

# La physiologie : vers une nouvelle interdisciplinarité ?

Jean-Gaël Barbara

► **To cite this version:**

Jean-Gaël Barbara. La physiologie : vers une nouvelle interdisciplinarité ?. La vie, et alors ?, 2013.  
halshs-03090909

**HAL Id: halshs-03090909**

**<https://halshs.archives-ouvertes.fr/halshs-03090909>**

Submitted on 30 Dec 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.

# La physiologie : vers une nouvelle interdisciplinarité ?

Jean-Gaël Barbara

L'histoire de la physiologie montre que cette discipline a connu une période de longue gestation, avant le XIX<sup>e</sup> siècle, suivie d'une période de différenciation disciplinaire aux XIX<sup>e</sup> et XX<sup>e</sup> siècles, puis finalement un phénomène de dissolution et de recombinaison dans d'autres disciplines, comme les neurosciences ou l'immunologie à l'heure actuelle, pour réapparaître comme science des totalités biologiques et synthèse des capacités du vivant à vivre et à résister aux pathologies. Elle n'exclut finalement du champ de la biologie que la reproduction, l'embryologie, la génétique et les sciences de l'évolution, même si leurs mécanismes intimes sont véritablement *physiologiques*.

Si la catégorie historiographique d'« histoire de la physiologie » a jadis été polarisée sur l'essor de la physiologie expérimentale, jusqu'à la médecine expérimentale de Claude Bernard, cela n'en représente pourtant qu'un aspect, même s'il est central, et en quelque sorte référentiel. Ceci reste vrai quels que soient d'ailleurs les efforts pour en diversifier son histoire. Cependant, l'approche physiologique est beaucoup plus ancienne et fondamentale, porteuse de possibilités de recherche qui certes ont été celles du passé, mais qui sont encore celles du présent et du futur.

En réalité, il faut dissocier, dans la construction de la physiologie comme science, la constitution d'une « discipline » de l'élaboration progressive de ses pratiques et de ses ancrages théoriques, depuis l'Antiquité, et dans ses différents contextes historiques. Car la décision de faire commencer la *physiologie* par les premiers usages latins du terme *physiologia* supposerait de façon unilatérale qu'il s'agirait d'une discipline médicale aristotélicienne<sup>1</sup> – celle par exemple de Jean Fernel au XVI<sup>e</sup> siècle – sans tenir compte des démarches antérieures, physiologiques dans leur esprit, pourtant plus directement ancrées dans une pratique de la vivisection. Pour l'historien, toute démarche médicale ou biologique est *physiologique*, si elle entend expliquer théoriquement, avec ou sans recours à l'expérience ou à l'expérimentation, les fonctions de l'organisme animal, et de l'homme, par des interactions entre des parties supposées plus ou moins objectivées, jusqu'à atteindre des explications plausibles.

L'« histoire de la physiologie » devient dès lors synonyme de la partie de l'histoire de la médecine qui exclut temporairement la pathologie. Néanmoins cette exclusion ne peut être ni totale, ni définitive, car la physiologie naît parfois de l'observation d'un phénomène pathologique, ou bien en crée un, par exemple en pratiquant l'ablation d'un organe. Ces deux démarches ont toujours en réalité progressé de conserve, l'une prenant transitoirement le pas sur l'autre, selon les problèmes abordés. L'histoire *des physiologies* est donc une histoire des explications médicales et biologiques du vivant dans laquelle on distingue les pratiques et les contenus théoriques, les continuités et les ruptures dans la dynamique des disciplines au fil des siècles. Mais dans la présentation qui suivra, il sera fait une place plus importante aux approches générales, en tenant compte du contexte des évolutions des disciplines (anatomie, chirurgie, physiologie, pathologie), sans entrer réellement dans les contenus des doctrines qui sont beaucoup moins éclairantes pour le présent et le projet physiologique actuel.

## 1. Antiquité-Renaissance, un même élan

Les physiologies ont indéniablement leur commencement dans l'art médical le plus ancien, en Égypte, dont certains papyrus décrivent des relations anatomiques et fonctionnelles entre organes, ou dans la vallée de l'Indus, le tout dans un cadre qui nous paraît à la fois rationnel et mêlé de magie,

---

<sup>1</sup> C'est-à-dire appartenant à la scolastique médiévale pour laquelle la physiologie demeure une branche de la médecine proche de l'anatomie, mais en intégrant un raisonnement téléologique sur la composition des parties et les fonctions du tout, par exemple à la manière de Galien.

qui vise à la fois des thérapeutiques empiriques et l'explication plus ou moins rationnelle et religieuse des fonctions du corps humain. En Grèce, chez les philosophes présocratiques, les textes courants relatifs à la *Physique* – à l'étude de la nature en général – décrivent certains principes sortant du cadre classique imposé par la religion. L'homme y apparaît comme étant soumis aux mêmes lois que celles de la nature, dont les éléments sont en équilibre ou en opposition, comme pour la théorie des humeurs d'Hippocrate.

De même que les textes antérieurs, le corpus hippocratique est bien davantage qu'un ensemble de doctrines. On y trouve les premières descriptions d'expériences provoquées sur l'animal. Le texte intitulé *De la maladie sacrée* décrit l'ouverture du cerveau d'une chèvre atteinte d'épilepsie, dans le but de vérifier l'excès de phlegme (l'une des quatre humeurs d'Hippocrate) et la forte odeur, présentés comme causes du trouble qu'on croit alors d'origine divine. Cette expérience n'est plus une simple observation passive collectée directement ou indirectement, mais elle est réalisée à un moment donné, sur un animal dans une condition particulière, avec l'idée d'une transposition du schéma explicatif chez l'homme. Cette expérimentation antique est parfois quantitative (le rythme du pouls : Hérophile ; la perte d'eau par perspiration : Erasistrate) ; elle se développe en particulier dans l'école de médecine d'Alexandrie au III<sup>e</sup> siècle avant J.-C. (Erasistrate et Hérophile sont des grands acteurs de l'école alexandrine de cette époque) et appartient sans conteste à une physiologie.

Les idées d'Erasistrate et d'Hérophile, telles qu'elles apparaissent dans les écrits de Claude Galien, médecin établi à Rome au II<sup>e</sup> siècle après J.-C., concernent une étude physiologique distinguant la « *connaissance des choses qui concernent la santé* » (chez le sujet sain) de celle concernant la maladie (chez le sujet malade) et les choses « *neutres* ». Ces acquis sont sans nul doute associés à l'usage systématique de la dissection, notamment humaine, et de la vivisection. La distinction des approches anatomique et physiologique est nettement perceptible, conduisant inévitablement à la tentation de la déduction anatomique des fonctions : la fonction est devinée par l'inspection de la forme de l'organe qui l'exerce. Hérophile se place par exemple du côté d'Hippocrate, contre Aristote, pour placer l'intellect dans le cerveau, tandis qu'Erasistrate corréle le nombre des circonvolutions du cortex des animaux à leur intelligence, en proposant une distinction fonctionnelle entre les nerfs moteurs et sensitifs. Le principe de la déduction anatomique est systématisé par Galien dans ses observations anatomiques relatives à la fonction des organes. Mais certaines fonctions sont directement prouvées, ou vérifiées dans le cadre d'une conception théorique *a priori* par des expériences de vivisection – sur le système nerveux, les vaisseaux et le cœur – qui constituent un art remis en valeur, systématisé et dépassé seulement au XIX<sup>e</sup> siècle. Ainsi, les expériences de section étagée de la moelle avec la description des pertes progressives de sensibilité et de motricité des différents membres ne seront reproduites qu'à partir de la Renaissance.

Au cours de cette période, la connaissance anatomique progresse par des dissections de corps humains qui remettent en cause certaines observations de Galien extrapolées de l'animal à l'homme. Ces observations sont réalisées par des maîtres lettrés et, comme Vésale, en même temps doués d'une pratique sûre de vivisection animale. Mais la vivisection se borne le plus souvent à reproduire les expériences de Galien, en pointant parfois certaines de leurs contradictions. Pour ces expériences, aucune appréciation historique générale n'est aisée, car elles ne permettent parfois pas d'obtenir une réponse claire aux questions posées. L'expérience de vivisection relative à la démonstration de la pulsation autonome des artères a donné lieu à des résultats contradictoires, lorsqu'elle a été décrite par Galien, Vésale, puis Harvey, et jusque dans les années 1950, où elle a été répétée pour savoir qui disposait de la pratique la plus sûre. Cette histoire-là ne peut être jugée.

En réalité, cette période est celle d'une opposition très progressive à la doctrine d'Aristote, locale et assumée, sur des points particuliers de la physiologie, comme sur la question des mouvements du sang. Cependant, le terme *physiologia* apparaît au XVI<sup>e</sup> siècle dans certaines éditions de textes d'Aristote et dans l'ouvrage *Medicina* de Jean Fernel (1554) : *physiologiae. De partium corporis humani descriptione, liber primus. Quo doctrinae atque demonstrationis ordine ars medica constituenda sit*. Pour le philosophe des sciences Georges Canguilhem, ce texte est l'acte de

naissance de la physiologie en tant qu'étude des fonctions, antérieure à la pathologie. Toutefois, il reconnaîtra dans ses études ultérieures que, souvent, la pathologie est première, par exemple dans l'étude de la fonction de certaines glandes. En outre, l'acte de naissance de la physiologie est bien antérieur, comme nous l'avons souligné avec Hérophile. Même si le terme n'est pas présent, le concept n'en demeure pas moins évident. Retenons que le terme apparaît comme une branche de la médecine, même si Fernel ne méconnaît pas les progrès de l'anatomie, dont certains qu'il décrit ne sont pas même mentionnés dans la grande œuvre ultérieure de Vésale.

Pourtant, certains auteurs travaillent également dans un contexte néoplatonicien en replaçant la pratique de la dissection au premier plan, dans un esprit de déduction anatomique galénique rénové. Léonard de Vinci se place dans cette voie par ses recherches sur la mécanique des valvules du cœur humain qu'il dessine, dont il réalise des moulages en cire et dont il décrit la fonction de barrage aux mouvements contraires du sang dans les oreillettes et les artères.

La pratique physiologique concerne également les ablations d'organes, dont celles réalisées dans un contexte non médical (castration), pour ôter certaines tumeurs, ou dans un but expérimental (ablation de la rate). Dans tous ces cas, depuis Galien jusqu'à la Renaissance, la fonction de l'organe retiré est déduite des observations cliniques.

Dans cette période antérieure à la révolution scientifique, l'approche de la physiologie expérimentale est en place. Elle est cultivée de manière très diverse dans les différentes universités par une pratique de la vivisection qui appartient au cours magistral d'anatomie et dont le but est la connaissance des fonctions des parties naturelles du corps dans leur état de santé. La connaissance physiologique prospère surtout par les progrès de l'anatomie, par la déduction anatomique de Galien, associée à l'examen critique des doctrines antiques, parmi lesquelles celles d'Aristote demeurent centrales.

## **2. Anatomie, physiologie et physiologie expérimentale aux XVII<sup>e</sup> et XVIII<sup>e</sup> siècles**

Que se passe-t-il au XVII<sup>e</sup> siècle ? Certains historiens ne voient au cours de cette période qu'une progression des connaissances anatomiques et physiologiques en dialogue constant avec la doctrine aristotélicienne et la pensée galénique, même si elles s'en éloignent graduellement sur certains thèmes. Dans ce cas, peut-on parler de révolution scientifique dans ce domaine, malgré la mise en pratique des recommandations de Francis Bacon, l'exemple de Galilée dans la quantification et la mise en équation de la nature, et un rationalisme mécaniste émergent ?

De ce point de vue, les physiologies du XVII<sup>e</sup> siècle offrent nombre de paradoxes à l'historien. Malgré une continuité des thèmes et des pratiques, un tournant s'amorce. L'historien de la médecine Mirko Grmek le situe vers 1650-1660, parce que Galilée, Santorio, Harvey, Descartes, von Helmont ayant disparu, leurs messages, leurs nouvelles mesures, leurs théories physiques et chimiques offrent aux plus jeunes générations la possibilité de nouvelles recherches, dans lesquelles s'associent aux approches physiques et chimiques des concepts qui ne sont plus simplement ceux de la mécanique, des ferments, des gaz ou des liquides. Les conceptions sur la chaleur animale ou celles sur les propriétés d'irritabilité de la « fibre vivante » donnent naissance à de nouvelles entités anatomiques et physiologiques. C'est bien là que naît le paradoxe du siècle, car un écart demeure entre les possibilités d'objectivation de la recherche expérimentale en voie de constitution et la création théorique. Cette tension se dissipe chez certains auteurs, comme l'anatomiste danois Nicolas Sténon, du fait d'une plus grande circonspection dans l'élaboration théorique, de démarches anatomiques plus descriptives et d'approches physiologiques plus empiriques. Tandis que d'autres se laissent aller, à l'exemple de René Descartes, aux spéculations *a posteriori* les plus simples, les plus rationnelles, parfois les plus brillantes, mais souvent jugées après lui excentriques.

Une première période du XVII<sup>e</sup> siècle se caractérise par l'assimilation des acquisitions centrales des sciences de la nature (Galilée), par les travaux de Harvey sur la circulation du sang par anatomie et vivisection, par la découverte d'Aselli des vaisseaux lymphatiques, par la médecine et la physiologie

quantitative de Santorio, par l'approche chimique du vivant de van Helmont et par les conceptions mécanistes du vivant de Descartes.

L'essor des sociétés, des académies – les premières sociétés en Italie, la Royal Society, l'Académie des sciences à Paris – et des universités de médecine permettent d'étendre ces premiers acquis méthodologiques et théoriques en favorisant la coopération des savants, l'expérimentation, l'acquisition et la construction de nouveaux instruments, la diffusion des résultats dans un contexte général de paix après la fin des guerres de religion, l'essor du commerce et les grandes découvertes. Ce contexte est favorable aux recherches physiologiques qui désormais sont entreprises non seulement par des médecins, mais aussi par des savants formés à la physique et aux mathématiques dans un esprit cartésien, au sein de laboratoires financés en France par le roi et souvent lors de démonstrations publiques. Par ailleurs, les conceptions de Paracelse et de van Helmont aboutissent à des expérimentations physiologiques grâce aux méthodes de la chimie développées par exemple par Franciscus de le Boë Sylvius.

Les recherches de vivisection reçoivent une grande impulsion des travaux de Harvey. Descartes lui-même, puis ultérieurement les milieux cartésiens, adoptent, au moins dans ses grands principes, sa théorie sur la circulation du sang. Dans ce contexte se développent les recherches sur les vaisseaux lymphatiques d'Aselli, de Thomas Bartholinus et de Jean Pecquet. Ces travaux contredisent les schémas galéniques du mouvement du sang et des aliments dans le corps humain et sont de ce fait remis en question par les professeurs de l'université de Paris.

Ces vivisections et expérimentations physiologiques se développent sur le modèle galiléen des recherches quantitatives de Santorio, par l'emploi d'instruments de la physique, comme la pompe à vide de Robert Boyle, utilisée dans l'étude de la respiration, et le thermomètre qui permet de réfuter plusieurs des conceptions de Galien sur la chaleur, son origine et sa diffusion dans le corps humain.

Certaines recherches sur les mouvements du corps humain sont réalisées dans cet esprit, comme précédemment les travaux de Léonard de Vinci ou de Galilée lui-même. C'est dans un esprit cartésien et avec une rigueur géométrique que Giovanni Borelli ou Charles Perrault expliquent les mécanismes du mouvement par le jeu des contractions musculaires et de leurs effets sur les surfaces articulaires des os. Ces recherches sont suivies d'études de vivisection et de microscopie relatives aux éléments et aux propriétés des muscles par Francis Glisson et Georges Baglivi.

L'expérimentation quantitative à l'aide d'instruments, la vivisection et l'anatomie deviennent des approches complémentaires pratiquées dans un même laboratoire. La vivisection, encore considérée comme une approche de l'anatomie, est pratiquée non seulement par des médecins – le Montpelliérain Vieussens (ablation du cerveau ou du cervelet) – mais aussi par l'architecte et anatomiste Charles Perrault (expériences de transfusion), le physicien Robert Boyle ou l'anatomiste Sténon.

Cependant l'anatomie demeure la discipline centrale. Ses progrès et l'essor de son enseignement dans les universités de médecine, ainsi que la construction de théâtres anatomiques, maintiennent une physiologie encore basée sur la déduction anatomique, en lien avec la médecine, dans un esprit souvent mécaniste.

L'anatomie devient elle-même expérimentale en développant ses propres procédés de révélation des formes par des injections (Frederik Ruysch) et par la microscopie (Antony van Leeuwenhoek, Robert Hooke). Elle peut ainsi développer une approche dynamique d'esprit physiologique et interagir avec les conceptions émanant de la vivisection, par exemple lorsque Malpighi découvre les capillaires sanguins et discute leur rôle dans la circulation sanguine.

Toutes ces approches tissent donc des relations entre elles. Le cadre unificateur qui les anticipe, les dirige et les explicite est double. Le premier est celui de l'*iatrophysique*, qui conçoit l'organisme par des interactions entre parties solides, y compris à l'échelle microscopique. L'expérimentation quantitative, l'anatomie, la microscopie et la vivisection permettent de proposer des modèles mécanistes des fonctions de l'organisme. Le second est l'*iatrochimie*, qui explique certaines fonctions par les propriétés chimiques des humeurs, comme les ferments de la digestion. Dans ce

nouvel ordre des sciences, Aristote et Galien n'ont plus la même position centrale qu'au siècle précédent. Même si la spéculation est souvent innocente et hardie, elle témoigne d'une volonté d'objectivation expérimentale des entités théoriques avec une rigueur qui ne peut toutefois être atteinte par les moyens mis en œuvre dans les premiers laboratoires.

La fin du XVII<sup>e</sup> siècle est une période de systématisation des réflexions par les acquis de l'expérimentation, au cours de laquelle se développent des systèmes médicaux complexes dans le contexte des réformes de l'enseignement des nouvelles universités du nord de l'Europe (Leyde, Halle, Groningue). Des savants brillants, comme Hoffmann et Boerhaave, à la fois philosophes, médecins, anatomistes et physiologistes, enseignent leurs doctrines médicales qui empruntent leurs idées au mécanisme ambiant, aux théories de Newton, mais aussi aux observations microscopiques et aux nouveaux concepts de Glisson, Croone et Willis (comme celui de « fibre »). La constitution de ces systèmes médicaux n'empêche pas de nouvelles découvertes de la physiologie expérimentale, la discussion des faits, et les vives critiques sur les conceptions d'ensemble. En France, l'académicien Charles Perrault développe aussi bien ce « microstructuralisme mécaniste » qu'une conception animiste de force vitale.

En réaction contre ces conceptions jugées trop mécanistes par certains médecins, d'autres interprétations du vivant s'appuient sur des « forces vitales » à l'image de la gravitation universelle de Newton. Mais ces forces sont considérées comme spécifiques de la vie, car certains phénomènes physiologiques, comme les sécrétions, ne semblent pas se satisfaire d'une explication purement mécaniste. Le médecin Stahl interprète ainsi l'irritabilité de la fibre de Glisson au point d'en faire une propriété centrale à l'origine de tout mouvement, proche de l'âme elle-même. Cette doctrine vitaliste est accueillie favorablement à la faculté de médecine de Montpellier, où elle est défendue et développée par Boissier de Sauvages et Bordeu qui adoptent une approche expérimentale en faisant preuve d'une certaine ouverture qui s'écarte d'un esprit de système.

Les physiologies ne sont plus au temps des oppositions doctrinales frontales. Les différents courants mènent tous à l'observation systématique, à la clinique, à l'expérimentation animale, aussi bien chez les émules de Stahl que chez les élèves de Boerhaave, Whytt, Gaub, Haller et Cullen. Mais ce sont particulièrement les travaux de Haller qui instaurent un grand programme de recherche fondé sur une pratique physiologique autonome et systématique. Cette physiologie ne rompt pas avec la médecine, mais elle devient un objet de recherche chez des praticiens plus spécialisés, tout en conservant des liens forts avec l'anatomie, l'anatomopathologie et la clinique. Haller réalise cette mutation de la physiologie comme science en s'appuyant sur le concept d'« irritabilité » de tout organe sur des normes purement expérimentales : un tissu est « irritable » si sa stimulation mécanique, chimique ou électrique produit chez l'animal un mouvement. Il ne s'agit plus d'une force vitale conçue uniquement de manière théorique, mais d'une propriété à rechercher dans les moindres détails des corps vivants. Si la stimulation d'une partie provoque, non un mouvement, mais une sensation chez l'animal, alors cette région est douée de « sensibilité ». Cette catégorisation de propriétés physiologiques à l'échelle de l'organisme instaure des types de rapports constants et classificatoires entre les parties et le tout. Elle subsume beaucoup d'observations antérieures, les rassemble et dévoile toutes celles qui n'ont pas été encore réalisées. De plus, cette expérimentation indique des liens possibles entre les propriétés vitales, des paramètres physiques et chimiques, mais aussi les phénomènes psychiques de la volition. C'est finalement un rapprochement qui se dessine entre la recherche expérimentale en physiologie et toute la philosophie naturelle.

La physiologie de Haller a été très critiquée en Europe, particulièrement en France, parce que sa terminologie était sujette à différentes interprétations, mais aussi parce que la dissection, plus ou moins soignée, précédant la stimulation, n'était pas sans effet sur le résultat expérimental. Il était ainsi possible de rassembler rapidement des résultats contradictoires en l'absence d'une technique de vivisection sûre. Toutefois, les polémiques autour de ce type d'expérimentation et son adoption finalement générale contribuèrent à rassembler cette pratique physiologique autour d'une discipline en voie de constitution, la *physiologie expérimentale*.

Cette nouvelle approche expérimentale s'appuie nécessairement sur les progrès de l'anatomie, puisque les distinctions topographiques d'une sensibilité et d'une irritabilité des parties du corps requièrent une dissection minutieuse et une localisation précise de la stimulation. Aussi ne doit-on pas s'étonner si Haller était un éminent anatomiste, s'il définit la physiologie comme une anatomie *animée*, et si certains de ses émules anatomistes, comme Vicq d'Azyr, pratiquaient la méthode hallérienne de vivisection. La physiologie dialogue constamment avec l'anatomie, avec les travaux des anatomistes-physiologistes Valsalva, Santorini, Morgagni, Winslow, Albinus, Camper, Monro, Hunter, ou von Soemmering.

Or, au XVIII<sup>e</sup> siècle, les progrès de l'anatomie sont dus dans une certaine mesure à l'essor du nouvel enseignement autonome de chirurgie, notamment en France à partir de 1724. L'enseignement de l'anatomie se consolide également dans les universités de médecine par des démonstrations plus nombreuses dans les théâtres anatomiques. Cette pratique anatomique et chirurgicale est directement utilisée en physiologie pour les expériences délicates d'ablations d'organes réussies avec succès à la fin du XVII<sup>e</sup> siècle par Giuseppe Zambecari. Le médecin militaire français Pourfour du Petit réussit la première extirpation du cervelet chez un chien maintenu en vie durant six jours (1710). Or ces expériences sont cruciales pour tester des hypothèses énoncées dans l'Antiquité. Pourfour du Petit peut ainsi réfuter Galien pour qui le cervelet avait un rôle dans la sensation. Ces expériences de vivisection sont également réalisées par la tradition médicale italienne de Padoue par Valsalva et son élève Morgagni, dans un cadre d'étude anatomopathologique. La vivisection est également centrale dans l'étude du système nerveux, et notamment pour celle du concept de réflexe, par Whytt, Astruc, Unzer, Prochaska et Haller. Elle l'est aussi de façon générale dans les expériences hallériennes de stimulation pratiquées par des chirurgiens comme Lorry et La Peyronnie. Car si la dissection d'une partie d'un animal vivant est grossière, il est possible de juger insensible une partie sensible et vice versa.

La physiologie progresse également chez les savants physiciens abordant l'étude du vivant de manière quantitative par la mise au point de différents instruments nouveaux ou de procédés ingénieux. Des données quantitatives sont recueillies sur la circulation du sang par Stephen Hales. Une première approche de la mesure de la pression sanguine dans une artère consiste simplement à la sectionner et à mesurer la hauteur du jet de sang. Au sujet de la controverse du mécanisme de la digestion, seulement mécanique ou seulement chimique, Réaumur utilise des aliments enfermés dans des tubes métalliques pour les soustraire à l'action mécanique de l'estomac et observe une digestion chimique après circulation de ces tubes dans l'appareil digestif d'un oiseau. La théorie mécaniste de Borelli est ainsi en partie réfutée. L'emploi de l'électricité en physiologie est adopté, à la frontière entre la physiologie de Haller et la physique. On teste par le fer « électrifié » la sensibilité d'animaux fraîchement tués comme le font Caldani, Fontana ou van den Bosch. Enfin, des approches chimiques quantitatives permettent d'étudier le phénomène de la respiration animale et végétale.

### **3. L'essor de la physiologie expérimentale comme discipline au XIX<sup>e</sup> siècle**

Après l'essor du programme de Haller, différentes approches concurrentes revendiquent l'analyse de la fonction des organes. Il s'agit principalement de l'anatomie comparée (zoologie) et de l'anatomopathologie. Dans les deux cas, on préfère à l'expérimentation animale l'observation sur l'organisme sain ou malade, mais conservé intact. Les partisans de ces approches revendiquent également un rapprochement de l'anatomie et de la physiologie, mais il est implicitement plus proche de la description anatomique que de la vivisection parfois sévèrement critiquée.

Au tournant du siècle, les travaux de Bichat se situent dans cette orientation anatomopathologique, sensible à l'expérimentation hallérienne, mais forgeant des concepts surtout anatomiques. Pour l'anatomie comparée, Cuvier et de Blainville revendiquent la possibilité de décrire les fonctions. Auguste Comte fera la synthèse de ces idées pour placer l'expérimentation en second plan dans cette conception théorique de la physiologie comme analyse fonctionnelle déduite de la morphologie.

En médecine, la situation est plus complexe. Le médecin de Montpellier Lordat recommande la vivisection aux étudiants tout en les gardant de pratiquer cet art si leur intérêt se limite à une sorte de voyeurisme pour observer l'intérieur des corps vivants. Dans tous les cas, l'anatomie est une connaissance première, car point de physiologie sans elle. La facilité du programme de Haller a eu pour conséquence une efflorescence d'expérimentations dont certaines se sont éloignées d'une certaine rigueur anatomique. L'anatomiste Gall critique cette méconnaissance de l'anatomie chez certains praticiens de la physiologie. C'est la raison pour laquelle, selon lui, l'expérimentation animale donne tant de résultats si contradictoires.

Gall n'a pas tort. Mais le physiologiste expérimentaliste Magendie a une tout autre explication. C'est qu'au contraire la physiologie est parfois pratiquée par des anatomistes ! De Blainville lui-même a d'ailleurs pratiqué la vivisection et la stimulation hallérienne. Pour Magendie, ces anatomistes ne savent pas s'y prendre sur un corps vivant ou ils sont parfois malhabiles, ou encore ils cumulent à la fois ces deux défauts ! Comme il le prouvera par ses propres expériences, Magendie démontre que la vivisection peut donner des résultats reproductibles et fondamentaux si elle est pratiquée avec minutie. Mais cet art est d'abord celui des médecins et des chirurgiens, particulièrement des chirurgiens militaires opérant rapidement avec précision et sans état d'âme, tel Larrey représenté œuvrant ainsi sur les champs de bataille.

Au cours des années 1820-1830, une communauté de physiologistes vivisectionnistes voit le jour en Europe. Les chercheurs se consacrent à des études circonscrites et systématiques sur les lésions et ablations de certains organes, en contrôlant les conditions de l'animal. Par exemple, Flourens reproduit sur le pigeon les expériences d'ablation du cervelet de l'italien Rolando. Il arrive à ôter entièrement l'encéphale d'un animal, dès lors dépourvu de toute sensation, mais maintenu en vie par une alimentation à la main. Legallois localise une région du bulbe où l'intrusion d'une fine aiguille tue l'animal instantanément par arrêt respiratoire. Ces succès sont spectaculaires et la physiologie expérimentale devient capable de contrôler le fonctionnement de l'organisme en vie, en annihilant certaines fonctions spécifiquement, tout en étant capable de conserver la vie.

Alors cette physiologie entra dans une confrontation radicale avec la conception comtienne de la physiologie héritée de Gall, en particulier au sujet du cerveau. Flourens s'amusait à ôter diverses parties du cortex d'un pigeon, mais l'animal n'en paraissait pas tellement affecté, au point que Flourens en déduisit que le cortex avait une fonction distribuée et qu'il était doué d'une certaine « équipotentialité ». Ceci remettait radicalement en cause la théorie des localisations des facultés cérébrales adoptée par les émules de Gall. En fait, Gall était proche de la vérité pour de mauvaises raisons et Flourens avait tort quoique sa démarche fut innovante. Mais la physiologie expérimentale revendiquait chaque jour de nouveaux résultats et s'instituait comme une discipline émancipée de l'anatomie, mais aussi de la médecine avec Flourens au Muséum et Magendie au Collège de France. Lorsque Claude Bernard créa la médecine expérimentale comme discipline physiologique réellement autonome, capable d'interpréter le phénomène pathologique comme déviation du normal, il revendiqua ce nouveau domaine en jugeant son maître Magendie empirique, comme l'avaient été les physiologistes du XVII<sup>e</sup> siècle, ôtant tel organe, incisant tel autre, et tirant parti de toute observation curieuse. L'historiographie contemporaine a su démêler les avancées de Bernard et son habileté à constituer par le discours une discipline forte, en proie à des attaques imprévisibles. Le manque d'objectivité dans l'analyse du succès de Bernard se fait surtout sentir chez les historiens peu scrupuleux glorifiant l'homme comme premier physiologiste. Une vision critique n'enlève pourtant presque rien de l'œuvre expérimentale de Bernard, ni à son épistémologie audacieuse, limpide, certes parfois critiquable aujourd'hui, mais d'une heuristique indéniable pour nombre de thèmes abordés avec succès à son époque.

La méthodologie générale de Bernard repose avant tout sur le présupposé de la limitation à découvrir les fonctions des organes par le seul examen de leurs structures. Dire que la définition des fonctions des organes appartient initialement à la physiologie, c'est démontrer que les techniques physico-chimiques sont centrales. C'est en mesurant la glycémie dans différents territoires sanguins que



Bernard en déduit la fonction de synthèse du glucose par le foie, et sa combustion dans les cellules de l'organisme. L'anatomie des éléments n'entre alors en jeu qu'en second temps pour expliquer comment la fonction est réalisée, et où elle peut être localisée. Néanmoins, cette méthode générale basée sur une physiologie à l'échelle de l'organisme atteint ses limites dès lors que les questions sont posées à l'échelle microscopique, comme au sujet du mode d'action du curare, entre le nerf moteur et le muscle, découvert par Vulpian. Dès lors, il convient de remettre en question un jugement parfois radical d'anciens physiologistes du siècle passé, selon lesquels Bernard est resté un sommet sans suite. La réalité est tout autre. Bernard a soutenu et a inspiré de nombreux physiologistes dont les travaux n'ont certes pas apporté de découvertes décisives sur ses propres thèmes de recherche, parce que ces hommes ont développé les nouveaux objets de recherche que les travaux du maître annonçaient. Les élèves de Bernard ont parachevé la révolution physiologique du XIX<sup>e</sup> siècle en faisant de cette discipline un ensemble complexe de sous-disciplines inspirées tantôt de nouvelles techniques instrumentales, tantôt par une spécialisation des sujets de recherche, et souvent, les deux à la fois.

Par exemple, Louis Ranvier, histologiste et élève de Bernard, a développé dans le contexte de la théorie cellulaire, alors attaquée dans les milieux médicaux français, une histologie réalisée sur des éléments dissociés vivants, dans un esprit physiologique. Il s'agissait par exemple de tester la perméabilité des gaines de myéline des fibres nerveuses vivantes par des colorants, ce qui permit à Ranvier de démontrer que l'étranglement annulaire qui porte à présent son nom – le nœud de Ranvier – était perméable et pouvait jouer un rôle dans la nutrition des fibres nerveuses. Ce type de travaux lui a permis de refonder l'anatomie générale de Bichat à l'échelle des éléments anatomiques microscopiques, dont Bernard souhaitait l'étude. Dès lors, l'anatomie générale de Ranvier comprenait l'étude dynamique des constituants cellulaires des tissus en tant que discipline centrale de la physiologie, mais aussi de la pathologie. Ce faisant, Ranvier prônait beaucoup plus radicalement que Bernard la théorie cellulaire reçue de Virchow, et se trouvait en contradiction avec le maître sur le thème de la déduction anatomique. À l'échelle microscopique, il est possible – dit Ranvier – de déduire certains aspects de la fonction des organes par l'analyse de leurs cellules, car des fibres musculaires dans les artères, le cœur ou la paroi intestinale annoncent toujours une certaine contractilité de l'organe.

Un autre élève de Bernard, Auguste Chauveau, vétérinaire et physiologiste lyonnais, travailla sur la régulation de la concentration sanguine de glucose – la glycémie – dans le sillage direct du maître, avant d'entreprendre en fin de carrière une étude exhaustive sur la topographie de la consommation du glucose dans l'organisme. Or ce domaine de recherche l'avait amené à contredire Bernard – le glucose est consommé par tous les organes et non pas seulement les poumons – et à fonder la bioénergétique française, c'est-à-dire l'étude thermodynamique des réactions métaboliques dans les tissus.

L'école française de physiologie comprend également Étienne-Jules Marey, célèbre pour ses expériences sur les mouvements animaux, Paul Bert, un élève plus direct de Bernard, connu pour ses expériences sur la respiration, notamment dans des caissons hyperbares, Arsène d'Arsonval et Charles-Emile François-Franck dans le domaine de l'électrophysiologie, ainsi que Charles Richet et sa découverte de l'anaphylaxie, une hypersensibilisation immunologique à une substance étrangère, qui lui valut un prix Nobel. Paul Broca découvre l'aire du langage chez l'homme qui permet de soutenir sur une base scientifique indéniable la théorie des localisations cérébrales des facultés. À cette époque, dans la seconde moitié du XIX<sup>e</sup> siècle, la physiologie française se développa institutionnellement en Sorbonne, au Muséum d'histoire naturelle, au Collège de France et à la Station physiologique du parc des Princes, dans les facultés de médecine, à l'École pratique des hautes études, à la Salpêtrière et dans les écoles vétérinaires.

Il est ainsi possible de retracer l'évolution des programmes de recherche des élèves et émules de Bernard en parallèle avec certaines évolutions disciplinaires qu'ils engagèrent, tout en conservant un même esprit, celui d'une physiologie instrumentale et quantitative, soucieuse de préserver un cadre

conceptuel souple qu'on a parfois qualifié de *néovitaliste*. Il s'agissait de préserver, dans les sciences du vivant, un domaine propre pour l'inconnu, en maintenant une idée de forces et de propriétés vitales non *a priori* réductibles aux connaissances physiques du moment.

Les évolutions disciplinaires de l'école de Bernard se développent dans trois directions méthodologiques principales, selon que la vivisection et l'anatomie sont associées soit aux méthodes physiques, soit aux méthodes chimiques, soit aux deux. Dans le premier groupe, citons l'électrophysiologie (domaine de la physiologie musculaire et nerveuse), la microscopie, la physique physiologique médicale. Dans le second, l'endocrinologie, les recherches sur la digestion et le sang. Pour le troisième, l'énergétique (l'étude chimique et physique de la contraction musculaire et des réactions intermédiaires), l'histologie (les premières formes d'histochemie, synthèse de nouveaux colorants spécifiques pour la microscopie).

À l'étranger, la physiologie se développa également par différenciations disciplinaires autour de figures importantes comme Johannes Müller en Allemagne, Michael Foster en Angleterre, Sechenov, Bechterev et Tarchanov en Russie, Dalton, Bowditch, Cannon et Cushing aux États-Unis. Toutefois, les tendances récentes de l'historiographie insistent davantage sur l'hétérogénéité de ces écoles que sur la diffusion d'un modèle unique établi à partir de l'œuvre de Claude Bernard. La place de la vivisection, prédominante en France, a été souvent limitée ailleurs par les mouvements antivivisectionnistes. Au Royaume-Uni, une conséquence en a été le développement d'une approche comparative favorisée par la théorie de l'évolution et l'étude des invertébrés. Par ailleurs, la place de l'innovation technologique dans le développement de nouveaux instruments, ainsi que la création de grands instituts de recherche et d'enseignement ont été variables en raison des investissements nationaux accordés, et particulièrement notoires en Allemagne.

Dans cette nation, l'école de physiologie a reçu une impulsion décisive par l'enseignement original de Johannes Müller rassemblé dans son *Handbuch der Physiologie des Menschen*. Ses élèves les plus remarquables furent ceux impliqués dans la fondation de la théorie cellulaire (Schwann, Virchow, Haeckel), et les physiologistes et psychologues expérimentalistes (électrophysiologie, énergétique, psychophysique), du Bois-Reymond, Helmholtz, Brücke. D'autres écoles furent, quant à elles, plus tournées vers les méthodes chimiques, dans les instituts de Carl Ludwig et Justus von Liebig. Dans la plupart des cas, ces centres de recherche ont maîtrisé les nouvelles technologies selon un modèle de développement économique qu'on a rapproché de la cité industrielle.

L'école britannique de Michael Foster se singularise particulièrement par ses approches chimiques de l'étude du système nerveux (Langley) et des sécrétions (endocrinologie de Bayliss et Starling). D'une manière plus générale, les physiologistes britanniques ont constitué une école unie, réceptive aux idées de Darwin et à la théorie cellulaire. Ils ont constitué leurs nouvelles disciplines physiologiques en associant plus étroitement, par rapport à d'autres pays, l'anatomie – notamment l'anatomie comparée et l'utilisation de modèles invertébrés – et l'histologie cellulaire, aussi bien dans les approches chimiques (biochimie, Frederick Gowland Hopkins), que physiques (études sur la contraction musculaire, Walter Gaskell). Aux États-Unis, Harvey Williams Cushing et Walter Cannon sont célèbres pour leurs travaux en endocrinologie et pour le concept d'homéostasie, la stabilité du milieu intérieur.

En revanche, la physiologie s'est progressivement écartée, en Allemagne et en France, du concept de cellule pour développer des programmes de recherche réductionnistes, si bien qu'on a pu parler d'une scission partielle entre l'anatomie et la physiologie, comme en témoigne la création des conférences de physiologie à la faculté de médecine de Paris.

Plus globalement une communauté internationale se crée grâce à l'organisation de congrès internationaux de physiologie, dont le premier se tient à Bâle en 1889 à la demande de l'école britannique de physiologie. Mais les physiologistes belges, Héger, Kronicker, Frédéricq, jouèrent un rôle fondamental dans la coordination des physiologistes français, britanniques et allemands. De nouvelles sociétés nationales se créèrent, comme la Physiological Society britannique en 1876, la American physiological Society en 1887 et la Deutsche Physiologische Gesellschaft en 1899. En

France, les physiologistes sont regroupés avec les anatomistes et avec certains médecins dans la Société de biologie créée en 1848. Elle comprend des membres étrangers comme le Prince Albert I<sup>er</sup> de Monaco, Ramón y Cajal, Golgi, Héger, Loeb, Pavlov, Schaeffer ou Waller. Au congrès de Cambridge (1898), il est décidé qu'Étienne-Jules Marey hébergerait une commission pour le contrôle des instruments graphiques de la physiologie dans un bâtiment de sa Station de physiologie du parc des Princes : l'Institut Marey. Les grands instituts de physiologie allemands deviennent des centres de référence où affluent les étudiants de l'Europe entière. En France, des laboratoires plus modestes se développent dans plusieurs institutions comme l'université de Paris, le Muséum, le Collège de France, l'École pratique des hautes études.

En parallèle, et dans ce mouvement d'internationalisation des études physiologiques, des journaux spécialisés sont fondés dont les *Archiv für die Physiologie* (1795), les *Archiv für Anatomie und Physiologie* (1828), le *Journal de physiologie expérimentale* (1821), les *Annales de médecine physiologique* (1822), *The London Physiological Journal* (1843), *The Journal of Physiology* (1878).

La révolution physiologique du XIX<sup>e</sup> siècle s'enracine dans un ensemble d'évolutions méthodologiques pratiques et conceptuelles. Comme pour la révolution du XVII<sup>e</sup> siècle, l'expérimentation quantitative, l'essor de nouveaux instruments, la constitution de larges communautés scientifiques y tiennent une large part. Mais l'instauration de cette discipline scientifique nécessite de revendiquer des découvertes, des méthodes et des programmes de recherche qui ne dépendent plus nécessairement et principalement des données morphologiques. En accord avec Canguilhem, c'est l'œuvre capitale de Claude Bernard d'avoir dépassé fondamentalement à la fois le cadre de la déduction anatomique et l'empirisme aveugle des quantifications d'indices physiologiques sans valeur. La clé pour sortir de ce chemin étroit fut la mesure de paramètres physiologiques dans les territoires de l'organisme par une approche topographique permettant l'interprétation des variations des paramètres physiologiques en fonction des lieux de mesure. C'est par une telle approche que Bernard mesure la glycémie dans différents territoires sanguins et découvre la fonction glycogénique du foie. Mais cette glycémie stationnaire ailleurs est la base de son concept de « milieu intérieur » stable, comme condition de la vie.

Dès lors le programme de la physiologie, c'est la découverte des fonctions de l'organisme et des organes par la variation des mesures et des conditions d'expérience par des mesures localisées chimiques et physiques. Mais le second caractère fondamental de cette révolution physiologique est l'adoption de la théorie cellulaire et l'interprétation des activités physiologiques par la mise en jeu de propriétés des cellules, selon une approche néovitaliste, mais associant de nouveaux procédés de mesure dans la lignée des travaux antérieurs de Bernard.

Même si la physiologie française s'est parfois quelque peu éloignée du concept de cellule et des propriétés cellulaires élémentaires, la physiologie britannique plus proche de l'anatomie, de l'anatomie comparée en particulier, a su créer une synthèse des approches biophysiques, biochimiques et de celles de l'histologie cellulaire dans la constitution de nouvelles approches, à l'instar de la physiologie nerveuse de Sherrington à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle.

#### **4. Les mutations de la physiologie au XX<sup>e</sup> siècle**

Comment évaluer la recherche physiologique au XX<sup>e</sup> siècle ? Des arguments multiples plaident en faveur d'une explosion des voies de recherche physiologique au tournant du XX<sup>e</sup> siècle jusqu'aux années 1930. Un survol des prix Nobel de physiologie ou médecine entre 1901 et 1950 indique qu'environ un tiers concernent des programmes de recherche non médicaux qui témoignent de l'envol des recherches en anatomie cellulaire (Ramón y Cajal, Golgi), biochimie cellulaire (Kossel), cultures cellulaires (Carrel), neurophysiologie (Sherrington, Adrian, Dale, Loewi, Erlanger, Gasser, Hess), physiologie des organes des sens (Gullstrand, Bárány), biochimie énergétique musculaire et respiratoire (Hill, Meyerhof, Warburg), des domaines qui font alors toute partie de la discipline unificatrice de la physiologie.

En France, une importante association des physiologistes de langue française est créée en 1926 pour fédérer la communauté francophone la plus large et pour rendre les physiologistes plus autonomes par rapport aux approches de la Société de biologie alors dominée par la médecine. Le rôle de l'association est de coordonner la recherche, mais surtout d'assurer le développement d'un enseignement de qualité pour la formation des chercheurs en physiologie. Cet état d'esprit indépendant de la physiologie, hérité de Claude Bernard, va perdurer en France jusque dans les années 1970, période à laquelle on s'exclame encore en écoutant un morphologiste étudier une synapse : « C'est de la physiologie ! » De la même manière que le biographe de Ranvier considérait l'histologiste comme un physiologiste.

À l'étranger, l'avènement de la biophysique américaine et de la neurophysiologie s'accompagne de la création de journaux célèbres, comme *The Journal of General Physiology* (1918) et *The Journal of Neurophysiology* (1938), et du soutien à la recherche de la Fondation Rockefeller, alors que Gasser dirige le Rockefeller Institute for Medical Research (1935-1953). La fondation est à l'origine du financement d'un réseau international de boursiers qui auront, en France comme ailleurs, une action décisive dans le développement de la recherche avec Louis Bugnard (directeur général de l'Institut national d'hygiène, INH), René Wurmser (Institut de biologie physico-chimique) et Alfred Fessard (Centre CNRS d'études de physiologie nerveuse et d'électrophysiologie).

La neurophysiologie se constitue à la fin des années 1920 et au cours des années 1930 par les recherches concertées de Sherrington, Adrian, puis Eccles, Gasser, Lloyd, Lorente de Nó. Elle est née du développement et de la rencontre d'un programme de recherche analytique et topographique des réflexes, dont les schémas explicatifs intègrent le concept de neurone, et les recherches électrophysiologiques des activités unitaires des fibres nerveuses. À la même époque, la physiologie des centres nerveux subit une véritable révolution avec la découverte et l'essor de l'électroencéphalographie et la course pour comprendre l'origine de ces fameuses ondes cérébrales.

Un autre immense domaine de la physiologie qui prend un essor considérable au XX<sup>e</sup> siècle, à la frontière entre biologie et médecine, est l'immunologie qui décentre son cadre théorique d'une vision purement biochimique, dans laquelle le concept de cellule disparaît, vers la conception de l'immunité cellulaire de Metchnikov. Cette conception initialement basée sur le pouvoir de phagocytose des globules blancs se développe au cours des premières décennies du XX<sup>e</sup> siècle.

Durant la première moitié du XX<sup>e</sup> siècle, la physiologie regroupe donc l'étude analytique des phénomènes du vivant qui rendent compte des fonctions fondamentales des organismes. Cette physiologie analytique peut paraître réductionniste, toutefois les physiologistes ont toujours été très prudents dans leurs démarches, en semblant toujours retenir la réserve de Claude Bernard, sensible au vitalisme de Bichat. Ainsi, Sherrington nous semble mécaniste dans sa physiologie de la moelle épinière, mais il demeure dualiste et réservé sur les fonctionnements du cerveau. Pavlov adapte la méthode physiologique à l'étude du comportement et aux conditionnements, mais ses concepts sont loin d'être tous objectivés par l'anatomie et la physiologie élémentaire, il conserve également une rationalité holiste sensible à la psychologie.

Ce qui caractérise finalement le mieux cette nouvelle physiologie très hétérogène dans ses programmes de recherche, c'est l'étroite association des mesures physico-chimiques et des vivisections, telle qu'elle se pratiquait au XIX<sup>e</sup> siècle, mais cette fois dans un cadre analytique où règne en maître le concept de cellule, faisant le lien entre une fonction nettement définie, délimitée dans les structures anatomiques, et les mécanismes physiologiques cellulaires élémentaires. C'est d'ailleurs une démarche similaire qui s'introduit en médecine avec la recherche d'étiologies cellulaires basées sur des observations histologiques fines associées aux observations cliniques (école de la Salpêtrière). En dehors de ce rationalisme, le cadre philosophique demeure souple, ouvert et souvent à l'écoute de la psychologie.

La Seconde Guerre mondiale constitue un tournant décisif pour les sciences physiologiques, avec une spécialisation accrue dans la formation des jeunes chercheurs qui vont alors massivement se former à l'étranger, et l'essor des nouvelles technologies comme l'ultracentrifugation, la microscopie

électronique, l'oscillographie cathodique ou encore les radio-isotopes. Ce mouvement se met en place à la fin des années 1940, mais les années 1950 voient une explosion des programmes de recherche, avec l'avènement de l'enregistrement intracellulaire des neurones, les premiers clichés de microscopie électronique des synapses, l'isolement par ultracentrifugation des organites dont les vésicules synaptiques, et les études par isotopes des mouvements ioniques du potentiel d'action à travers des perméabilités sélectives (les canaux ioniques). Un seuil dans les démarches réductionnistes est franchi qui fut souvent critiqué par certains biologistes et certains philosophes. Une autre révolution a lieu sur un plan politique et scientifique dans les rapports entre l'Occident et l'URSS, après la mort de Staline en 1953. Le monde scientifique russe s'ouvre massivement. En neurophysiologie, la France, et principalement l'école de Marseille, joue un rôle de pionnier dans le rapprochement scientifique Est-Ouest. La découverte des travaux russes sur le conditionnement pavlovien est une révélation pour les physiologistes occidentaux qui ont élaboré de nouveaux moyens d'exploration des neurones qu'ils peuvent maintenant appliquer à l'étude du comportement en mettant à profit la tradition scientifique russe. Ce contexte est également celui de la cybernétique qui peut alors pénétrer en URSS, alors qu'elle y avait été précédemment bannie en tant que science occidentale. Dans ce contexte, la France joue un rôle d'intermédiaire essentiel entre, d'une part, les chercheurs américains et britanniques, plus favorables à l'analogie simple cerveau-machine, et les chercheurs russes, dont certains, qualifiés *a posteriori* de précybernéticiens, ont développé des champs d'étude intégrée consacrés à l'analyse des mouvements, dans l'esprit d'une biologie théorique mathématique proche de celui de la cybernétique.

## 5. La physiologie au présent

Qu'est-ce que la physiologie aujourd'hui ? Il est à la fois simple et compliqué de répondre à cette question. D'une certaine manière, le projet de la physiologie est toujours présent, comme il est possible de le remarquer dans les encarts de la revue *Nature* consacrés à des nouveautés scientifiques qui ont trait à l'étude de l'appétit ou du sommeil. En ce sens, la physiologie est une interrogation éternelle sur les propriétés et fonctions de l'organisme expliquées par la biologie et la médecine.

D'une autre manière, on peut considérer que la physiologie n'existe plus, on parle alors de sa dissolution puisqu'elle n'a plus réellement d'existence en tant que discipline, même si l'IUPS (International Union for the Physiological Sciences) défend encore certains territoires de recherche, et si certains journaux de physiologie existent toujours (*The Journal of Physiology*).

En réalité, dans beaucoup d'institutions et de contextes très divers il n'est plus vraiment question de physiologie en tant que branche de recherche fondamentale nettement séparée de la médecine. Les sociétés s'occupant de physiologies digestive, pulmonaire, rénale sont des sociétés de médecins. Certaines sociétés physiologiques persistent cependant comme les sociétés de neurosciences et les sociétés d'immunologie. La taille et la complexité des communautés étudiant un certain domaine – un certain organe – sont corrélées au degré de complexité même du domaine – de l'organe étudié – si bien qu'il est aisé de comprendre pourquoi le système nerveux et le système immunitaire regroupent encore de vastes communautés de chercheurs non médecins. Dans ces deux cas, les recherches se concentrent sur les interactions cellulaires multiples, diversifiées et complexes, à tel point qu'elles ont été regroupées pendant longtemps dans une même commission du CNRS à présent dominée par les immunologistes. Cependant, comme pour les autres champs d'étude de la physiologie, ces deux ensembles disciplinaires fédératifs (immunologie et neurosciences) se concentrent aussi et désormais principalement sur des pathologies, si bien que la dissolution guette ces deux refuges de l'ancienne physiologie. Mais dans ces champs de recherche, la recherche fondamentale cellulaire et moléculaire a encore un bel avenir tant la multiplicité des niveaux d'intégration en jeu requiert la collaboration des cliniciens et des biologistes.

Que sont devenues les autres disciplines physiologiques ? Ces disciplines ont disparu comme elles avaient été créées, à savoir par spécialisation et divergence à partir d'une discipline centrée sur un

type de fonction, disparues par un mouvement inverse de convergence vers une même discipline. Par exemple, la physiologie est devenue au même moment électrophysiologie nerveuse, électrophysiologie cardiaque, électrophysiologie des centres nerveux, électrophysiologie des organes des sens, puis une discipline unifiée de la neurophysiologie (années 1930), de la neurobiologie (années 1960), des neurosciences (années 1970, 1980), et plus récemment encore des neurosciences cognitives – tirant parti des nouvelles techniques sophistiquées d'imagerie cérébrale – par des mouvements convergents associant progressivement des disciplines voisines comme la neuroanatomie, la neurohistochimie ou la neuroendocrinologie.

Une discipline ou une communauté de chercheurs se crée à un moment donné pour échanger des informations et constituer un nouveau champ de recherche centré sur de nouvelles questions ou de nouvelles techniques de manière très transitoire. Ainsi, l'essor des nouvelles techniques électrophysiologiques – permettant la mesure des activités électriques des neurones – a donné lieu au « Club des canaux ioniques » ; l'essor de la préparation des tranches vivantes de tissu nerveux étudiées par le patch clamp a donné lieu à la communauté encore plus restreinte du « Club des trancheurs » de l'ENS à la fin des années 1990. Mais une fois les techniques maîtrisées par tous, ces groupes disparaissent et leurs chercheurs s'identifient à d'autres groupes plus larges, comme la Société des neurosciences. Ainsi ont disparu en tant que disciplines la chimie physiologique, la physiologie physique, ou l'électrophysiologie.

Le projet physiologique est à présent l'étude des mécanismes élémentaires dans le but de comprendre les fonctions de l'organisme : c'est en fait la visée du rapprochement continu de la biologie cellulaire et moléculaire avec la biologie intégrative. S'il est redéfini par l'IUPS comme l'étude du « physiome » – les interactions élémentaires expliquant les fonctions de l'organisme – et s'il réapparaît comme une biologie des systèmes par une approche computationnelle, il est bien davantage une recherche expérimentale qui associe tous les efforts des chercheurs, dans toutes les disciplines actuelles. Il est redevenu une *vision des sciences*, comme il l'était à son commencement, par exemple lorsqu'Auguste Comte décrivait un rapprochement nécessaire entre l'anatomie et la physiologie, à l'aube d'une physiologie expérimentale qu'il ne favorisait pourtant pas. Le défaut de l'approche computationnelle envisagée comme une discipline définitive, arrivée à maturité selon la perspective comtienne positiviste désuète, c'est qu'elle ne construit l'inconnu qu'avec du connu, ou plutôt de l'incertain, tant les données biologiques quantitatives sont manquantes et non constantes d'un système à un autre. Cette approche ne subsume pas l'étendue du regard physiologique actuel.

Cette vision globale de la physiologie, c'est un regard étendu sur l'étude de l'homme en état de vie et de santé dans le cadre de sa propre existence, par exclusion seule de la génétique.

Une question demeure. Quelle est la place du concept de gène dans le projet physiologique ? Au cours des années 1930, les recherches de Richard B. Goldschmidt envisagent comment les gènes gouvernent par des actions de nature enzymatique les caractères au cours du développement embryonnaire, en mêlant les perspectives physiologiques et génétiques (*La Génétique physiologique*, 1938). La plupart des recherches physiologiques du XX<sup>e</sup> siècle n'ont eu que peu d'intérêt pour les gènes, alors que beaucoup de mécanismes physiologiques requièrent une expression génique différentielle. C'est par exemple l'étude de la plasticité synaptique à long terme pour laquelle on a pu mettre en évidence une mystérieuse phase requérant de nouvelles synthèses de protéines. Récemment, le projet total d'une physiologie par une approche computationnelle du physiome envisage d'intégrer ces mécanismes d'expression génique dans les mécanismes cellulaires et moléculaires. Ce souhait ne se limite pas à la biologie du développement envisagée par Goldschmidt, mais à toute la physiologie, si bien qu'on a pu parler d'un tournant génétique en physiologie. D'autre part, la généralisation des biotechnologies multiplie les possibilités de tester l'implication des régulations géniques dans les mécanismes physiologiques. Cette physiologie totale n'est dès lors plus simplement computationnelle, mais intégrative, car elle cherche à comprendre, à tous les niveaux d'organisation – y compris celui des gènes – les interactions moléculaires qui ont un sens dans la description des mécanismes impliqués dans une fonction particulière.

L'examen critique de la physiologie débouche donc naturellement sur son concept finalement le plus ambigu, celui de *fonction*. Comment définir une fonction ? Sans entrer réellement dans ce débat de philosophie de la biologie, sujet d'un article spécifique du présent ouvrage, disons que la définition de la fonction d'une structure anatomique donnée est rarement définitive ; elle est avant tout affaire de *vision*. Deux voies sont généralement distinguées. Il est possible de considérer la fonction comme permettant non pas simplement la vie de l'organisme, mais la pérennité de sa population, de sorte que la fonction d'un organe est définie par sa nécessité dans le maintien en vie de l'organisme et dans sa capacité à produire une descendance. Plus classiquement pour un physiologiste, la fonction d'un organe est ce qui permet à l'organisme de rester en vie en s'adaptant à des conditions variables de l'environnement, en considérant l'organisme comme un système en interaction avec un milieu ambiant. Dans les deux cas, néanmoins, ce qui importe dans la recherche des mécanismes est d'importer, dans les différents niveaux d'organisation du vivant, des chaînes de signification des fonctions aux échelles les plus élémentaires. Ainsi, des fonctions globales comme la respiration, la digestion ou la perception des formes sont-elles décomposées en fonctions partielles et locales : fixation de l'oxygène, digestion par les amylases salivaires, détection visuelle des bords par les contrastes au niveau rétinien. Mais toute approche physiologique de ce type part d'une fonction définie a priori, alors qu'il ne faut jamais oublier la leçon de Claude Bernard, celle selon laquelle la physiologie doit non seulement *expliquer* les fonctions, mais en *découvrir* de nouvelles, comme la synthèse hépatique du glucose. Or comment faire ces découvertes par une approche simple de biologie des systèmes, computationnelle, ou de biologie cellulaire et moléculaire ? De ce point de vue, la nouvelle physiologie intégrative, telle que certains l'appellent de leurs vœux – incluant également l'approche de la biologie des systèmes avec l'idée qu'un modèle intéressant interroge l'expérimentation de manière heuristique – est certainement l'approche qui a le mieux compris les tensions dynamiques de la recherche, non plus seulement physiologique, médicale ou pathologique, mais qui prend l'homme vivant intégralement comme objet inépuisable de découvertes.

## Bibliographie indicative

- R. Cadet, *L'Invention de la physiologie : 100 expériences historiques*, Belin, 2008.
- J.-G. Barbara, *La Naissance du neurone*, Vrin, 2010.
- J.-G. Barbara, *Le Paradigme neuronal*, Hermann, 2010.
- C. Bernard, *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*, Le Livre de Poche, rééd. 2008.
- M. Grmek, *La première révolution biologique*, Payot, 1990.
- G. Canguilhem, *La Connaissance de la vie*, Vrin, rééd. 2000.
- G. Canguilhem, *Études d'histoire et de philosophie des sciences*, Vrin, rééd. 1990.
- C. Debru, *Philosophie de l'inconnu. Le vivant et la recherche*, PUF, 1998.
- F. Duchesneau, *Les Modèles du vivant de Descartes à Leibniz*, Vrin, 2000.
- F. Duchesneau, *Genèse de la théorie cellulaire*, Vrin, 2000.
- J.-C. Dupont, *Histoire de la neurotransmission*, PUF, 1999.
- M. Grmek, *Le Chaudron de Médée. L'expérimentation sur le vivant dans l'Antiquité*, Empêcheurs de Penser en Rond, 1997.
- M. Grmek (dir.), *Histoire de la pensée médicale en Occident*, 3 volumes, Seuil, 1999.
- W. Harvey, *De motu cordis (de la circulation du sang)*, Christian Bourgois, 1991.