

Le concept de cellule chez Claude Bernard et la constitution du transformisme expérimental

Laurent Loison

Centre François Viète d'Histoire des Sciences et des Techniques

Université de Nantes

laurentloison@yahoo.fr

Il est connu que comparé à certains de ses contemporains français, Claude Bernard fit un accueil favorable à la théorie cellulaire, élaborée et développée au sein de la pensée biologique d'outre-Rhin¹. Cette acceptation, cependant, ne fut pas sans restrictions ni amendements, qui viennent rendre complexes l'usage et la place du concept de cellule au sein de la physiologie générale bernardienne. Dans son dernier ouvrage, paru peu de temps après son décès (*Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 1878), Claude Bernard voulait proposer une synthèse aboutie de sa conception de la physiologie en tant que science des phénomènes fondamentaux du vivant. C'est à partir de l'étude de ce texte que nous proposons de clarifier le concept de cellule tel qu'il fonctionne au sein de l'explication bernardienne.

Comme souvent chez Claude Bernard, on notera une hésitation entre deux positions antagonistes² – ici celles concernant le concept d'être vivant élémentaire – l'une se référant à la théorie cellulaire et l'autre à la théorie protoplasmique. Cette indécision, cependant, ne doit pas être comprise comme une voie médiane que tenterait d'emprunter Bernard entre deux pôles jugés également pertinents (bien que revoyant à des caractéristiques vitales différentes). C'est en toute connaissance de cause, et en cohérence avec son projet physiologique, que la théorie cellulaire sera finalement dévaluée au profit de la théorie protoplasmique.

Au-delà des élèves directs du maître, les *Leçons sur les phénomènes de la vie* fut un texte important pour la biologie française de la fin du XIX^e siècle et du début du XX^e siècle. Il s'agira d'apprécier comment cet ouvrage, et notamment le concept de cellule qu'il propose, a pu structurer certaines problématiques postérieures, y compris dans des champs de recherche qui ne furent pas ceux de l'illustre physiologiste.

¹ Canguilhem, G., La théorie cellulaire, in Georges Canguilhem, *La connaissance de la vie*, Paris, Vrin, 2003 (1965), 53-101.

² Une autre hésitation bernardienne, plus connue, est celle qui le vit renvoyer dos à dos les positions matérialiste et vitaliste. Sur ce sujet, voir : Gremk, Mirko D., Claude Bernard entre le matérialisme et le vitalisme : la nécessité et la liberté dans les phénomènes de la vie, in Jacques Michel (sous la direction de), *La nécessité de Claude Bernard*, Paris, Méridiens Klincksieck, 1991, 117-139.

Claude Bernard et la théorie cellulaire, position apparente

La genèse de la théorie cellulaire, fait majeur dans l'élaboration d'une biologie autonome, a déjà donné lieu à un nombre conséquent d'études historiques³. Georges Canguilhem résumait classiquement le corps de cette théorie sous la forme de deux propositions fonctionnant conjointement⁴ : 1, la cellule correspond à l'être vivant minimal, ainsi, tout vivant est en droit décomposable en cellule(s) ; 2, toute cellule ne peut être produite que par division d'une cellule préexistante (*Omnis cellula e cellula*).

L'œuvre scientifique de Bernard, qui s'élabora à partir du début des années 1840, fut exactement contemporaine de la genèse de cette théorie, dont il est certain qu'il connaissait de première main les énoncés et les présupposés. Il est courant de présenter l'organisme animal bernardien comme une entité pluricellulaire, la cellule étant ce en vue de quoi les appareils existent ; ce en vue de quoi il est nécessaire de maintenir la constance du milieu intérieur⁵. Cette lecture doit s'appliquer sans réserve au Claude Bernard travaillant sur la physiologie des fonctions de l'organisme métazoaire ; celui qui, de découverte en découverte, accumula les résultats positifs à l'aide d'une méthodologie de la vivisection bien connue. Frederic L. Holmes a montré comment le concept de milieu intérieur avait été en retour progressivement rectifié et enrichi par Bernard, au fur et à mesure de son acceptation de la théorie cellulaire, et plus particulièrement des thèses défendues par Rudolf Virchow⁶.

En 1878, l'auteur le rappelle à de nombreuses occasions, il semble bien que ce soit toujours cette perspective qui continue de prévaloir. Ainsi insiste-t-il sur l'idée que « L'individu zoologique, l'animal, n'est qu'une fédération d'êtres élémentaires, évoluant chacun pour leur propre compte »⁷. Ces êtres élémentaires sont ailleurs dans le texte explicitement identifiés aux cellules, structures qui apparaissent donc bien ici comme la limite inférieure de décomposition du vivant complexe, en vue de quoi les appareils travaillent :

« En résumé, la vie réside dans chaque cellule, dans chaque élément organique, qui fonctionne pour son propre compte. Elle n'est centralisée nulle part dans aucun organe ou appareil du corps. Tous ces appareils sont

³ En plus de l'étude de Canguilhem précédemment citée, on pourra consulter : Duchesneau, F., *Genèse de la théorie cellulaire*, Montréal, Bellarmin, Paris, Vrin, 1987.

⁴ Canguilhem, G., *op. cit.*, 85.

⁵ Duchesneau, F., *op. cit.*, 343-344. Schiller, J., Claude Bernard and the cell, *The Physiologist*, 1961, 4, n°4, 62-68. Voir surtout : Holmes, F.L., *The milieu intérieur and the Cell Theory*, *Bulletin of the History of Medicine*, 1963, 37, 315-335.

⁶ Holmes, F.L., 1963, *op. cit.*, p. 316.

⁷ Bernard, C., *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, Paris, Vrin, 1966 (1878), 386.

eux-mêmes construits en vue de la vie cellulaire. [...] Ce qui meurt, comme ce qui vit, c'est en définitive, la cellule.

Tout est fait par l'élément anatomique et pour l'élément anatomique. [...] Les appareils fondamentaux indispensables aux organismes supérieurs agissent donc tous, le système nerveux compris, pour procurer à la cellule les conditions physico-chimiques qui lui sont nécessaires et dont nous avons indiqué précédemment les plus générales. »⁸

Dans ce livre, Claude Bernard tentait non seulement de situer ses travaux par rapport à ses ultimes conceptions, mais aussi de positionner celles-ci en regard de ses principaux contemporains et prédécesseurs. Nombreuses sont donc les références explicites et les citations directes, afin d'assurer la justesse de ces positionnements. En ce qui concerne la théorie cellulaire, sa genèse et son histoire récente sont directement abordées au début de la cinquième leçon (sur les neuf qui constituent l'ouvrage), intitulée « Phénomènes de création organique ». Bernard y reconnaît l'importance des travaux traditionnellement identifiés comme fondateurs de la théorie cellulaire :

« Les travaux de Schleiden et Schwann fondèrent la *Théorie cellulaire*. Th. Schwann, en 1839, fit voir que tous les éléments de l'organisme, quel qu'en soit l'état actuel, ont eu pour point de départ une cellule. Schleiden fournit la même démonstration pour le règne végétal, de sorte que l'origine de tous les êtres vivants se trouvait ramenée à cet organite simple, *la cellule*. »⁹

Plus loin, Bernard rappelle qu'il s'ensuivit un débat sur le mode de formation des cellules, certains (dont Theodor Schwann) admettant d'abord la possibilité d'une néoformation à partir d'une masse gélatineuse non-cellulaire, d'autres (dont Rudolf Virchow), stipulant plus tard la nécessaire continuité génétique entre de tels éléments anatomiques¹⁰. A ce moment du texte, il semble entendu que l'auteur adhère aux rappels historiques qu'il vient d'esquisser. Cependant, dès les pages qui suivent, Bernard pose de sérieuses limites à son acceptation de la théorie cellulaire, et par là complique le concept de cellule qu'il entend élaborer.

⁸ *Ibid.*, 367.

⁹ *Ibid.*, 184.

¹⁰ *Ibid.*, 186-187.

Claude Bernard et la fondation d'une physiologie générale, position réelle

Comme souvent chez Bernard, la contradiction et le décalage sont constitutifs de la marche même du texte. C'est ainsi que juste après la partie consacrée à la théorie cellulaire, l'auteur aborde une conception alternative du vivant élémentaire, la théorie protoplasmique. En opposition avec les pages qui précèdent, il est alors posé que « la vie commence *avant* la cellule. La cellule est déjà un organisme complexe. Il y a une substance vivante, le protoplasma, qui donne naissance à la cellule et qui lui est antérieure. »¹¹

L'antériorité du protoplasme sur la cellule semble double ; du point de vue de l'ontogenèse, la cellule pourrait se construire à partir d'une masse protoplasmique (rapport d'engendrement génétique) ; du point de vue de la structure, la cellule est comprise comme une masse protoplasmique compliquée, anatomiquement différenciée car possédant un noyau et une enveloppe bien définis (rapport de hiérarchie structurale). Ici, Bernard veut rapprocher sa position de celle défendue par Ernst Haeckel¹², sans toutefois intégrer la dimension évolutive et temporelle qui sous-tendait les vues générales du zoologiste de Iéna. Ce faisant, il s'écarte de la lettre de la théorie cellulaire, en indiquant simultanément que des cellules peuvent se former *de novo*, et qu'il existe des *êtres* protoplasmiques non définis du point de vue morphologique¹³.

A la fin de sa vie, lorsque Bernard se pose en théoricien de la phénoménologie vitale, il admet donc la possibilité de l'existence d'êtres simples et élémentaires, non-cellulaires, comme le fameux *Bathybius haeckelii*, sorte de gelée primitive dont on pensait à l'époque avoir trouvé quelques traces dans les zones profondes des océans¹⁴. Par conséquent, la forme, pour Bernard, n'est pas un attribut nécessaire de la vie. Il peut exister des êtres capables de se nourrir – et donc vivants – et pourtant qui, en tant que simples masses protoplasmiques, ne présentent aucune organisation morphologique définie, pas même celle de la cellule. Pour qui désire étudier la mécanique fondamentale de la vie (ses « rouages »), il est nécessaire de ne pas s'attarder sur des caractéristiques secondes et inessentiels, comme la forme, mais au contraire de se concentrer sur ce qui précisément est commun à tous les vivants, c'est-à-dire

¹¹ *Ibid.*, 187. Nous soulignons.

¹² *Ibid.*, 188.

¹³ Bernard parle le plus souvent de *matière* ou de *substance* vivante lorsqu'il traite du seul protoplasme, et semble parfois réserver le vocable d'*être* aux seules cellules (p. 353). Néanmoins, à plusieurs reprises, le protoplasme amorphe est également désigné comme *être* vivant (p. 190).

¹⁴ *Ibid.*, 189.

« une composition ou un arrangement physico-chimique déterminé »¹⁵, celui qui caractérise le protoplasme.

Ce positionnement théorique de Bernard doit se comprendre à la lumière de son projet scientifique général, celui de la fondation d'une physiologie scientifique. Le texte de 1878 semble de ce point de vue fonctionner en quatre temps. Dans une première partie (leçons une à trois), l'auteur discute de manière ouvertement spéculative la notion de vie. Cette discussion est de part en part traversée par l'importance d'un ensemble de travaux réalisés plus de vingt ans auparavant, ceux portant sur la synthèse de matière sucrée par les animaux, dont la fameuse expérience du foie lavée fut l'aboutissement. Les animaux, comme les végétaux, semblent bien être le théâtre de processus de destruction organique *et* de synthèse organique (nutrition), ce qui laisse entrevoir la possibilité d'une science générale du vivant, la *physiologie* (ce terme indiquant un projet plus vaste que le champ de la physiologie actuelle, projet que le siècle suivant préféra nommer biologie). Cette possibilité est renforcée par le postulat du déterminisme des phénomènes vitaux, déterminisme qui autorise et appelle l'emploi de la méthode expérimentale en physiologie.

La quatrième leçon traite l'une des deux facettes de la mécanique vitale, le cas des processus de destruction organique. De manière symétrique mais plus développée, les leçons cinq à sept se concentrent sur les phénomènes de création organique, et plus particulièrement sur ce que Bernard appelait la « synthèse chimique », soit l'assimilation de matière par une substance protoplasmique en expansion. Il s'agit, pour l'auteur, de montrer que cette synthèse revêt les mêmes caractères généraux chez les animaux et les végétaux, car le protoplasme possède une remarquable unité de composition et de constitution. En droit, les propriétés protoplasmiques doivent pouvoir être soumises à l'étude expérimentale, car elles sont sous la dépendance d'un étroit déterminisme physico-chimique.

La dernière leçon, la huitième (la neuvième est un résumé de l'ouvrage), marque les limites du projet bernardien. L'auteur y étudie l'autre facette de la création organique, ce qu'il appelle la « synthèse morphologique ». Contrairement à la synthèse chimique, celle-ci ne trouve pas ses causes déterminantes uniquement dans la nature actuelle, mais pour l'essentiel dans le passé de la vie : c'est du fait de l'hérédité et de l'atavisme que les mêmes formes se perpétuent au fil des générations. En cela, la morphologie échappe aux possibilités de la science expérimentale, et ne peut être étudiée que par l'observation comparative (voire « contemplative »), méthode traditionnelle du zoologiste. Pour Claude Bernard, la forme et la

¹⁵ *Ibid.*, 192.

substance semblent bien être dans un rapport d'indépendance complète¹⁶. A titre d'arguments, il convoque à la fois la comparaison avec les espèces chimiques, qui peuvent cristalliser de diverses manières¹⁷, et le cas des amibes, êtres vivants rudimentaires qui ont la possibilité de revêtir des formes très différentes¹⁸. Ce postulat d'indépendance de la forme et de la substance est formé consécutivement (chronologiquement et logiquement) à une exigence première : assurer la possibilité d'une physiologie expérimentale de la matière vivante. En effet, si le développement d'une physico-chimie de la vie nécessite une profonde unité de la matière protoplasmique, alors il devient nécessaire de postuler que les innombrables formes prises par les vivants sont sans lien avec la matière qui les constitue, mais qu'elles résultent d'une sorte de moulage indépendant (le terme de « moule »¹⁹ apparaît à plusieurs reprises sous la plume de Claude Bernard), dirigé par l'hérédité.

En 1878, l'objet de la physiologie est ainsi explicitement limité à la seule matérialité des organismes, sans considération de forme. C'est sur elle, et seulement sur elle, que l'expérimentateur peut espérer agir. La cellule, être morphologiquement défini, échappe déjà à la causalité du laboratoire, et par conséquent, ne peut représenter le vivant élémentaire. Pour Claude Bernard, la physiologie générale appelait comme une nécessité l'existence d'une matière vivante amorphe.

Il nous semble donc falloir nuancer le jugement classiquement émis par l'historiographie contemporaine, et qui fait de Bernard un des artisans principaux de l'élaboration d'une physiologie cellulaire en tant qu'instance unificatrice de la physiologie²⁰. Si, comme le propose Holmes, Bernard a effectivement intégré petit à petit les thèses de Virchow à sa propre réflexion sur les rapports entre éléments liquides et éléments solides au sein de l'organisme métazoaire (surtout à partir de 1861, date de la traduction en français du livre *La pathologie cellulaire*), cette perspective unificatrice paraît ensuite avoir été replacée au sein d'un projet encore plus général, et dont le fondement explicatif se situe en-deçà de la structure cellulaire. Partant, il serait possible d'écrire que la science des phénomènes communs aux animaux et aux végétaux dont le programme est esquissé dans cet ultime ouvrage ne pouvait être une physiologie *cellulaire*.

¹⁶ Ce que Joseph Schiller avait déjà relevé, sans toutefois que cela le conduise à diminuer l'importance de la théorie cellulaire au sein de la physiologie bernardienne : Schiller, J., 1961, *op. cit.*, 66.

¹⁷ *Ibid.*, 294.

¹⁸ *Ibid.*, 297.

¹⁹ *Ibid.*, 193.

²⁰ Holmes, F.L., 1963, *op. cit.* Voir également : Canguilhem, G., La constitution de la physiologie comme science, in Georges Canguilhem, *Etudes d'histoire et de philosophie des sciences concernant les vivants et la vie*, Paris, Vrin, 2002 (1968), 226-273. Canguilhem écrit : « L'unité de la physiologie, déjà pour Claude Bernard et à plus forte raison pour Max Verworn, c'était l'unité de la physiologie cellulaire. » (p. 239).

Dissidence néolamarckienne et constitution du transformisme expérimental

Le texte de 1878 devait pour un temps fournir le cadre des discussions théoriques à venir dans bon nombre de branches de la biologie naissante, au moins dans le contexte de la science française. Cela ne signifie pas que les préceptes bernardiens furent nécessairement acceptés, ou simplement développés et approfondis, mais que toute nouvelle intention théorique y trouvait référence, soit positivement, soit négativement. Nous envisagerons ici la manière dont les biologistes français néolamarckiens redéfinirent le concept de cellule, en prenant explicitement le contre-pied de la lettre bernardienne.

Dès le début des années 1880, un groupe de jeunes zoologistes et botanistes tenta d'imposer l'hypothèse transformiste à une communauté scientifique jusque-là rétive aux conceptions évolutionnistes. Ce transformisme, contrairement à celui proposé quelques années plus tôt par Darwin, se donnait comme une tentative pleinement scientifique de compréhension des mécanismes de modification des formes vivantes, car il entendait prendre appui sur la méthode expérimentale²¹.



Figure n°1 : *Gaston Bonnier dans son laboratoire de « Botanique expérimentale », à Fontainebleau*
(Dossier de Gaston Bonnier, Archives de l'Académie des sciences)

²¹ Loison., L, Le projet du néolamarckisme français, *Revue d'Histoire des Sciences*, à paraître.

Un des premiers programmes de recherche à même d'en assurer le soutien fut celui conduit par les botanistes Gaston Bonnier puis Julien Costantin. Il s'agissait, à l'aide de multiples séries d'expériences contrôlées, de montrer que la forme des végétaux était sous le déterminisme étroit des conditions physico-chimiques du milieu. Ainsi, en cultivant des plants identiques dans des régions différentes (Bonnier), ou en soumettant au laboratoire des organes identiques à des conditions de culture variées (Costantin), on montrait aisément toute la plasticité des formes du vivant. Le critère expérimental, élevé par Claude Bernard au rang de premier critère de scientificité, semblait donc contredire certaines des thèses les plus essentielles du maître. Constatant les résultats positifs de ses propres recherches et de celles conduites par ses collègues, Bonnier questionnait la validité des limitations bernardiennes :

« On dit souvent que l'anatomie ne se prête pas à l'expérimentation. Est-ce vrai ? Claude Bernard considérait la forme et la structure des êtres vivants comme une donnée immuable. En changeant le milieu extérieur, disait-il, on peut provoquer ou empêcher les manifestations vitales, ralentir ou accélérer le développement d'un être ; mais on ne saurait modifier sensiblement ni sa forme, ni son évolution, ni sa structure. Le *déterminisme*, tel qu'il le comprenait, est étroitement limité aux phénomènes physiologiques, indépendamment de la morphologie. [...] Il s'agit de savoir si ce moule dans lequel Claude Bernard considère la forme comme coulée est aussi invariable qu'il le paraît. Expérimentalement, peut-on agir sur la structure des organes et sur la nature des tissus qui les composent ? En un mot, existe-t-il une *anatomie expérimentale* ? »²²

Le moule (tout comme la matière) apparaissait bien sous le contrôle des variations des paramètres des milieux ambiants (ce que Claude Bernard sembla admettre au moins une fois, en 1867²³, dans son célèbre *Rapport sur les progrès et la marche de la physiologie générale en France*). On pouvait même montrer que le moule cellulaire lui-même était variable, et que certains types cellulaires étaient largement modifiables en fonction des conditions de culture.

²² Bonnier, G., L'anatomie expérimentale, *Revue scientifique*, 1893, 52, 225-231, 225.

²³ Gayon, J., Un objet singulier dans la philosophie biologique bernardienne : l'hérédité, in Jacques Michel, 1991, *op. cit.*, 169-182.

Figure n°2 : **Différences anatomiques à l'échelle cellulaire entre des plants cultivés en altitude et en plaine**

(G. Bonnier, *Notice sur les Travaux scientifiques de M. Gaston Bonnier*, Corbeil, 1894)

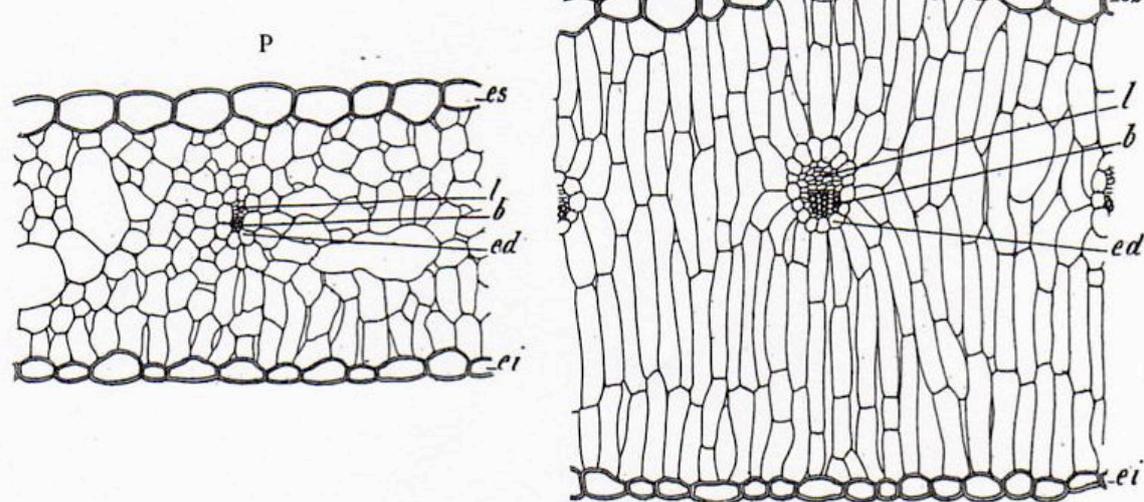


Fig. 7 et 8. — Autre exemple du changement de structure des feuilles de la même plante (*Lotus corniculatus*) en plaine P et en montagne M.

Fig. 7. — Fragment du limbe de la feuille coupé en travers du plant cultivé en plaine (alt. : 50 m.) montrant les cellules peu allongées perpendiculairement au limbe, et la feuille peu épaisse.

Fig. 8. — Fragment de la feuille comparable du plant provenant du même individu, mais cultivé en montagne (alt. : 2700 m.) montrant les cellules très allongées perpendiculairement au limbe, et la feuille très épaisse.

Pour les néolamarckiens français, ceci indiquait nettement que le choix théorique de Claude Bernard, consistant à isoler la forme cellulaire de la substance cellulaire, n'était pas le bon. Il fallait au contraire admettre une imbrication étroite entre la composition chimique du protoplasme et la forme prise par la structure cellulaire. Ce faisant, la méthode expérimentale devenait légitime dans le champ du transformisme :

« La théorie de l'Evolution des êtres organisés ne doit pas se limiter à des observations et à des hypothèses. Montrer ce qui restera de cette théorie et ce qui devra en disparaître, tel sera le rôle du *transformisme expérimental*. »²⁴

²⁴ Bonnier, G., 1893, *op. cit.*, 231.

En plus de la question du concept de cellule, les liens entre la physiologie bernardienne et le transformisme expérimental français sont nombreux (principe du déterminisme, méthodologie expérimentale, importance premières des processus de nutrition). Pour une analyse détaillée, voir : Loison, L., *Qu'est-ce que le néolamarckisme ? Les biologistes français et la question de l'évolution des espèces, 1870-1940*, Paris, Vuibert, 2010.

La dichotomie bernardienne entre matière et forme fut donc refusée, en toute connaissance de cause. La cellule devait être comprise comme une totalité, dans le sens précis où l'ensemble de ses propriétés (fonctionnelles *et* formelles) résultait *in fine* de la composition chimique de son protoplasme. Félix Le Dantec, qui fut un des néolamarckiens les plus actifs au tournant du XX^e siècle, milita sans relâche pour l'abandon du concept de cellule tel qu'il avait été élaboré par Claude Bernard. En effet, une telle absence de rapport entre forme et matière nécessitait d'introduire une explication supplémentaire pour rendre compte de la morphologie cellulaire. Bernard y voyait le résultat du jeu de l'hérédité, sans aller plus loin dans la clarification de cette notion. D'autres, comme le zoologiste allemand Auguste Weismann, proposaient que les caractères morphologiques des cellules soient réglés par le jeu de particules intra-protoplasmiques définies, et par là donnaient corps à la nature de l'hérédité. Mais de telles hypothèses apparaissaient totalement artificielles à la plupart des biologistes français²⁵. Le Dantec, avant de se consacrer à plein temps à l'élaboration d'un système philosophico-biologique, fut d'abord un cytologiste formé à l'Institut Pasteur sous la direction d'Elie Metchnikoff. Ses propres recherches, qui portaient prioritairement sur les modalités de la digestion chez différentes espèces de protozoaires²⁶, le convainquirent qu'il n'était nullement nécessaire de postuler l'existence de telles particules représentatives. Une explication bien plus simple et rationnelle s'imposait d'elle-même si l'on renonçait au « dualisme » bernardien :

« Darwin a cru au même dualisme que Claude Bernard. Dans sa théorie des gemmules, il a séparé la matière de la forme. Il a attribué la vie au protoplasma, mais il a pensé que, dans le protoplasma, des particules invisibles distinctes du protoplasma donnent à ce dernier sa forme et ses propriétés personnelles ! Cette théorie reprise et amplifiée par Weismann a conduit à l'échafaudage le plus invraisemblable et le plus antiscientifique ! »²⁷

Face à ce dualisme, Le Dantec opposait un monisme matérialiste censé pouvoir expliquer la totalité des caractéristiques des êtres vivants en se plaçant exclusivement sur le terrain de la chimie du protoplasme. Au cours des années 1880, de nouvelles expéditions scientifiques en haute mer avaient montré que le bathybius n'était qu'une chimère, et que pour le moment, des masses protoplasmiques amorphes n'avaient jamais été observées. Par ailleurs,

²⁵ Loison, L., *Qu'est-ce que le néolamarckisme ? Les biologistes français et la question de l'évolution des espèces, 1870-1940*, Paris, Vuibert, 2010.

²⁶ Le Dantec, F., *Recherches sur la Digestion intracellulaire chez les Protozoaires*, Lille, Imprimerie L. Danel, 1891.

²⁷ Le Dantec, F., *La Crise du Transformisme*, Paris, Alcan, 1909, 267.

certaines résultats expérimentaux semblaient apporter un appui particulièrement net aux thèses néolamarckiennes, notamment ceux des expériences de mérotomie. Il s'agissait de procéder à la fragmentation d'organismes unicellulaires (comme le stentor) et d'observer le devenir des différentes sections obtenues. Celles possédant le noyau d'origine étaient à même de régénérer l'individu protozoaire, avec sa forme propre. En 1895, le zoologiste Yves Delage, professeur à La Sorbonne, publiait la première édition de son célèbre ouvrage-somme sur la structure du protoplasme (*La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*). Comme chez Bonnier ou Le Dantec, l'unité de la cellule est posée en règle absolue. Le « protoplasma n'est jamais amorphe »²⁸, et par conséquent, le vivant élémentaire est nécessairement cellulaire.

Félix Le Dantec alla même encore plus loin dans l'opposition au maître. Dès ses premiers écrits, il remit également en question l'un des fondements de la physiologie bernardienne, celui qui liait le fonctionnement vital à la destruction organique. Claude Bernard présentait cette proposition comme un « axiome physiologique », et l'énonçait ainsi : « Toute manifestation vitale est nécessairement liée à une destruction organique »²⁹. Pour Le Dantec au contraire, le fonctionnement des cellules n'aboutit pas à leur usure, mais à leur développement. La cellule en train de vivre (ce qu'il appelait « vie élémentaire manifestée ») est donc toujours en phase de croissance et d'assimilation du milieu. C'est à partir de ce positionnement qu'il élaborait sa théorie de l'*assimilation fonctionnelle*³⁰, qui permettait de réactualiser une maxime lamarckienne bien connue, celle stipulant que la fonction crée l'organe. Il espérait ainsi expliquer mieux que Claude Bernard les processus responsables de la synthèse morphologique (ce qui lui valut quelques passes d'arme avec Albert Dastre³¹) :

« De cette loi de l'assimilation fonctionnelle, découle immédiatement une conclusion capitale :

Les machines que l'homme construit s'usent en fonctionnant ; aussi ne se construisent-elles pas elles-mêmes, tandis que *le contraire a lieu pour les êtres vivants*. Le principe de la destruction fonctionnelle de Claude Bernard empêche de concevoir la synthèse morphologique ; si la glande s'usait en sécrétant, il n'y aurait pas de glandes ; si le muscle s'usait en se contractant, il n'y aurait pas de muscles ; si les corps vivants se détruisaient en vivant, il n'y aurait pas de corps vivants. »³²

²⁸ Delage, Y., *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*, Paris, C. Reinwald, 1895, 15.

²⁹ Bernard, C., 1966, *op. cit.*, 157.

³⁰ Loison, L., 2010, *op. cit.*, 87-97.

³¹ Dastre, A., *La Vie et la Mort*, Paris, Flammarion, 1907.

³² Le Dantec, F., *Théorie nouvelle de la vie*, Paris, Alcan, 1896, 252.

Paradoxalement, c'est en renversant l'une des thèses principales de la philosophie biologique bernardienne que les néolamarckiens français créèrent les conditions de possibilité d'un évolutionnisme authentiquement bernardien. En effet, si la morphologie n'est que l'expression actuelle de la composition chimique des protoplasmes, alors elle devient un caractère secondaire du vivant. Le transformisme, à l'origine attaché au recensement des successions de formes au cours du temps, devait désormais porter toute son attention aux modifications protoplasmiques. La part physiologique de l'évolution prenait alors le pas sur la part morphologique, et le transformisme expérimental devenait un simple chapitre de la physiologie expérimentale. L'évolution physiologique était bien comprise comme le *primum movens*, et entraînait par voie de nécessité l'évolution morphologique.

Un demi-siècle plus tard, au moment où cette conception de l'évolution s'éteignait progressivement, Maurice Caullery, titulaire de la chaire d'Evolution des êtres organisés à la Sorbonne, voyait dans cet échec le signe d'un choix théorique malheureux. Il proposait à nouveau de mieux distinguer la physiologie de la morphologie, et ainsi de revenir au projet bernardien initial :

« Il ne faut pas, en effet, se faire trop d'illusion sur l'application de la méthode expérimentale quand il s'agit de rechercher l'origine des organismes ou leurs transformations. On pouvait, il y a un siècle, les supposer très plastiques, et ne pas mesurer toute la distance qui séparait les plus simples de la matière inorganisée. Il n'en est plus de même aujourd'hui. Si le fonctionnement vital élémentaire a été ramené d'une manière rigoureuse à un déterminisme physico-chimique dont la pleine valeur a été définitivement et radicalement établie depuis l'époque de Claude Bernard, il s'accomplit, comme le grand physiologiste l'a exprimé avec une belle lucidité, dans le cadre de formes et de structures qui échappent aux conditions présentes. »³³

³³ Caullery, M., *Le problème de l'évolution*, Paris, Payot, Bibliothèque scientifique, 1931, 240-241.

Conclusion

La manière dont une œuvre clef participe à l'histoire du savoir peut aussi s'apprécier au-delà des seuls légataires reconnus et dans des perspectives qui ne prolongent pas l'intention initiale. Les *Leçons sur les phénomènes de la vie* fut à l'évidence un objet incontournable pour la biologie française à la fin du XIX^e siècle. Les néolamarckiens français, parce qu'ils souhaitaient développer un transformisme expérimental, eurent besoin de renverser le concept bernardien de cellule, en affirmant la nécessité du lien entre composition protoplasmique et forme cellulaire. Cette opposition ne doit pas masquer l'essentiel : c'est à partir de Claude Bernard, et d'une certaine façon pour le rejoindre, qu'il y eut élaboration théorique. C'est donc bien sa physiologie générale qui structura le champ des possibles pour la génération de savants qui lui succéda.

On pourrait étendre, d'ailleurs, la portée de cette influence. Richard Burian et Jean Gayon ont montré qu'un des principaux fondateurs de la biologie moléculaire, André Lwoff, développa durant les années 1930 et 1940 une conception de la transformation des vivants empruntant beaucoup aux thèses bernardiennes³⁴. Lwoff, comme Bernard, donnait le primat aux propriétés physiologiques des cellules (son livre majeur s'intitule *L'Évolution physiologique*³⁵), et développa avec le protistologue Edouard Chatton le concept d'*organite doué de continuité génétique* pour rendre compte de la genèse des structures morphologiques cellulaires, genèse qui semblait échapper aux possibilités physiologiques actuelles des protoplasmes.

Enfin, si l'on prend le risque d'un point de vue plus général, il est un fait que les scientifiques français participèrent plus que discrètement à l'essor de la génétique puis de la théorie synthétique de l'évolution. Dans un cas comme dans l'autre, il s'est agi de disciplines prioritairement portées vers l'explication des propriétés morphologiques des organismes et qui mirent de côté les questions proprement physiologiques. Dès lors que le problème de la physiologie du gène devint central, la participation française s'en trouva augmentée³⁶.

³⁴ Burian, R., Gayon, J., Un évolutionniste bernardien à l'Institut Pasteur ? Morphologie des ciliés et évolution physiologique dans l'œuvre d'André Lwoff, in Michel Morange (sous la direction de), *L'institut Pasteur, Contributions à son histoire*, Paris, La Découverte, 1991, 165-185.

³⁵ Lwoff, A., *L'Évolution physiologique, Etude des pertes de fonctions chez les micro-organismes*, Paris, Hermann, 1944.

³⁶ Burian, R., Gayon, J., Zallen, D., The Singular Fate of Genetics in the History of French Biology, 1900-1940, *Journal of the History of Biology*, 1988, 21, 357-402.