

# Senebier et le nouveau modèle d'analyse physiologique

François DUCHESNEAU\*

Ms. reçu le 29 avril 2010, accepté le 10 septembre 2010

## Abstract

**Senebier and the new style of physiological analysis.** – Jean Senebier played a significant part in the advent of general physiology which was later to frame up stepwise. This is made evident from a survey of the program of analytic means and goals that Senebier put forward for plant physiology. Thus he aimed at determining the laws that regulate physico-chemical exchanges throughout the manifold of vegetal organizations. Similar objectives prevailed in his attempt at theoretically expanding Spallanzani's achievements in animal physiology. In sum, he conceived of physiology as a general discipline that should focus on the elementary properties and operations of organized beings interacting with various factors of their external environment. Based on observation and experiment, it should reach up to general laws of organic processes applying across the various forms of vital organization.

**Keywords:** physiology, organization, physico-chemical combination, metabolism, analysis, induction, photosynthesis, lethargy

## Résumé

Jean Senebier a joué un rôle certain dans l'avènement de la physiologie générale, qui a par la suite connu diverses phases de structuration. En témoignent les fins et les moyens d'analyse qu'il fixe comme programme à la physiologie végétale. Il tente ainsi d'établir des lois régissant les échanges physiques et chimiques à travers la variété des modes d'organisation. Les mêmes objectifs orientent l'extension théorique qu'il entend conférer aux travaux de Spallanzani en physiologie animale. En définitive, la physiologie, telle qu'il la conçoit, prétend accéder au statut de discipline générale relative aux propriétés et aux opérations élémentaires des êtres organisés dans leur interaction avec les facteurs du milieu externe. Sur base d'observation et d'expérience, elle doit remonter à l'expression de lois générales du fonctionnement organique qui s'appliqueraient à travers les formes diverses de l'organisation.

**Mots-clés:** physiologie, organisation, combinaison physico-chimique, métabolisme, analyse, induction, photosynthèse, léthargie

Jean Senebier fut un artisan de la « physiologie générale », quelques décennies avant que le terme et le concept correspondants ne fassent l'unanimité pour caractériser une démarche fondamentale des sciences de la vie. Dans cette perspective, sans doute faut-il tenir compte de ses recherches et de ses découvertes sur la chimie des échanges gazeux comme ressort principal de la vie organique des végétaux. Mais ce point de vue risque d'apparaître trop restrictif, si l'on veut décrire la place qui revient à Senebier dans l'his-

toire de la physiologie générale. Il convient alors de considérer, outre le volet de la physiologie végétale, deux autres volets non négligeables de son œuvre: d'une part, l'interprétation amplifiante qu'il greffe sur les recherches de physiologie animale de son ami Spallanzani, notamment sur la respiration; d'autre part, la méthodologie qu'il met en scène pour signifier l'orientation suivant laquelle la nouvelle physiologie, en se développant, déploiera les lois du système de la nature organique et vivante: ce dernier volet, méthodologique, serait par ailleurs à corrélérer avec certains développements dans la seconde édition de *l'Essai sur l'art d'observer et de faire des expériences* (An-

<sup>1</sup> Sur la méthodologie exposée dans Senebier 1802, voir Duchesneau 1982, pp. 404-416.

\* Département de Philosophie, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal (QC) H3C 3J7, Canada francois.duchesneau@umontreal.ca

X – 1802)<sup>1</sup>. J'aborderai ici plus particulièrement les points suivants: 1) le programme de physiologie générale tel qu'il se dégage des travaux de Senebier sur le fonctionnement des végétaux; 2) l'extension théorique apportée aux recherches expérimentales de Spallanzani en physiologie animale. Dans les deux cas, je m'intéresserai au cadre méthodologique proposé pour l'avancement d'une représentation systémique des processus vitaux.

## 1. Physiologie et fonctionnement des végétaux

Je me référerai d'abord à la *Physiologie végétale* (An VIII – 1800) de Senebier pour ses caractéristiques méthodologiques et théoriques dominantes. L'auteur veut y réaliser la mise en « ordre systématique » de l'ensemble le plus complet des observations et expériences d'anatomie et de physiologie, avec « application constante de la physique & de la chimie à l'étude des plantes »<sup>2</sup>. L'analyse est donc appelée à se concentrer sur la composition organique des plantes et sur les processus chimiques et physiques qui s'y déroulent: ceux-ci résultent soit de l'influence déterminante des facteurs du milieu externe, soit de l'interconnexion des opérations internes rattachables aux diverses parties. Senebier professe que les phénomènes généraux de la nature – c'est-à-dire les phénomènes généraux d'ordre physique et chimique, eux-mêmes attestés par la constance des observations de données empiriques – s'expriment à travers les phénomènes spécifiques de l'ordre organique qui en sont « les résultats »<sup>3</sup>. Ce qui caractérise l'approche proposée, c'est son réductionnisme analytique. L'être organique que l'observation nous présente d'abord dans sa complexité doit être démonté en ses parties constituantes; mais l'énumération et la description anatomique de ces structures, si poussées fussent-elles, ne sauraient nous dispenser de concentrer notre attention sur leurs effets, leurs liaisons et leurs fonctions, déchiffrés en termes de processus et de variations déterminées de processus:

■ Il faut donc joindre à l'anatomie détaillée des organes des plantes, une étude soignée de leurs effets, de leurs liaisons, de l'importance de leurs buts, & de la réalité de leur accomplissement; ce qui suppose une observation réfléchie

des phénomènes produits par l'action réciproque de ces organes, ou de leurs parties les uns sur les autres, avec une recherche attentive de la manière dont cette action s'exerce dans les différentes circonstances<sup>4</sup>.

Senebier ne craint pas de recourir à des analogies mécanistes pour décrire cette approche analytique des phénomènes généraux qui, par combinaison de leurs effets à l'intérieur de la structure organique, assurent le développement, la conservation relative et la reproduction des « machines compliquées »<sup>5</sup> que sont les plantes à l'instar de tous les corps organisés. Dans le même temps, il se représente que les processus physiques et chimiques s'accomplissent dans et par l'interaction des composantes organiques et constituent les séquences causales d'où émergent les phénomènes organiques. Or, le défi de la voie analytique consiste non seulement à dévoiler ces séquences causales organiques, mais à comprendre comment de tels enchaînements de causes particulières peuvent se concilier et s'harmoniser de façon à produire l'intégration des processus dans l'unité changeante du vivant. Dans ces conditions, l'anatomie, même microscopique et comparative, ne saurait suffire à révéler

■ le secret de [la] combinaison [des organes], la force qui les meut, le laboratoire de tous les sucs qu'ils préparent, & qui les rend propres à produire par leur assimilation tant de matières diverses, le nœud qui réunit tant d'éléments opposés, le moyen enfin qui développe & conserve harmoniquement ce tout formé par des substances ennemies, en faisant concourir pour la permanence des qualités de chaque espèce, une foule de mouvements imprimés par mille causes particulières. Telle est pourtant la chaîne des causes & des effets qu'il faudrait ourdir, ou plutôt celle qu'il faut chercher dans les végétaux eux-mêmes<sup>6</sup>.

En fait, la physiologie, telle que Senebier la conçoit, apparaît comme une science des rapports, alors que l'anatomie se définit comme l'analyse des seules composantes organiques<sup>7</sup>. La progression dont il s'agit dans cette nouvelle façon de faire de la physiologie est placée tout entière sous le signe de l'analyse. On peut certes considérer ce virage comme consacrant le mode d'analyse expérimentale illustré par Spallanzani. Un tel mode d'analyse formerait le pivot méthodologique d'une science du fonctionnement vital qui serait primordialement fondée sur les données de l'observation. Mais si cette base empirique de type observationnel constitue le fondement ou le point de départ de l'analyse, il s'agit aussi de recourir aux pratiques conceptuelles les plus appropriées pour conférer sens aux faits d'expérience. Il s'agit de faire en sorte que l'on puisse en inférer les causes et les lois qui possèderaient la probabilité épistémique la plus forte de rendre compte d'un ordre donné de phénomènes. Dans le contexte des recherches de Senebier, l'objectif est de découvrir ainsi, en partant des don-

<sup>2</sup> Senebier 1800, Discours préliminaire, I, p. 11.

<sup>3</sup> Senebier 1800, I, p. 24.

<sup>4</sup> Senebier 1800, I, pp. 19-20.

<sup>5</sup> Senebier 1800, I, p. 22.

<sup>6</sup> Senebier 1800, I, p. 22.

<sup>7</sup> Voir Senebier 1800, II<sup>e</sup> partie, section 1, chap. 1, III, p. 2: « L'anatomie des végétaux, en détaillant la structure des organes, conduit à la physiologie qui s'occupe de leurs rapports ».

nées d'expérience accessibles, les causes et les lois expliquant l'émergence et l'ordre d'engendrement des phénomènes complexes, organiques et vitaux.

Senebier entreprend de représenter comment, dans le cas des végétaux, se construit cette physiologie. L'illustration par excellence nous en est fournie par les sections du chapitre consacré à la lumière qui traitent de l'assimilation du gaz acide carbonique (dioxyde de carbone) et du rôle dévolu aux parties vertes de la plante dans la dynamique des processus physico-chimiques en jeu. Senebier s'inscrit ici dans une séquence d'observations et d'hypothèses interprétatives que les historiens des sciences de la vie ont bien identifiée: cette séquence a progressivement donné lieu à la théorie de la photosynthèse et à l'explication de la fonction chlorophyllienne. Dans ce processus de découverte, Senebier occupe une place particulière. Charles Bonnet, le mentor de Senebier dans les sciences de la vie, avait observé l'émission de bulles de gaz par les feuilles des plantes immergées dans l'eau; Priestley, par la suite, était parvenu à isoler ce gaz et à déterminer son rôle obligé dans le maintien de la vie animale; et Lavoisier avait établi la substitution du gaz acide carbonique à l'oxygène dans la respiration. Mais ce fut Jan Ingenhouz, publiant en 1779 ses *Experiments upon vegetables*<sup>8</sup>, qui fixa la notion de «balance of life» en assignant le rapport déterminé et réciproque des échanges gazeux liant la physiologie animale à la physiologie végétale; selon son hypothèse, les plantes vertes absorbent le gaz carbonique de l'atmosphère pendant la nuit et dégagent de l'oxygène pendant le jour sous l'influence de la lumière solaire. Dans ses *Mémoires physico-chimiques sur l'influence de la lumière solaire pour modifier les êtres des trois règnes de la nature* (1782), complétés par ses *Expériences sur l'influence de la lumière solaire dans la végétation* (1788)<sup>9</sup>, Senebier reprend et corrige l'hypothèse d'Ingenhouz, en établissant que le gaz acide carbonique parvient à l'organisme végétal non seulement par extraction depuis l'air atmosphérique, mais aussi par absorption radiculaire depuis un état de dissolution du gaz dans les eaux, notamment dans les eaux qui proviennent des terreaux formés d'organismes en décomposition. Surtout Senebier s'intéresse aux réactions chimiques issues de la transformation du CO<sub>2</sub> et aboutissant à la formation des diverses composantes organiques des plantes à partir de substances carbonées. Il illustre corrélativement la diversité et la complémentarité des échanges gazeux se produisant dans les feuilles sous l'influence du rayonnement solaire et aboutissant à l'exhalation d'oxygène et d'une portion de gaz acide

carbonique non transformé. Les processus métaboliques de la nutrition des végétaux font alors l'objet d'un déchiffrement analytique aussi systématique que possible en termes de réactions chimiques. A cette analyse se conjugue d'autre part une démarche visant, par synthèse des rapports établis entre facteurs physico-chimiques, à représenter ce que l'on peut tenir pour la base trophique sur laquelle et selon laquelle se construit l'économie fonctionnelle des végétaux. Par la suite, la synthèse intégrative des rapports analytiques tendra à englober, au même titre, l'économie fonctionnelle des animaux; ou plus exactement, ce volet du projet, déjà ancien, se développera, chez Senebier, parallèlement aux travaux de physiologie végétale dans le cadre d'essais encadrant ou prolongeant la diffusion des recherches expérimentales de Spallanzani en physiologie animale.

En physiologie végétale, la démonstration de Senebier s'articule comme suit: il s'agit de comprendre comment le carbone est fourni au végétal pour entrer en combinaisons diverses avec les structures et les produits de l'activité fonctionnelle de celui-ci. L'hypothèse à corroborer est celle d'une provenance de ce carbone, substance élémentaire, par décomposition du gaz acide carbonique: cette décomposition serait produite par l'«acte de végétation» réalisé dans le parenchyme des feuilles sous l'effet du rayonnement solaire<sup>10</sup>. Le carbone ainsi extrait du CO<sub>2</sub> d'origine atmosphérique ou terrestre se combinerait alors dans les diverses parties pour donner naissance aux «sucs végétaux». La continuité d'approvisionnement de ce gaz dissous dans les fluides organiques assure, à la base, le fonctionnement vital des végétaux.

■ La terre, l'eau, l'air fournissent des éléments & le véhicule de l'acide carbonique dans les plantes; cet acide paraît l'aliment le plus considérable qu'elles reçoivent & l'on peut aisément le juger par la quantité de charbon qu'elles contiennent. L'acide carbonique joue aussi un rôle bien important dans l'Économie végétale; il passe avec l'eau dans les racines qui le sucent, il monte avec la sève qu'il contribue à former jusques dans les feuilles, où il est décomposé par l'action de la lumière. L'acide carbonique répandu dans les vapeurs de l'atmosphère, se dépose avec l'eau qu'elles forment sur les feuilles qui s'en pénètrent sans cesse: ce qui présente aux plantes un aliment constant, abondant & uniforme, ou plutôt le charbon & l'oxygène qu'elles ne paraissent pas pouvoir recevoir par un autre moyen<sup>11</sup>.

Le dispositif démonstratif consiste d'une part à fixer expérimentalement: 1) les sources d'approvisionnement du CO<sub>2</sub> obtenu par dissolution dans l'eau; 2) l'absorption de celui-ci par les organes périphériques: racines et feuilles; 3) les modalités de sa décomposition sous l'action de la lumière sans dégagement de calorique; 4) l'exhalation correspondante d'oxygène par les feuilles; 5) la combinaison du carbone suivant

<sup>8</sup> Ingenhouz 1779.

<sup>9</sup> Senebier 1782, Senebier 1788.

<sup>10</sup> Senebier 1800, IIe partie, section 2, chap. 6, III, p. 157.

<sup>11</sup> Senebier 1800, III, p. 166.

des affinités spécifiques dans les diverses composantes solides et liquides de l'organisme végétal. Dans tous les cas, les montages d'expérience se fondent sur la diversification et la variation des paramètres et visent la quantification des processus et des produits résultant de l'activité végétative. Par ailleurs, se met en place une généralisation progressive des cas répondant au modèle proposé. Ainsi, si dans un premier temps, les cas d'absorption de dioxyde de carbone et d'exhalation d'oxygène considérés sont ceux que les feuilles réalisent lorsqu'elles sont immergées dans l'eau commune ou dans l'eau additionnée de CO<sub>2</sub>, avec ou sans contact avec l'atmosphère externe, avec ou sans renouvellement de CO<sub>2</sub>, on passe ensuite à la considération d'absorptions réalisées dans l'air atmosphérique par dissolution dans la rosée que sucent les plantes.

Dans l'analyse systématique des données empiriques correspondant à son hypothèse, Senebier annexe les expériences d'autres chercheurs, en particulier celles de Nicolas Théodore de Saussure<sup>12</sup>. Enfin, Senebier soumet son hypothèse et l'analyse expérimentale systématique qui l'accompagne à la contre-épreuve des difficultés et objections soulevées par des naturalistes expérimentateurs<sup>13</sup>. Comme il le mentionne dans un cas, celui d'une question soulevée par Spallanzani, «cette observation m'étonna, & je travaillai sur-le-champ à examiner ce fait, pour renoncer à ma théorie, si je n'en trouvais pas la cause, ou pour approfondir

cette matière, si je parvenais à éclaircir cette difficulté»<sup>14</sup>. Selon Spallanzani, des plantes grasses immergées dans de l'eau radicalement privée d'acide carbonique auraient continué à émettre de l'oxygène. Par une série remarquable d'expériences, Senebier parvient alors à établir que l'oxygène ainsi produit résultait du CO<sub>2</sub> précédemment stocké à l'état de dissolution dans les sucs du parenchyme des feuilles<sup>15</sup>. Senebier répond de même, par l'évaluation quantitative, à l'objection de la simple restitution par les plantes de l'oxygène contenu dans l'eau, selon l'hypothèse de Felice Fontana. Il développe enfin de façon détaillée la réplique possible aux objections de Hassenfratz. Celui-ci contestait la thèse d'une assimilation de carbone proportionnelle à l'absorption de CO<sub>2</sub> en prenant prétexte du peu de variation de la quantité de carbone contenue dans l'organisme suivant les paramètres présumés d'absorption et de décomposition du CO<sub>2</sub>. En contrepartie, Senebier fait valoir que l'assimilation de carbone est fonction d'un rapport déterminé à l'organisation, d'où l'élimination possible de tout excédent de gaz acide carbonique, en même temps que le rejet d'oxygène dans l'atmosphère. Par ailleurs, la source d'approvisionnement en carbone ne peut être autre que celle de la décomposition du CO<sub>2</sub>, si l'on prend en compte le cas des plantes aquatiques ou celui des plantes terrestres immergées. Confronté à une hypothèse adverse impliquant la décomposition de l'eau plutôt que celle du CO<sub>2</sub>, il convient de faire intervenir la probabilité plus forte issue des constats expérimentaux relatifs à l'action de la lumière dans une décomposition empiriquement attestée du gaz acide carbonique<sup>16</sup>. Enfin, il convient d'exclure, pour des raisons de fait, la présumée assimilation directe du carbone dissous dans l'eau. L'objectif ultime de Senebier est de faire valoir la loi générale d'absorption et de décomposition sous-tendant la production d'oxygène par les feuilles vertes sous l'action de la lumière du soleil, en prenant en compte le plus grand nombre possible de facteurs susceptibles de modifier les rapports quantitatifs impliqués. Si l'on doit admettre un rapport constant entre le gaz acide carbonique absorbé et l'oxygène exhalé, ce rapport se trouve modulé de façon déterminée suivant les paramètres régissant les processus physico-chimiques en cause<sup>17</sup>.

Senebier développe de façon analogue une conception analytique de la germination. La nécessité de l'air pour que les graines germent se trouve analytiquement ramenée à la nécessité que s'opèrent des combinaisons impliquant de l'oxygène et aboutissant à la formation de CO<sub>2</sub>, dans des conditions particulières d'humidité et de chaleur, hors de la présence de la lumière. Celle-ci arrêterait en effet la fermentation, avec laquelle la germination possède la plus étroite affinité, en déclenchant des processus de nutrition similaires à ceux de la plante, une fois sortie de l'enfouissement du germe<sup>18</sup>.

<sup>12</sup> Senebier cite, à ce propos, le mémoire lu par NT de Saussure à la Société d'histoire naturelle de Genève, en l'An V (Senebier 1800, II<sup>e</sup> partie, section 2, chap. 7, §9, III, pp. 212-214).

<sup>13</sup> Les tentatives d'infirmer (falsification) servent ici une fin de corroboration de l'explication.

<sup>14</sup> Senebier 1800, III, p. 228.

<sup>15</sup> Senebier 1800, III, p. 249.

<sup>16</sup> Voir Senebier 1800, III, p. 255.

<sup>17</sup> Voir Senebier 1800, III, pp. 264-265: « Il serait très-difficile d'estimer la quantité de gaz oxygène rendu par les feuilles, parce que cela dépend d'une foule d'éléments qui sont très-variables: tels sont l'âge, l'état de la feuille, la saison, la sérénité du ciel, la quantité de l'acide carbonique dissous dans l'eau. J'ai donné dans mes divers ouvrages sur ce sujet, une foule d'expériences qui apprennent la quantité du gaz oxygène produit dans ces différentes circonstances & dans plusieurs autres que j'ai imaginées [...] ».

<sup>18</sup> Voir Senebier 1800, II<sup>e</sup> partie, section 3, chap. 2, §3, III, p. 399: « On comprend de cette manière comment la lumière retarde la germination; en décomposant l'acide carbonique, elle lui enlève alors l'oxygène qui ne se sépare qu'en très petite quantité, pendant que la plante est dans les ténèbres, mais qui favorise la fermentation en y restant; au lieu que lorsque la plante est au soleil, non-seulement elle la prive de cet oxygène, mais encore elle dépose dans les mailles de ses réseaux, une grande quantité de carbone qui est fortement antiseptique, qui donne au végétal de la rigidité en lui donnant plus de consistance, qui favorise le mouvement de ses fluides devenu nécessaire, & qui empêche une stagnation d'autant plus dangereuse qu'elle serait plus considérable dans une plante plus grande ».

Ces analyses et les données expérimentales qu'elles englobent s'inscrivent dans une démarche de systématisme dont Senebier fait état au terme des développements de la *Physiologie végétale*. Plusieurs caractéristiques ressortent alors du projet méthodologique d'une science estimée être « encore au berceau »<sup>19</sup>. L'un de ces éléments d'orientation concerne l'obligation de repenser la comparaison des plantes avec les animaux. L'analogie sur ce point doit être certes détaillée en déterminations génériques propres aux organismes vivants dans leur ensemble, mais la différenciation est importante, qu'elle porte soit sur les modes d'organisation, soit sur les fonctions rendues possibles par des modalités distinctes de structuration. La discrimination s'impose, qu'il s'agisse des composantes solides et fluides dans leur composition, dans leur agencement et dans les processus qui en découlent, ou qu'il s'agisse des dispositions fonctionnelles à la motricité, à l'irritabilité, à la respiration, à la nutrition, à la croissance et à la reproduction<sup>20</sup>. Cela ne signifie nullement qu'il faille renoncer à toute forme de synthèse sur le fonctionnement des organismes. L'accès à une physiologie générale est à ce prix. « Je reconnais bien, souligne Senebier, que l'économie des plantes est jusqu'à un certain point réductible à l'économie animale; mais, ne serait-ce point seulement parce qu'elle entre dans le plan de l'Univers avec des rapports très-voisins de ceux des animaux ? »<sup>21</sup>. Or, la physiologie étant une science des rapports, ceux-ci expriment ou traduisent l'organisation infiniment variable des catégories de vivants et cette organisation implique des affinités génériques en même temps que des différences structuro-fonctionnelles déclinables de multiples façons. Suivant l'autre volet essentiel des organisations vitales, d'innombrables rapports reflètent les déterminations au changement interne provenant de facteurs externes, ou reflètent les interactions physiques et chimiques provenant des composantes et des produits des organismes. Ordonnée aux variétés de cette organisation et aux déterminations réciproques entre organes, processus et facteurs contextuels, l'analyse recourra aux moyens de la physique et de la chimie, car

■ il faut non-seulement connaître les propriétés essentielles à ces corps [organiques], mais encore les effets résultants des rapports qu'ils ont avec les corps ou les substances qui les

<sup>19</sup> Senebier 1800, II<sup>e</sup> partie, section 10, chap. 6, §3, V, p. 230.

<sup>20</sup> La respiration peut notamment servir à illustrer cette nécessaire discrimination des organismes végétaux et animaux. Voir Senebier 1800, II<sup>e</sup> partie, section 10, chap. 4, V, p. 194.

<sup>21</sup> Senebier 1800, V, p. 201.

<sup>22</sup> Senebier 1800, II<sup>e</sup> partie, section 10, chap. 6, §1, V, p. 224.

<sup>23</sup> Senebier 1800, V, p. 225; voir aussi *ibid.*, II<sup>e</sup> partie, section 10, chap. 6, §3, V, p. 231: « [...] d'autant plus que les connaissances qu'on acquiert dans la physique & dans la chimie cultivées aujourd'hui avec tant de succès, sont des moyens puissants pour faciliter l'intelligence des phénomènes vitaux ».

environnement, parce qu'on est sans cesse forcé d'en pénétrer l'influence, d'en assigner, les causes, d'en mesurer l'énergie, & d'en distinguer le rôle<sup>22</sup>.

Dans cette perspective, la chimie moderne, celle que Lavoisier et ses collègues ont entrepris de codifier (Fig. 1), constitue un nouveau moyen « pour entrer dans les laboratoires de la nature »<sup>23</sup> que forment les organismes, plantes ou animaux, tant par les rapports inhérents qui les constituent que par les rapports émergents qui en découlent. Par ailleurs, l'analyse des ensembles de rapports constitutifs des diverses organisations impliquera de prendre en compte les modes de déploiement diachronique des organisations et des processus suivant le devenir des organismes; et cette analyse considérera aussi les variantes structuro-fonctionnelles de l'organisation qui distinguent les individus d'espèces différentes :

■ [Les *desideranda* de la physiologie végétale] seront fondés sur les rapports naturels ou forcés des diverses plantes avec les différentes substances propres à agir sur elles, lorsqu'on les considère dans leur état de santé, de maladie ou de

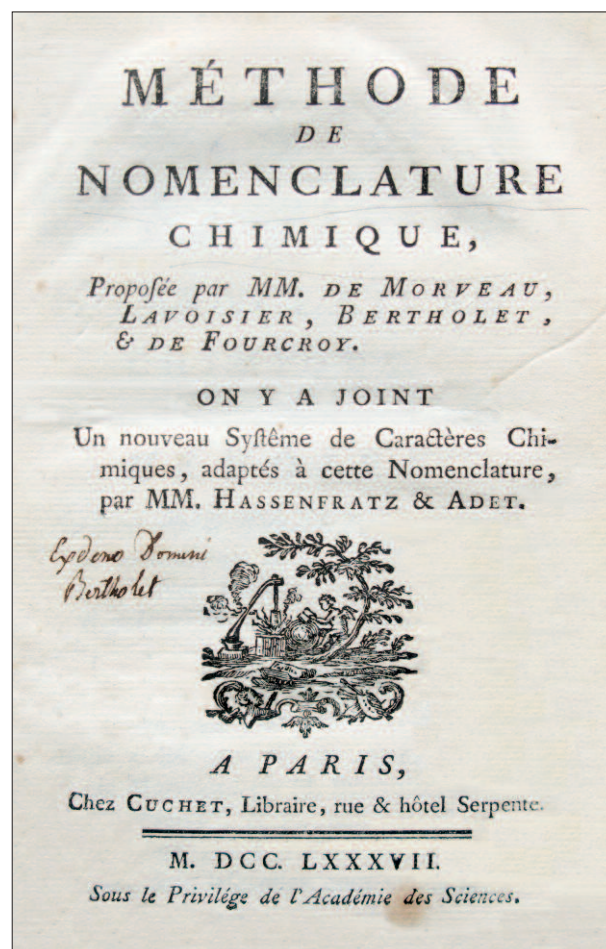


Fig. 1. Titre de la Méthode de nomenclature chimique de Guyton de Morveau, Lavoisier, Berthollet et Fourcroy, 1777, donnée par Berthollet à Senebier. © BGE Lb 94.

destruction; en un mot, dans tous les momens de leur vie, & dans toutes les circonstances naturelles & extraordinaires où elles peuvent être: sur l'anatomie & la physiologie comparée des végétaux entr'eux, comme sur les effets résultans des différentes organisations particulières à chacun d'eux, sur les rapprochemens & les oppositions qu'ils présentent<sup>24</sup>.

Les moyens de la méthode se réduisent de ce fait aux moyens principaux que constituent l'observation et l'expérience: dans les deux cas, il s'agit de saisir les rapports constitutifs ou découlant de l'organisation. L'expérience produit notamment des manifestations de rapports déterminés, objets de variations et de mises à l'épreuve multiples sur des organisations tant soit peu distinctes. Au-delà, l'interprétation des phénomènes requiert l'analogie et l'hypothèse, mais sous réserve de contrôles empiriques stricts<sup>25</sup>. Ces modèles de pratique expérimentale et de démarche démonstrative peuvent-ils s'appliquer par extension et par analogie à la physiologie animale ?

## 2. Extension des modèles à la physiologie animale

Senebier se fait du développement de la physiologie animale une idée analogue à celle qu'il illustre par ses propres travaux en physiologie végétale. Le modèle de physiologie dont il parlait était celui de Haller, assorti de considérations inspirées des conceptions théoriques de Bonnet. Mais le modèle qui peu à peu détermine l'orientation méthodologique à laquelle il se rallie, lui vient principalement de Spallanzani, dont il traduit et édite les principaux mémoires expérimentaux durant la phase de maturité de sa carrière. Deux aspects particuliers des contributions de Senebier en la matière méritent considération. Diffusant les résultats des recherches expérimentales de Spallanzani, le naturaliste genevois se donne pour mission d'une part d'en dégager la structure théorique, d'en inférer d'autre part les lignes directrices d'une pratique d'analyse plus étendue et plus systématique. Déjà, les éditions antérieures d'œuvres de Spallanzani, notamment les trois volumes parus à Pavie en 1787, comportaient des morceaux de Senebier répondant à ce double objectif, dont l'*Introduction du traducteur, dans laquelle on fait*

*connoître la plupart des Découvertes microscopiques faites dans les trois Régnes de la Nature, avec leur influence sur la perfection de l'Esprit humain; les Considérations sur la méthode suivie par Monsieur l'Abbé Spallanzani dans ses expériences sur la digestion; et l'Ébauche de l'histoire des êtres organisés avant leur fécondation*<sup>26</sup>. Mais, si l'on veut cerner dans l'approche de Senebier ce qui correspond exactement à la finalité d'établir la physiologie animale sur des bases similaires à celles de la physiologie végétale réalisée selon son propre projet, il faut se tourner en particulier vers les pièces accompagnant l'édition des *Rapports de l'air avec les êtres organisés* en 1807<sup>27</sup>. Décrivant le contenu des *Rapports*, Senebier souligne la « marche lente de l'analyse pour arriver aux vérités capitales »<sup>28</sup> et le fait que les physiologistes tendent à occulter dans leurs énoncés le long processus par lequel ils sont parvenus aux découvertes qu'on leur crédite. Spallanzani est par contre présenté comme le protagoniste d'une nouvelle méthodologie analytique qui ouvre l'accès aux théories les plus fondamentales du monde organique.

■ Ces Mémoires présenteront une nouvelle manière d'étudier les animaux, de nouveaux rapports à saisir pour faire leur histoire, des chapitres originaux à introduire dans leur physiologie et de grandes vues à ajouter à celles qui forment cette science. On sentira, en lisant cet ouvrage, qu'on ne connoissoit pas, à beaucoup près, les rapports de l'air avec le règne animal: on y verra que Spallanzani ouvre une nouvelle carrière aux Naturalistes et aux Médecins; qu'il fournit des données pour expliquer divers phénomènes sans solution, et qu'il conduit à la recherche de ces grands faits qui dévoileront peut-être les mystères de l'assimilation et ceux de la permanence des lois de la nature dans l'économie animale<sup>29</sup>.

Dans cette perspective, celle d'une physiologie apte à fonder les vues les plus générales sur l'organisation animale, les *Considérations générales sur la respiration* et le *Mémoire sur les animaux léthargiques* de Senebier fournissent des jalons importants<sup>30</sup>.

Au début du premier de ces mémoires, Senebier propose le constat que des « rapports constans et uniformes » lient tous les êtres organisés avec l'air atmosphérique. Alors qu'une infinie variété semble caractériser « leur constitution, leur organisation, leur destination, leurs habitudes, et leurs manières différentes d'exister dans les divers momens de leur vie, et même dans ceux qui suivent leur mort »<sup>31</sup>, ces rapports que l'on peut ramener analytiquement à des faits généraux, expriment une condition déterminante, sans doute la plus essentielle, de la vie et de la destruction des individus, comme des espèces, voire de l'ensemble des formes de vie considérées en leurs dimensions synchroniques, aussi bien que diachro-

<sup>24</sup> Senebier 1800, V, pp. 233-234.

<sup>25</sup> Voir à ce sujet Senebier 1800, II<sup>e</sup> partie, section 10, chap. 6, §2, V, pp. 227-230.

<sup>26</sup> Senebier 1787a, Senebier 1787b, Senebier 1787c.

<sup>27</sup> Senebier 1807.

<sup>28</sup> Senebier 1807, Préface, I, p. xii.

<sup>29</sup> Senebier 1807, I, p. xii-xiii.

<sup>30</sup> Senebier 1807, II, pp. 260-344 et pp. 345-402.

<sup>31</sup> *Considérations*, in Senebier 1807, II, p. 260.

riques. La même destination en termes d'échanges chimiques de base paraît dans l'alternance constamment ménagée entre l'accumulation de substances combustibles dans l'organisme et la dissociation des liaisons et des affinités ainsi réalisées par la combustion. La généralité de ces rapports de base doit se traduire à l'analyse par la mise en évidence des moyens extraordinairement multiples qui en assurent l'accomplissement, notamment ceux de la respiration ou de son équivalent végétal. Au nom de ces rapports, qui représentent une loi fondamentale de l'animalisation et de la végétation, Senebier récuse tout appel à quelque notion de force vitale que ce soit. Le terme peut être tenu pour un mot désignant une entité inconnaissable et par conséquent pour un concept à proscrire de l'explication des phénomènes, à moins que l'on ne s'en serve pour désigner le complexe d'opérations découlant de l'organisation spécifique des vivants, organisation spécifique suivant laquelle les processus chimiques fondamentaux se trouvent modulés.

■ La vie de l'animal favorise [...] beaucoup l'absorption du gaz oxygène; l'expérience a montré qu'une grenouille vivante, privée de ses poumons, absorbe plus de gaz oxygène qu'une grenouille fraîchement tuée. Il est aisé de sentir que cette différence dépend du mouvement du sang, de la réaction des organes les uns sur les autres, des combinaisons qui s'opèrent, des décompositions qui les causent, de la combinaison du gaz oxygène avec le carbone qui en est l'effet, et non de cette force vitale qui n'est qu'un mot donné à un être inconnu, et qui ne peut offrir aucune idée, ou qui doit représenter cette action réciproque des organes: quoiqu'il en soit, dans l'animal vivant, cette combinaison du gaz oxygène avec le carbone s'opère pour sa conservation, et dans l'animal mort pour sa destruction<sup>32</sup>.

L'approche analytique que Senebier compte mettre en œuvre dans le prolongement des observations de Spallanzani porterait sur les gaz atmosphériques et sur leurs combinaisons avec le carbone ou leurs dissociations d'avec celui-ci dans les divers appareils, organes et composantes structurales de l'organisme animal, jusqu'aux fibres élémentaires comprises, en particulier les fibres musculaires. C'est ce qui ressort clairement de l'hypothèse suggérée pour rendre compte de la non-saturation des parties solides et fluides de l'organisme par l'oxygène qu'absorbent les surfaces intérieures et extérieures du corps et le sang. Ce mécanisme d'assimilation est identifié comme la condition déterminante de l'irritabilité et donc comme l'agent par excellence de la dynamique

vitale. Senebier se représente que ce processus est jumelé de façon systémique à celui de la production de gaz acide carbonique et au rejet de celui-ci dans les milieux gazeux externes. Le lien des deux ensembles de processus doit se concevoir comme un jeu d'affinités inverses se conjuguant dans les mêmes sites organiques.

■ Ne serait-il pas probable, suggère Senebier, que les animaux qui rendent tous l'acide carbonique par le poumon et la surface du corps le formassent par la propriété, qu'auroient les muscles et la peau de s'emparer du calorique du gaz oxygène ? alors l'oxygène s'emparerait du carbone et l'acide carbonique dont l'affinité avec le muscle est moindre que celle de l'oxygène quitterait celui-ci au moment où le calorique enlevé au gaz oxygène favoriserait une nouvelle union de cet oxygène avec le muscle ou avec son carbone, ou peut-être avec tous les deux; mais comme il y en aurait toujours qui serait logé dans le muscle et dans la peau, sans y être tout-à-fait décomposé, il en resterait pour fournir pendant quelque temps le gaz acide carbonique produit par les animaux dans les gaz méphitiques [...] <sup>33</sup>.

Cette hypothèse ne saurait suffire à fournir l'explication recherchée, mais elle a le mérite de souligner la nécessité d'établir la corrélation de réactions chimiques aptes à représenter l'équilibre dynamique des échanges dans un organisme qui se compose et se décompose, se forme et se détruit constamment. C'est ici une porte ouverte vers des modélisations à venir qui rempliraient l'objectif de décrire et d'expliquer les métabolismes physiologiques.

L'une des visées de l'analyse dont Senebier coiffe les données d'expérience est d'établir que l'absorption d'oxygène est différente et s'opère différemment dans les animaux à sang chaud et à sang froid, mais que tous néanmoins, à des degrés divers, connaissent une fonction d'assimilation par leurs enveloppes et leurs muscles, indépendamment ou en sus du recours aux interactions chimiques de la respiration pulmonaire, prolongées par celles de la circulation sanguine<sup>34</sup>. Dans cette perspective, l'irritabilité, comme propriété physiologique fondamentale des animaux, ne saurait être attribuée à une *vis insita*, modalité particulière d'un principe vital, mais « [...] elle dépend[rait] de l'action et de la réaction des humeurs qui se forment et s'excrètent sans cesse, de même que du gaz oxygène qu'ils [les muscles] absorbent toujours »<sup>35</sup>. Il paraît alors particulièrement intéressant de noter la dépendance de l'irritabilité et des mouvements vitaux par rapport à ces processus de fixation de l'oxygène par les fibres organiques et d'étudier la variation des fonctions correspondantes dans des cas où l'approvisionnement en oxygène est quantitativement réduit, voire supprimé, notamment dans des cas de léthargie. Le rassemblement des données d'expérience relatives à ces processus chi-

<sup>32</sup> *Considérations*, §4, in Senebier 1807, II, pp. 294-295.

<sup>33</sup> *Considérations*, in Senebier 1807, II, pp. 303-304.

<sup>34</sup> *Considérations*, §6, in Senebier 1807, II, pp. 324-325.

<sup>35</sup> *Considérations*, in Senebier 1807, II, p. 326.

miques s'opérant dans les structures organiques satisfait à un objectif d'explication théorique suffisamment unitaire. La spécificité de ce type d'explication dans le contexte de la physiologie, telle que la conçoit Senebier, est de rendre compte des enchaînements circulaires ou alternés de processus vitaux en les subordonnant à la conjonction de lois uniformes de type physico-chimique et de modèles analytiques diversifiés d'organisation impliquant la complémentarité fonctionnelle des parties. D'où l'orientation vers une interprétation théorique des phénomènes:

■ C'est vraiment un beau spectacle que celui qui nous est constamment offert par l'uniformité des lois auxquelles tous les êtres organisés sont soumis: partout on remarque la constance et la ressemblance des rapports qui lient ces êtres avec l'air, et quoique tous ces êtres diffèrent réellement entr'eux à mille égards, l'air semble agir toujours sur eux d'une manière également indispensable et uniforme pour la conservation de leur vie et leur destruction après leur mort: ainsi l'absorption du gaz oxygène par toutes les parties des animaux et des plantes découvertes par Spallanzani, ajoute à l'indispensable nécessité de cet air ou du gaz oxygène pour produire la respiration, et pour déployer la chaleur animale, et l'irritabilité musculaire, puisque l'une et l'autre subsistent dans les animaux privés de leurs poumons; mais on ne peut voir sans admiration comment la nature a tout disposé pour atteindre ces grandes vues, en donnant aux muscles des affinités plus fortes pour le gaz oxygène que pour le sang qui les rougit; ensorte que le sang ne prend point le gaz oxygène qui arrive aux muscles par la peau ou ne leur en prend qu'une petite partie; de cette manière les muscles plus irritables sont plus propres au mouvement, la circulation du sang est aidée dans les petits vaisseaux, et la nutrition est favorisée par la chaleur produite qui augmente la force d'affinité des organes pour les molécules alimentaires, etc.<sup>36</sup>

L'étude des phénomènes de léthargie est destinée à corroborer ce type d'explication théorique, en prenant en compte les processus d'atténuation, voire de suspension des fonctions normales. Sous l'effet d'un abaissement de la température, ces phénomènes se traduisent par la diminution, puis la suspension de la respiration, de la circulation, de l'irritabilité, de la sensibilité, de la nutrition, avec conservation d'une chaleur légèrement supérieure à celle du milieu dans lequel l'animal léthargique est placé<sup>37</sup>. Une fois de plus, le processus général se trouve modulé en

variantes multiples suivant les organismes concernés. En fait, suivant la leçon de Spallanzani, il convient d'inférer certains effets généraux en partant de l'observation de séquences particulières de phénomènes, pour autant que celles-ci impliquent des spécimens d'espèces distinctes, placés dans des circonstances où les facteurs environnementaux permettent des différenciations importantes. Ces modalités ont notamment fait l'objet d'observations rigoureuses de la part de Spallanzani; la question essentielle pour fixer la théorie demeure celle de la cause de la léthargie. Des changements de température liés au froid intense paraissent causer la plupart des processus léthargiques. Ceux-ci s'expliqueraient primordialement par la diminution de l'irritabilité musculaire que le refroidissement des tissus occasionnerait en entravant jusqu'à les suspendre les échanges gazeux métabolisés par les structures organiques. L'étude des phénomènes de léthargie illustre à la fois le thème dominant des processus chimiques conjugués de l'animalisation et de la désassimilation des composantes organiques, et de l'intégration fonctionnelle de ces processus suivant les modalités particulières de l'organisation, lesquelles renvoient à l'intégration fonctionnelle des structures impliquées et de leurs opérations<sup>38</sup>.

En définitive, à travers ces études de phénomènes caractéristiques, Senebier tente à la fois de systématiser les inférences tirées des données rassemblées et d'en fournir des raisons déterminantes en termes de processus physico-chimiques propres aux organisations vitales. Ainsi aperçoit-on que l'une des clés, voire la clé principale de l'extension de la méthode d'analyse des phénomènes physiologiques à travers un large spectre d'organismes vivants, tient à la conjonction de rapports physico-chimiques généraux empiriquement induits et de modes d'organisation infiniment diversifiés, assurant une intégration modulée des processus de base.

Dans l'avant-dernier article d'un autre essai inclus dans les *Rapports de l'air avec les êtres organisés*, le *Mémoire de l'Éditeur relatif aux expériences de Spallanzani*, Senebier fournit un remarquable aperçu de cette rationalité composite des explications en physiologie générale. Ces explications articulent en effet des lois fondamentales d'action et de réaction chimiques et des registres de différences dans le montage des dispositifs fonctionnels suivant les types d'organisation vitale. Senebier pose l'uniformité des rapports généraux: «L'organisation produit donc dans les deux règnes les mêmes effets, elle a les mêmes rapports avec l'air atmosphérique»<sup>39</sup>. La question surgit corrélativement de la variation possible de ces rapports suivant les conditions antécédentes externes et internes et suivant les modalités d'intégration des processus qui prévalent respective-

<sup>36</sup> *Considérations*, §8, in Senebier 1807, II, pp. 342-343.

<sup>37</sup> Voir notamment le *Mémoire sur les animaux léthargiques*, §7, in Senebier 1807, II, p. 368.

<sup>38</sup> Voir *Mémoire*, §17, in Senebier 1807, II, pp. 389 et §20, *ibid.*, II, p. 392.

<sup>39</sup> *Mémoire de l'Éditeur relatif aux expériences de Spallanzani sur l'air produit et absorbé par les plantes exposées à l'ombre et au soleil, dans divers gaz et sous l'eau*, §26, in Senebier 1807, III, pp. 344-345.



ment chez les plantes et chez les animaux. L'analyse cible alors les similarités et les dissemblances des processus de part et d'autre. Le constat final qui ressort de cette démarche analytique est double: 1) l'explication théorique visée établit l'ordre uniforme des lois de fonctionnement organique; 2) elle reconnaît d'autre part que les types d'organismes se différencient en raison du mode de structuration architectonique de leurs parties et en raison du mode d'intégration fonctionnelle de leurs processus, alors même que leur agencement complexe résulte d'un même jeu de composantes matérielles élémentaires<sup>40</sup>.

### ■ Conclusion

En guise de conclusion, je rappellerai que mon objectif était simplement de montrer que l'on peut attribuer à Senebier un rôle dans la préfiguration de la physiologie générale qui se développera par étapes au cours du XIX<sup>e</sup> siècle et que l'on associera plus volontiers à des traditions de recherche, illustrées entre autres par Henri Ducrotay de Blainville,

Johannes Müller, Claude Bernard et Max Verworn. La physiologie, telle que la conçoit Senebier, prétend accéder au statut de discipline générale: 1) sur des bases observationnelles et expérimentales, elle vise à établir, par voie d'analyse, les rapports généraux, essentiellement physico-chimiques, régissant les propriétés et opérations élémentaires des êtres organisés dans leur interaction avec les facteurs du milieu externe; 2) elle entend remonter de là aux lois et aux causes générales du fonctionnement des végétaux et des animaux; 3) elle conçoit corrélativement la traduction de ces expressions générales du déterminisme organique suivant les modalités essentiellement diverses et variables de la structuration des parties et de l'intégration des processus vitaux chez les divers types d'organismes. La physiologie peut alors apparaître comme une science des principes. Ce n'est pas le moindre mérite de Senebier, pour paraphraser Claude Bernard, d'avoir cru que « ce n'est que par les efforts longtemps soutenus de l'analyse expérimentale que nous arrivons aux faits élémentaires d'où nous déduisons ensuite la conception synthétique des phénomènes les plus variés »<sup>41</sup>.

<sup>40</sup> Senebier 1807, III, p. 346: « On ne peut pourtant s'empêcher de remarquer cette uniformité de moyens pour conserver les êtres organisés; ils sont composés des mêmes élémens et ils ne paroissent différer que par leurs proportions dans les mélanges, c'est aussi pour cela qu'ils se servent réciproquement d'alimens; qu'ils se trouvent placés au milieu des mêmes substances et qu'ils sont toujours en rapports avec elles ».

<sup>41</sup> Bernard 1872, p. v.

## Bibliographie

- **BERNARD C.** 1872. De la Physiologie générale. Librairie Hachette, Paris.
- **DUCHESNEAU F.** 1982. La Physiologie des Lumières. Empirisme, modèles et théorie. Martinus Nijhoff, La Haye Boston Londres.
- **INGENHOUSZ J.** 1779. Experiments upon vegetables, discovering their great power of purifying the common air in the sunshine and of injuring it in the shade and at night. Elmsly & Pain, London.
- **SENEBIER J.** 1782. Mémoires physico-chimiques sur l'influence de la lumière solaire pour modifier les êtres des trois règnes de la nature. Chirol, Genève.
- **SENEBIER J.** 1787a. Introduction du traducteur, dans laquelle on fait connoître la plupart des Découvertes microscopiques faites dans les trois Régnes de la Nature, avec leur influence sur la perfection de l'Esprit humain. *In: SPALLANZANI L.* 1787. Œuvres. Vol. I, pp. i-cxiv.
- **SENEBIER J.** 1787b. Considérations sur la méthode suivie par Monsieur l'Abbé Spallanzani dans ses expériences sur la digestion. *In: SPALLANZANI L.* 1787. Œuvres. Vol. II, pp. 315-393.
- **SENEBIER J.** 1787c. Ébauche de l'histoire des êtres organisés avant leur fécondation. *In: SPALLANZANI L.* 1787. Œuvres. Vol. III, pp. i-lxxxviii.
- **SENEBIER J.** 1788. Expériences sur l'action de la lumière solaire dans la végétation. Barde et Manget, Genève.
- **SENEBIER J.** 1800. Physiologie végétale contenant une description des organes des plantes, & une exposition des phénomènes produits par leur organisation. 5 vols, JJ Paschoud, Genève.
- **SENEBIER J.** 1802. Essai sur l'art d'observer et de faire des expériences. 3 vols, JJ Paschoud, Genève.
- **SENEBIER J.** 1807. Rapports de l'air avec les êtres organisés, ou Traités de l'action du poumon et de la peau des animaux sur l'air, comme de celle des plantes sur ce fluide. Tirés des Journaux d'observations et d'expériences de Lazare Spallanzani, avec quelques Mémoires de l'Éditeur sur ces matières. 3 vols, JJ Paschoud, Genève.
- **SPALLANZANI L.** 1787. Œuvres. 3 vols, Pavie.