

**Auguste Chauveau (1827-1917)
et l'essor de l'énergétique dans la physiologie française au
tournant du siècle**

Jean-Gaël Barbara¹

Introduction

Au début du XX^e siècle, la physiologie traverse une crise profonde, écartelée entre un désir d'autonomisation vis-à-vis de l'Anatomie, longtemps considérée comme discipline souveraine, et la nécessité d'ancrer son enquête fonctionnelle dans le détail des structures organiques. En France, plus qu'ailleurs, les tensions sont manifestes et nombre de physiologistes sont tentés d'inscrire leurs nouvelles recherches dans un ordre physico-chimique isolé du concept de cellule en se rapprochant des conceptions chimiques et moléculaires sur les colloïdes et les enzymes de Wilhelm Ostwald (1853-1932), Thomas Graham (1805-1869) et Frederick Gowland Hopkins (1861-1947).

En France, les carrières d'Albert Dastre (1844-1917), Charles Richet (1850-1935), Louis Lapicque (1866-1952) ou Auguste Chauveau (1827-1917) en témoignent, par le développement des études de chimie physiologique, portant sur la chaleur animale, ou de sérothérapie. En 1899, Marcel Eugène Emile Gley (1857-1930) rédige un rapport adressé à la Société de Biologie faisant part d'une nouvelle physiologie plus autonome dans sa démarche et ses objets. Les *Annales de physiologie et physico-chimie biologique* constituent son nouveau journal à partir de 1925. L'année suivante, la Société de Biologie éclate en donnant naissance à l'Association des Physiologistes de langue française. Mais c'est au tournant du siècle que la physiologie française s'adonne entièrement, et sans retour possible vers l'Anatomie, aux sciences physico-chimiques, en un mouvement

¹ CNRS, UMR 7102, Paris, F75005-France ; UPMC, UMR 7102, Paris, F75005-France ; CNRS, UMR 7596 REHSEIS, Paris, F75013-France ; Université Paris 7, UFR de Biologie, UMR 7596 REHSEIS, Paris, F75013-France.

qu'illustre parfaitement l'ouvrage de Dastre, *La vie et la mort*². Cependant ces nouvelles orientations furent souvent locales et individuelles, et bien qu'instaurant des lieux de rencontre entre pratiques disciplinaires distinctes, elles ne réalisent pas encore une nouvelle union de la physiologie, de la biochimie et de la physique appliquées au vivant.

Pour ne citer qu'un exemple, Dastre fait peu de cas dans son ouvrage des travaux d'Auguste Chauveau qui travaille depuis 1886 à développer le concept d'énergie dans le domaine de la contraction musculaire.

Notre objectif est donc double. Nous montrerons la diversité des études locales de physiologie s'appuyant sur le concept d'énergie, en particulier par une étude de cas portant sur les travaux de Chauveau, et nous démontrerons d'autre part comment ces pistes de recherche parviennent progressivement à unir plusieurs disciplines en des approches singulières qui s'autonomisent en sous-disciplines dominantes. C'est à la naissance de la bioénergétique musculaire qu'on assistera, ainsi qu'à celle de nouveaux procédés de constitution énergétique du muscle qui aboutissent à une synthèse des objectivations physiologique, thermodynamique et biochimique. Nous aurons ainsi montré comment un cadre théorique lié à l'énergétisme est parvenu à articuler des pratiques anciennes et nouvelles au sein d'une nouvelle discipline, sans oublier les voies sans issue pour la science fondamentale, dont certaines, comme une thermodynamique appliquée à l'Homme, ont connu cependant certaines applications.

² A. Dastre. *La vie et la mort*. Flammarion, Paris, 1903.

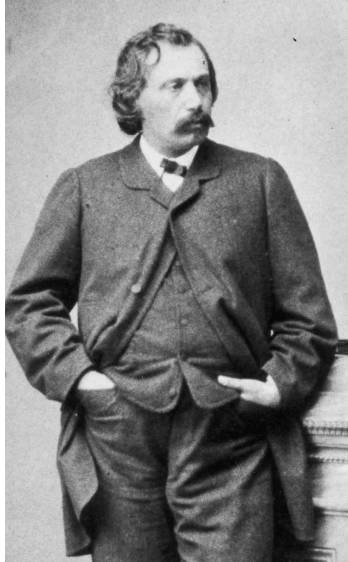


Fig. 1. Auguste Chauveau(1827-1917).

Les voies multiples de la physiologie d'Auguste Chauveau

Elève de Claude Bernard (1813- 1878), Chauveau s'est consacré au cours des années 1880 à l'étude de la glycogénèse. Mais il s'est fait particulièrement connaître lorsqu'il a insisté sur le fait que l'analyse topographique de la consommation du glucose indiquait son extension aux divers territoires sanguins, ce qui réfutait l'idée initiale de Cl. Bernard faisant du poumon le siège unique de combustion, et le corps humain tout entier une centrale thermique et énergétique. Ses études sur le cœur, réalisées avec Etienne Jules Marey, furent pour lui une première approche de physiologie descriptive de la contraction musculaire. Et c'est assez naturellement qu'il s'ouvrit au domaine de la calorification, initié en France par Antoine-Laurent de Lavoisier (1743-1794), afin de poursuivre de façon autonome une nouvelle approche disciplinaire de physiologie musculaire. En France, ce domaine était alors en plein développement par des études sur la production de la chaleur animale (Richet, mais aussi Arsène d'Arsonval (1851-1940), puis Jules Lefèvre) prenant en compte des facteurs externes et internes

(environnement, régime alimentaire, etc.). Mais ce champ de recherche tendait néanmoins à devenir lui aussi assez descriptif.

A propos des diverses approches énergétiques en biologie, Dastre faisait remarquer que «l'énergie ne fait que revenir à son berceau», puisqu'en effet Julius Robert von Mayer (1814-1878) était médecin et Hermann von Helmholtz (1821-1894) physiologiste de renom. En s'inspirant également d'auteurs allemands, Georges Weiss (1859-1931) et Lapicque étudiaient l'excitabilité des nerfs par une approche physique quantitative formulant ses principes sous forme de lois, à la manière reprise également par Lapicque dans l'énergétique alimentaire. La nouvelle approche de Chauveau s'inscrivait également dans cette quête générale d'une démarche physiologique moins descriptive, plus quantitative, et tournée vers la littérature allemande.

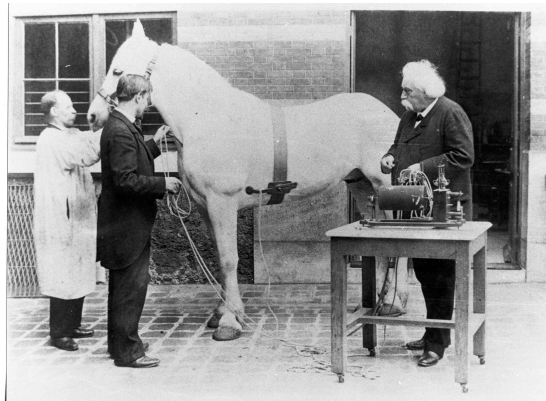


Fig. 2. Chauveau (à droite) démontrant son expérience de cardiographie intracardiaque sur un Cheval non anesthésié.

D'une question bernardienne à la calorification

En 1886, Chauveau reprend une ancienne étude réalisée trente années plus tôt dans l'école de Cl. Bernard³ : du sucre est présent dans toutes les artères et en quantité moindre après passage dans les organes quels qu'ils soient. La conception lavoisienne du

³ A. Chauveau. « Nouvelles recherches sur la question glycogénique ». CR Acad. Sci., 1856, 42, 1008-1012.

poumon comme siège unique de la combustion est abandonnée par Cl. Bernard qui reprend ce sujet en personne dès 1858. Mais la perspective de Chauveau est autre. « Si j'ai consacré tant de labeur à cette recherche [de 1856], déclare-t-il, c'est qu'au point de vue de la calorification, la perte de la glycose subie par le sang en passant des artères dans les veines constitue un fait primordial d'une haute importance. »⁴ En 1886, Chauveau peut enfin se lancer seul dans cette aventure. Il a obtenu en 1877 une Chaire de Médecine expérimentale à la Faculté de Médecine de Lyon et travaille dans son laboratoire de physiologie de l'Ecole vétérinaire de Lyon⁵ (Figure 3). C'est aussi en 1886 qu'il est nommé Inspecteur Général des Ecoles vétérinaires ; Chauveau a alors cinquante-neuf ans.

La question de la chaleur animale est toujours en suspens par des remises en cause théoriques par Cl. Bernard (1856-1879), Joseph-Noël Sampolo (1861), Bardeau (1870), Robert de Latour (1886), etc. et plus tard Charles Richet (1889). « Pour quelles raisons, demande Cl. Bernard, considère-t-on que la chaleur produite par la contraction musculaire résulte d'une combustion directe du carbone et de l'hydrogène [conception de Lavoisier] ? »⁶ En 1872, Bernard précise ce domaine par des questions plus précises : « Y a-t-il équivalence entre les phénomènes chimico-caloriques développés et le mouvement musculaire produit ? Peut-on, en un mot, appliquer ici la loi de l'équivalent mécanique de la chaleur ? Toutes ces questions de transformation de forces, qui ont pris une si grande extension dans les sciences mécaniques, devaient naturellement chercher à s'introduire dans la physiologie des phénomènes mécaniques de la vie [...] »⁷ A la fin des années 1880, Richet combat le médecin de Latour qui attribue un rôle dominant aux capillaires sanguins, tandis que Sanson⁸ développe

⁴ A. Chauveau. «La glycose, le glycogène, la glycogénie, en rapport avec la production de la chaleur et du travail mécanique dans l'économie animale ». CR Acad. Sci., 1886, 103, 974-980, p. 976.

⁵ Informations sur la maquette disponibles sur http://www.vet-lyon.fr/pre/vetolyon/archive/histo/h_02_20.html

⁶ Cl. Bernard. *Leçons sur la chaleur animale*. Paris, Baillière et fils, 1876.

⁷ Cl. Bernard. *De la physiologie générale*. Paris, Hachette, 1872.

⁸ A. Sanson. « Sur la source du travail musculaire et sur les prétendues combustions respiratoires ». CR Acad. Sci., 1880, 91, 336-339.

une réflexion autour du rôle des fermentations dans la production de chaleur animale ; la calorimétrie semble devenue une physiologie de la thermorégulation finalement assez éloignée de l'énergétique.

Dans cette période, si Richet et d'Arsonval placent leurs travaux dans le domaine de la calorimétrie, Chauveau tente une nouvelle approche par l'association de la vivisection réalisée sur le Cheval. La circulation d'un muscle est utilisée pour contrôler les flux de matières et de chaleur. De sorte que le système associant le muscle et son réseau circulatoire devient un véritable calorimètre naturel. La question initiale est simple et l'une des plus prégnantes en énergétique animale : quel est l'équivalent mécanique de la chaleur ? Il s'agit de vérifier la loi de conservation de l'énergie chez un organisme vivant et de vérifier que le résidu énergétique non converti en travail mécanique par la combustion du glucose est restitué sous forme de chaleur. C'est la recherche de l'équivalent mécanique de la chaleur, tel qu'il fut défini par James Joule (1818-1889) pour la compression d'un gaz. Ainsi, la question portant sur la quantité de travail équivalant à une certaine quantité de chaleur se déplaçait de la physique à la biologie.

La mesure de l'équivalent mécanique de la chaleur dans un muscle (Chauveau, 1887)

Chauveau s'attaque à l'un des problèmes les plus difficiles du domaine, puisqu'il s'agit de réaliser un ensemble de mesures précises pour vérifier l'équation de conservation de l'énergie prédite par la physique. Selon lui, « tout le monde s'entend sur ce point, que les lois de la transformation et de la conservation de l'énergie doivent être appliquées, dans leur ensemble, aux manifestations de l'activité physiologique des êtres organisés. Ce principe [...] n'a pourtant reçu qu'un commencement de démonstration expérimentale rigoureuse. »⁹ ; « Quelle est la destination de ce supplément de travail chimique ? Se transforme-t-il entièrement en travail mécanique ? Y a-t-il une part, et laquelle,

⁹ A. Chauveau. « Du travail mécanique et de son équivalence ». Revue scientifique, 1888, 41, 129-139, p. 129n.

réservée à d'autres transformations de l'énergie ? Ce sont des questions qui touchent aux points les plus délicats et les plus difficiles à étudier de la Thermodynamique biologique. »¹⁰

Chauveau a l'idée d'utiliser le muscle releveur de la lèvre supérieure du Cheval, un muscle bien délimité, accessible par chirurgie légère, irrigué et drainé par deux gros vaisseaux, l'un afférent, l'autre efférent. Dans l'expérience, on doit tenir compte de l'accélération du débit sanguin mesuré par un hémodromographe lors de l'exercice musculaire. Mais ce facteur de correction ne remet pas en cause le principe des mesures sanguines de glucose, d'oxygène, de gaz carbonique et de température en amont et en aval du muscle, à la suite d'un travail intense mesuré par un dynamographe. Chauveau trouve une valeur acceptable de 425 kg.m^{11} . L'expérience est considérée comme un succès et devient très rapidement citée dans tous les manuels de physiologie. Elle constitue un progrès net par rapport à celle de Gustave Adolphe Hirn (1815-1890). Mais les travaux calorimétriques ultérieurs de Wilbur Olin Atwater (1844-1907) éclipsent pourtant ce beau travail de Chauveau.



Fig. 3. Laboratoire de Chauveau à Lyon. Photographie de la maquette du laboratoire avec les salles d'expérimentation sur les chevaux en bas, à gauche et à droite. Photographie de l'intérieur de la salle de droite. La maquette est visible salle Chauveau, à l'Ecole vétérinaire de Lyon - Marcy l'Etoile.

¹⁰ A. Chauveau. «Nouveaux documents sur les relations qui existent entre le travail chimique et le travail mécanique du tissu musculaire. [...] » CR Acad. Sci., 1887, 104, 1763-1769, p. 1764.

¹¹ La valeur réelle est $1 \text{ cal} = 4185 \text{ J}$.

L'étude des réactions intermédiaires

La mesure d'un équivalent mécanique de la chaleur ne pouvait être le but d'une physiologie ; elle ne constituait que la vérification d'un principe physique validant un modèle biologique. Dès lors, le physiologiste pouvait chercher à en comprendre l'organisation et les mécanismes intimes. Si Chauveau reconnaît avoir appris de Marcelin Berthelot (1827-1907) la science des bilans énergétiques, son intérêt se porte alors sur les réactions énergétiques intermédiaires¹². Déjà, Adolf Eugen Fick (1829-1901) et Helmholtz avaient réalisé des séries de mesures de quantités d'acide lactique, un métabolite intermédiaire dans la combustion du glucose, et orienté certaines de leurs recherches vers le métabolisme énergétique du muscle. En 1888, plusieurs modèles de contraction musculaire proposant des intermédiaires réactionnels coexistent, dont celui de Carlo Matteucci (1811-1868), repris par d'Arsonval, pour qui l'énergie électrique représente un intermédiaire obligé entre la combustion chimique et le travail mécanique. Cependant, pour la majorité des physiologistes, cet intermédiaire est la chaleur, selon le modèle naïf de la machine à vapeur, accrédité par les travaux de Jules Béclard (1817 - 1887) et Rudolf Heidenhain (1834-1897). De nombreux auteurs dénoncent cette conception qui contredit le second principe de la thermodynamique. Chauveau lui-même démontre qu'elle n'est vraie que sur un muscle mort ; la vivisection est un détour utile ! Pourtant cette fausse théorie se rencontre encore souvent jusqu'aux premières décennies du XX^e siècle (Herzen, Vladesco, Lagrange) avec cet argument que le bilan énergétique chez un être vivant ne peut être meilleur que celui d'une machine mécanique considérée comme parfaite.

Chauveau entreprend une série de mesures sur l'Homme en étudiant les échanges respiratoires. Il conclut que « le travail mécanique exécuté par les muscles n'exige, pour sa production en propre, c'est-à-dire pour le soulèvement même des charges, qu'une dépense énergétique équivalente à la valeur de ce travail. C'est la première fois qu'une démonstration de la loi de l'équivalence est

¹² A. Chauveau, 1888, op. cit., pp. 129-130.

donnée pour les travaux qui prennent leur source dans l'activité des tissus de l'organisme animal. La belle et mémorable expérience de Hirn, qui validait cette démonstration, n'avait pas réussi à l'atteindre. »¹³ Par de judicieuses restrictions alimentaires, soit l'utilisation de régimes différents (régime exclusivement protéique, ou lipidique, ou à base d'hydrates de carbone) Chauveau établit que « le travail musculaire n'emprunte rien de l'énergie qu'il dépense aux matières albumoïdes des humeurs et des éléments anatomiques de l'organisme. »¹⁴ En reprenant ici la polémique entre Justus von Liebig (1803-1873) et Mayer sur la combustion des matières protéiques du muscle au cours de sa contraction, Chauveau établit sa théorie de l'isoglycosie selon laquelle les aliments sont énergétiquement équivalents sur la base de leur aptitude à libérer du sucre dans l'organisme par diverses voies métaboliques ; cela revient à dire que le sucre seul est utilisé pour la production d'énergie. Pour Chauveau, la chaleur n'est donc qu'un excretum, selon une expression reprise par Dastre. Par ce domaine de recherche, Chauveau parvient à unifier à Lyon, puis à Paris, où il réussit finalement à mettre sur pied des installations expérimentales dans les jardins du Muséum d'Histoire Naturelle, les diverses disciplines qui s'articulent dans l'énergétique physiologique humaine.

Etude de la force élastique

Chauveau est progressivement amené à définir avec plus de précision les notions de force et de travail. Or, au XIX^e siècle, l'usage de ce concept est problématique en physiologie. Le mot a une connotation négative depuis la multiplication excessive des concepts de forces vitales. De plus, Cl. Bernard est en général opposé à son usage. « Dans aucune science expérimentale, affirme-t-il, on ne connaît autre chose que les conditions physico-

¹³ A. Chauveau. « La loi de l'équivalence dans la transformation de la force chez les animaux [...] » CR Acad. Sci., 1896, 122, 113-120, pp. 118-120.

¹⁴ A. Chauveau. « Le travail musculaire n'emprunte rien de l'énergie qu'il dépense aux matières albuminoïdes des humeurs et des éléments anatomiques de l'organisme. » CR Acad. Sci., 1896, 122, 429-435.

chimiques des phénomènes ; on ne travaille à autre chose qu'à déterminer ces conditions. Nulle part on n'atteint les causes premières ; les forces physiques sont tout aussi obscures que la force vitale et tout aussi en dehors de la prise directe de l'expérience. »¹⁵ Si la force ne peut pas être un objet de la médecine expérimentale, elle fait néanmoins partie des facteurs d'expérience et des processus physiologiques dans les écoles allemandes. En particulier, la tradition wébérienne de la force s'est élaborée après la publication du célèbre texte *Über die Muskelbewegung*¹⁶, selon lequel une force créée dans le muscle lui permet de retrouver sa longueur naturelle (une sorte d'élasticité). Mais cette force augmente selon le degré d'excitation physiologique. Dans ses expériences, Weber utilise le concept de « Nutzeffekt » (effet d'utilisation) qui est une sorte de travail obtenu par la charge multipliée par la hauteur de soulèvement, tandis que, dans sa conception théorique, ce concept est remplacé par celui de « Muskelkraft » (travail musculaire), la force maximale exercée par le muscle. Tous ces travaux sont centrés sur la notion de force et le parallèle entre force créée et travail.

C'est à partir de 1888 que Chauveau analyse le concept de force. Chez Heidenhain et Fick, qui furent d'abord wébériens, la notion de force se dissipe peu à peu, tandis que les notions d'énergie et de travail l'emportent. Chauveau conçoit force et travail musculaire d'une manière nouvelle. La force élastique créée par l'énergie chimique est pour lui une mesure du travail du muscle. Il compare les contractions du muscle releveur de la lèvre supérieure à vide, fixé à un dynamomètre ou, en condition naturelle, à la lèvre. Or, à vide, le muscle consomme et ne s'échauffe pas : un travail intérieur s'exercerait contre des forces internes. La fonction du muscle serait donc de produire un travail à la fois interne et externe. Ce travail serait réalisé par une force élastique créée nécessitant une certaine dépense d'énergie. Chauveau fait à ce propos un parallèle avec l'élasticité étudiée en

¹⁵ Cl. Bernard, *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*. Paris, Baillière et fils, 1878, p. 55.

¹⁶ Par Eduard Weber (1806-1871). E Weber. « Über die Muskelbewegung », in Rudolph Wagner, *Handwörterbuch der Physiologie mit Rücksicht auf physiologische Pathologie*. Braunschweig, Vieweg, 1846.

physique, celle des gaz et des élastiques de caoutchouc en particulier.

Cette force élastique représente un intermédiaire énergétique dans le modèle de contraction musculaire de Chauveau. Selon Jules Lefèvre, cette idée revient à transformer une idée vitaliste de la force en une idée énergétiste. « Aussi s'expliquera-t-on, selon lui, que [...] les physiologistes aient été amenés à voir dans l'activité vitale elle-même une forme [...] de l'énergie. C'est ce postulat qui s'est traduit avec toute sa force dans l'expression de travail physiologique que M. Chauveau a employée pour désigner l'activité de la vie [...] il convient plutôt de donner à l'énergie supérieure [...] le nom d'énergie physiologique [...] une sorte d'expression très simplifiée de la mystérieuse activité vitale, en langage énergétique. »¹⁷

La nouvelle idée de Chauveau est critiquée par Dastre¹⁸ qui ne peut admettre que force et travail soient dissociés sous deux formes d'énergie distinctes contredisant ainsi l'usage en physique. Cependant Weiss, ingénieur des Ponts et Chaussées converti à la physiologie, la légitime entièrement.

A partir de cette conception de force élastique musculaire, Chauveau développe un programme de physiologie humaine consacré à la contraction musculaire. En 1890, il considère l'élasticité active du muscle, étudiée par une contraction statique, comme une forme transitoire d'énergie mise en œuvre dans la contraction. En 1891 et 1894, Chauveau fait paraître deux ouvrages de synthèse, *Le travail musculaire et l'énergie qu'il représente* et *La vie et l'énergie animale*¹⁹, d'un accès difficile pour les physiologistes, mais qui seront néanmoins très cités jusqu'aux années 1920. Ils formeront la base de l'énergétique physiologique française. Dès 1897, dans sa thèse de médecine présidée par Charles Richet, Mariette Pompilian rend hommage à Chauveau: « C'est un devoir pour nous de reconnaître la grande influence qu'ont eue sur nous les travaux de M. Chauveau. Notre

¹⁷ J. Lefèvre. « La Bioénergétique générale ». Rev. Gén. Sci. P. A., 1912, 23, 187-198, p. 194.

¹⁸ A. Dastre, 1903, op. cit.

¹⁹ A. Chauveau. *Le travail musculaire et l'énergie qu'il représente*. Paris, Asselin et Houzeau, 1891. A. Chauveau. *La vie et l'énergie animale*. Paris, Asselin et Houzeau, 1894.

travail est en grande partie le fruit des méditations de son œuvre, car ces travaux en constituent une des plus grandes et des plus importantes de la physiologie. ».

Conclusion

La carrière d'Auguste Chauveau est très emblématique de l'introduction du concept d'énergie en physiologie, car ce concept issu de la physique est placé dès l'origine au cœur d'une approche multidisciplinaire. Chauveau n'étudie pas simplement la contraction musculaire par un inscripteur graphique, ou la consommation d'oxygène dans différents territoires sanguins à proximité d'un muscle, ou encore l'influence des régimes alimentaires sur la production de chaleur animale. L'énergétique de tradition allemande est pour lui l'occasion de mettre à profit les avancées technologiques de l'école de Marey, dans une perspective bernardienne, afin de vérifier le principe d'Helmholtz. Il valide aussi son modèle expérimental, ce qui lui permet de contribuer de manière originale à une approche alimentaire de l'énergétique musculaire par son concept d'isodynamie.

Dès lors, Chauveau est engagé dans la recherche des réactions intermédiaires de la contraction du muscle. La synthèse des approches disciplinaires est réalisée. Bien sûr, les résultats peuvent paraître minces et peu fondamentaux, bien qu'ils s'inscrivent dans des polémiques importantes du moment. Néanmoins l'orientation générale prise est correcte ; elle sera celle d'Archibald Vivian Hill (1886-1977) et d'Otto Fritz Meyerhof (1884-1951) dans la distinction des réactions énergétiques musculaires aérobies et anaérobies qui leur vaudra le Prix Nobel de 1922.

Chauveau a su réaliser une nouvelle objectivation de la contraction musculaire par les concepts de force et de travail mécanique en associant différentes techniques de physiologie replacées dans le cadre théorique de l'Energétique. Ici, comme dans d'autres domaines, des conceptions théoriques ont servi de base heuristique forte pour articuler des pratiques distantes sur un même objet. Chauveau a ainsi constitué le muscle d'une manière plus fondamentale et moins descriptive que précédemment, en

cherchant à corréler des dépenses énergétiques avec des forces fournissant un travail extérieur et intérieur à partir d'une source d'énergie chimique. De sorte que c'est finalement l'association de la physique à un objet unique, le muscle, qui a pu réaliser cette nouvelle synthèse d'une science nouvelle, la bioénergétique, dont l'étude a permis de constituer au fil des décennies d'autres objets biologiques, comme par exemple les mitochondries, par des dissections fines des voies énergétiques intracellulaires qui se poursuivent actuellement encore dans les états normaux et pathologiques.

Si l'objectivation énergétique que Chauveau a développé dans l'étude des forces musculaires a finalement quitté le domaine de la physiologie pour entrer dans celui de la biochimie, c'est que le dynamisme de cette approche a permis son déplacement dans d'autres cadres expérimentaux en permettant la création d'autres objets biologiques élémentaires.

Remerciements

Je tiens à remercier Mme Pascale Pineau de la bibliothèque de l'Ecole Nationale vétérinaire de Lyon pour ses renseignements et l'autorisation de reproduire les photographies présentées.