne, A.I. (2016). The history of myelin. Exp Neurol 283, 431-445.
- (10) Ramón y Cajal, S. (1912). El aparato endocelular de Golgi de la célula de Schwann y algunas observaciones sobre la estructura de los tubos nerviosos. Trabajos del Laboratorio de Investigaciones Biológicas de la Universidad de Madrid 10, 221-246.
- (11) Penfield, W. (1924). Oligodendroglia and its relation to classical neuroglia. Brain 47, 430-452.
- (12) del Río-Hortega, P. (1928). Tercera aportación al conocimiento morfológico e interpretación funcional de la oligodendroglía. Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural 14, 5-122.
- (13) Geren, B.B. (1954). The formation from the Schwann cell surface of myelin in the peripheral nerves of chick embryos. Exp Cell Res 7, 558-562.
- (14) De Robertis, E., Gerschenfeld, H., Wald, F. (1958). Cellular mechanism of myelination in the central nervous system. J Biophys Biochem Cytol 4, 651-656.
- (15) Bunge, M.B., Bunge, R.P., Pappas, G.D. (1962). Electron microscopic demonstration of connections between glia and myelin sheaths in the developing mammalian central nervous system. J Cell Biol 12, 448-453.
- (16) Bunge, M.B., Bunge, R.P., Ris, H. (1961). Ultrastructural study of remyelination in an experimental lesion in adult cat spinal cord. J Biophys Biochem Cytol (J Cell Biol) 10, 67-94.

Hervé Chneiweiss

Notre Cerveau
Un voyage scientifique et artistique des cellules aux émotions

Éditions Iconoclaste

