

ÉDITORIAL

Depuis plusieurs années, la Société de Biomécanique présente des articles consacrés aux pionniers de notre discipline. Édités tout d'abord dans la Lettre puis dans le rapport d'activités, ils vous sont maintenant présentés en ligne sur le site WEB de la Société de Biomécanique.

Simon Bouisset, qui nous a quitté en 2019, a porté cette rubrique pendant de longues années ; il a également eu l'idée, en 2015, de l'édition d'un fascicule qui rassemblerait l'ensemble des articles déjà parus. En son hommage, Chantal Pérot s'est chargée de poursuivre avec brio ce défi de mise en forme de ce fascicule puis de son actualisation. Elle en a pris la responsabilité depuis fin 2017. À ses côtés, le Conseil d'Administration de la Société de Biomécanique a décidé de continuer à porter le flambeau en poursuivant ces travaux sur l'histoire de la Biomécanique.

Que de grands noms nous ont précédé ! C'est avant tout à eux qu'il nous faut rendre hommage pour avoir tant apporté à notre discipline.

Le chapitre 17 de ce livret était un hommage à Simon Bouisset rédigé par deux des plus proches collaborateurs de Simon, Serge Le Bozec et Manh-Cuong Do.

En cette année 2024, le livret s'enrichit de deux nouveaux chapitres : au chapitre 18 Claude Verdier et Valerie M. Laurent abordent l'histoire de la toute jeune Biomécanique cellulaire, un article passionnant. Damien Garcia remonte le temps, avec tout le talent qu'on lui connaît, pour retracer l'histoire de la biomécanique cardio-vasculaire qui constitue le 19ème chapitre du livret.

Bruno Watier
Président de la Société de Biomécanique

SB

Au sommaire

(par ordre chronologique d'édition)

- **J. A. Borelli par S. Bouisset**
- **E. J. Marey par S. Bouisset**
- **N. A. Berstein par S. Bouisset**
- **G. Demeny par H. Monod**
- **Locomotion du cheval et artistes animaliers par C. Degueurce**
- **G. Duchenne de Boulogne par F. Clarac et J. Massion**
- **A. V. Hill par J. Lebacqz**
- **W. Braune et O. Fischer par L. Mannoni**
- **A. Londe par H. Monod**
- **C.S. Sherrington par J. Duchateau**
- **J. Amar par H. Monod**
- **Ewald R. Weibel par D. Isabey, B. Louis et M. Filoche**
- **J. Lighthill par D. Barthes-Biesel et T.J. Pedley**
- **L. Figuiet - Histoire circulation du sang par C.Pérot - V. Deplano**
- **L. de Vinci par L. Cheze**
- **La biomécanique aux débuts de l'Histoire par D. Garcia**
- **Simon Bouisset et la biomécanique du mouvement par S. Le Bozec et Manh-Cuong D.**
- **Deux pionniers de la biomécanique cellulaire par C. Verdier et V.M. Laurent**
- **Biomécanique cardiovasculaire par D. Garcia**



Johannes Alphonso BORELLI

Chapitre 1 : **Johannes Alphonso BORELLI**

**Johannes Alphonso BORELLI
(1608-1679)**

**«LA BIOMÉCANIQUE ANATOMIQUE
À SES DÉBUTS »**

Depuis l'Antiquité, on a toujours été tenté d'appliquer les connaissances scientifiques ou techniques du moment à l'étude des processus biologiques. Un tel attrait se trouve être particulièrement vérifié pour ce qui concerne les fonctions physiologiques. C'est notamment le cas dans le domaine du mouvement, pour lequel Borelli a défini et mis en œuvre la méthode d'étude scientifique.

Johannes Alphonso Borelli (1608-1679) est un savant du XVIIème siècle. À l'exception de ce qui touche à l'astronomie, ses recherches sont condensées dans un ouvrage («De motu animalium»), dont la première version, publiée en deux parties (1680 et 1681), trouvera plus

tardivement sa forme définitive. Au prime abord, on ne peut qu'être intrigué par les rébus que proposent les figures et impressionné par la diversité des thèmes abordés, du mouvement « musculaire » à la fermentation.

On est surpris par les multiples facettes du mouvement, analysés tant chez l'homme que chez l'animal (oiseaux, poissons...), voire chez les plantes : muscles et leviers osseux, cœur et vaisseaux, mouvements articulaires ou circulatoires, postures et locomotion (terrestre, aérienne et aquatique)...

C'est progressivement, au cours de sa carrière de professeur de mathématiques aux Universités de Messine et de Pise, que Borelli va s'intéresser à l'anatomie, à la physiologie et, de ce fait, aux maladies régnant en Sicile.

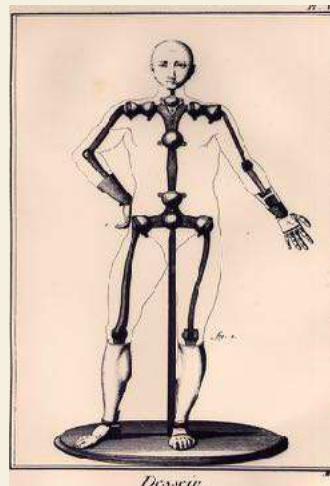


Figure 1 : Modélisation du corps (Borelli J.A., 1680)

Tenant d'appliquer en physiologie l'enseignement de Galilée en mécanique et en hydraulique, il va chercher l'explication des fonctions d'un organe, tel que le muscle, ou d'un appareil, tel que l'appareil circulatoire, dans la construction, en schéma ou en maquette, d'un modèle mécanique.

La mise en œuvre systématique d'un tel modèle et le souci de sa validation à partir de données expérimentales font l'originalité de Borelli par rapport à ses prédécesseurs plus ou moins éloignés, comme Leonardo da Vinci (1452-1519) ou Giralamo Fabrici d'Acuapendente (1537-1619). Et c'est à lui que revient le mérite d'avoir, probablement le premier, formulé l'objet fondamental de la Biomécanique: "*J'aborderai la difficile question de la Physiologie du Mouvement Animal... J'entreprends ce travail de manière à ce que cette partie de la Physique, adornée et enrichie de démonstrations mathématiques, puisse être considérée comme une part de la science physico-mathématique, au même titre que l'Astronomie*". Autrement dit, intégrer Physiologie et Physique.

L'oeuvre de Borelli fonde l'ère de la Biomécanique anatomique sur une base scientifique.

Simon Bouisset
Professeur émérite
Université Paris-Sud/Orsay
simon.bouisset@u-psud.fr

Lettre SB - juillet 2009

Repères bibliographiques:

- Borelli J.A. (1680) De motu animalium. Pars prima. A. Bernabò pub. Roma.
- Borelli J.A. (1681) De motu animalium. Opus posthumum. Pars altera. A. Bernabò pub. Roma.
- Cappozo A. and Marchetti M. (1992) Borelli's heritage. ISB series, Promograph pub. Roma, vol I (Cappozo A. Marchetti M. and Tosi V. ed.), 33-47.

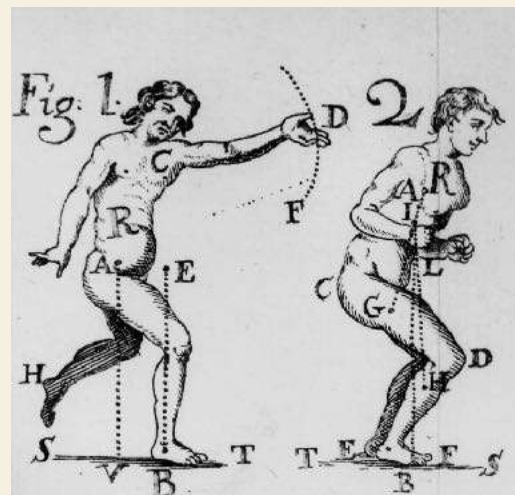


Figure 2 : Modélisation de la locomotion, sous l'influence du poids et de la réaction du sol (Borelli J.A., 1680)

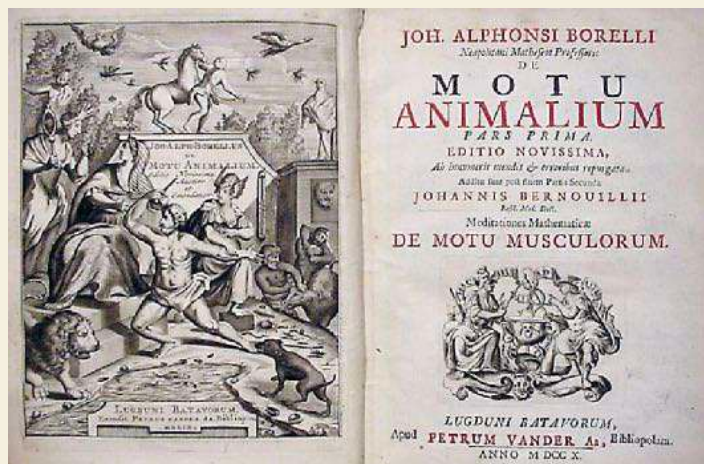
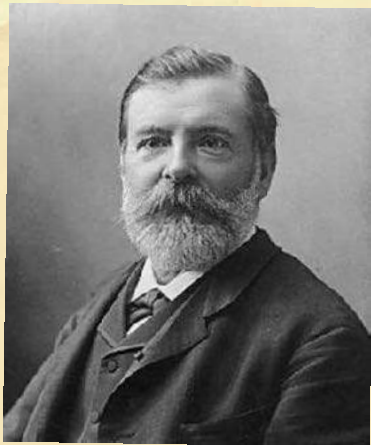


Figure 3 : Couverture de De Motu Animalium (1680)



E.J. Marey - Photo de Félix Nadar

Chapitre 2 : Etienne-Jules MAREY

Etienne-Jules MAREY (1830-1904) «QUAND L'ÉTUDE DU MOUVEMENT DEVINT UNE SCIENCE EXPÉRIMENTALE»

Le tout premier contact avec l'oeuvre d'Etienne-Jules Marey produit une forte impression par la beauté des images, pour certaines empreintes d'un halo de mystère. Puis, on s'avise de la diversité des sujets traités, même s'il s'agit toujours de mouvement: mouvements de corps inanimés, solides ou fluides, mais, aussi et surtout, mouvements de l'homme et de nombreuses espèces animales. Si on approfondit encore, c'est l'innovation technique qui frappe. Néanmoins, ne voir en E.J. Marey (Fig. 1) qu'un inventeur, même de grand talent, constituerait une vision très incomplète. En effet, c'est dans le cadre d'un ambitieux projet scientifique qu'E.J. Marey et ses collaborateurs inventent des techniques et mettent en oeuvre une méthode scientifique d'étude expérimentale du mouvement. Cette méthode, qui se fonde sur les lois de la Mécanique, c'est-à-dire la Biomécanique, a été élevée au rang de

science par Etienne-Jules Marey, qui l'a appliquée au mouvement de l'homme et des animaux.

L'invention des techniques biomécaniques

E.J. Marey se présentait lui-même comme un « ingénieur médical », ou un « ingénieur de la vie ». Une telle désignation est particulièrement justifiée si l'on considère les techniques cinématiques et dynamiques qu'il conçoit, développe et perfectionne sans cesse, avec l'aide efficace de nombreux collaborateurs.

Par définition, la cinématique s'intéresse au mouvement, tel que le caractérisent déplacement, vitesse et accélération. La technique cinématique inventée par E.J. Marey se rapporte à la détection du déplacement: c'est la **chronophotographie**. Utilisant la transduction optique à l'instar d'un photographe réputé, Eadweard J. Muybridge (1830-1904), la technique permet de détecter et d'enregistrer le déplacement de segments corporels, c'est-à-dire de saisir les formes corporelles dans leur évolution. En quelques années seulement, entre 1882 et 1888,



E.J. Marey y apporte de nombreuses améliorations: le déplacement est d'abord rendu par des silhouettes, puis par des épures géométriques (Fig. 2), et ce, pour la toute première fois dans l'histoire. Caractérisée par l'unicité de point de vue, la technique permet la décomposition du mouvement sur une seule et même plaque photographique (« chronophotographie à plaque fixe »), qui enregistre des clichés successifs, et rend possible d'en suivre les différentes phases d'un seul coup d'oeil. Il y aura encore une nouvelle étape technique, en 1888, celle de l'utilisation d'une bande de papier mobile, puis d'un film photosensible sans perforations et d'une caméra, qui constituent la « chronophotographie à pellicule », fondement de la prise de vue cinématographique.

L'invention de la chronophotographie suscite un retentissement considérable dans de multiples domaines (mouvements professionnels, sportifs, pathologiques). Elle est accompagnée de la mise au point de nombreux dispositifs complémentaires permettant l'étude du mouvement de telle ou telle partie du corps (tronc, pubis,

mâchoire, etc.), ou encore la mesure de la performance (trajectoire de la pointe d'une épée, hauteur d'un saut, chemin parcouru lors d'une marche, etc.).

Dans la même période, E.J. Marey s'intéresse aux techniques dynamiques, c'est-à-dire à la mesure des forces, qui, par définition, déterminent le mouvement. Il conçoit et réalise la première **plateforme de force** de l'histoire de la biomécanique, la « table dynamométrique » (E.J. Marey, 1883), encore dite « plateforme dynamographique » ou « dynamographe » (Fig. 3). Il s'agit d'un sol de mesure, permettant d'enregistrer les actions qui y sont exercées par un sujet au repos ou en mouvement. Autrement dit, ce dispositif mesure les forces de réaction au sol, et donc l'effet global des actions musculaires, pour autant que les forces extérieures appliquées au sujet se limitent à son poids, ainsi qu'à la réaction du sol. Au total, c'est avec E.J. Marey que des progrès techniques décisifs concernant la détection et l'inscription graphique du mouvement ouvrent la voie à l'étude scientifique.

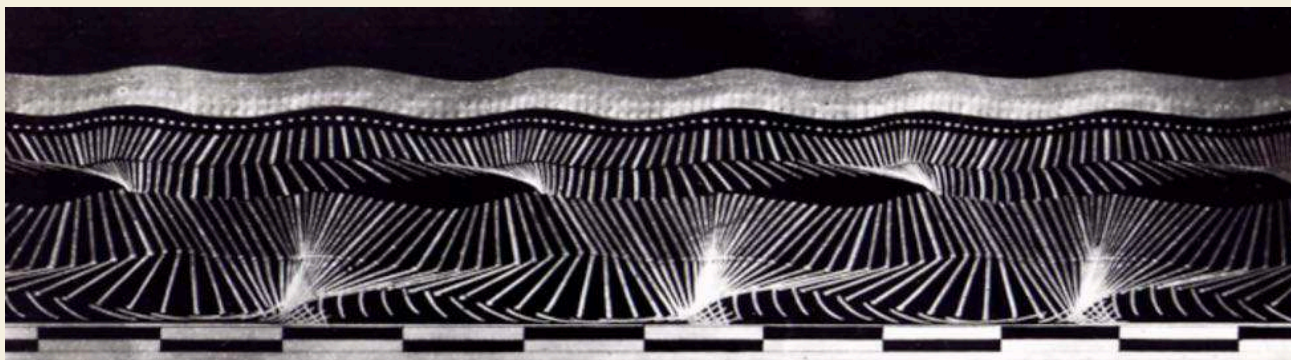


Fig. 1 - Chronophotographie de la course (Musée Marey, Beaune). Le sujet (« Homme en noir ») porte une combinaison noire, munie de bandes blanches disposées le long des principaux segments corporels, et de pastilles fixées au niveau des centres articulaires, afin de permettre d'identifier le déplacement du membre supérieur, du membre inférieur et de la tête.

La définition d'une méthode scientifique d'étude du mouvement

Contrairement à l'impression fallacieuse résultant d'un survol rapide de l'œuvre d'E.J. Marey, l'innovation technique à laquelle il s'attache, avec tant de soin et de talent, s'inscrit dans une perspective plus large, celle d'une méthode expérimentale d'analyse. Sa démarche scientifique consiste à capter, inscrire, et expliquer tous les mouvements possibles, afin d'en découvrir les lois générales.

La méthode, qu'il préconise et applique, comporte plusieurs étapes : analyse du mouvement, souvent réalisée par l'utilisation conjointe de plusieurs techniques, cinématiques et/ou dynamiques, puis tentative de quantification, et enfin interprétation. C'est, par exemple, le cas de l'évaluation du travail accompli dans le saut, ou dans la locomotion, dont l'analyse propose une interprétation en termes de propriétés musculaires. Enfin, quand cela est possible, un modèle analogique est réalisé, c'est-à-dire une synthèse, afin de tester la validité des résultats.

La méthode est clairement biomécanique, au sens moderne du terme, même si, en cette période pionnière, certaines limitations obèrent encore son application. Ainsi, les connaissances mécaniques qui sont utilisées sont-elles modestes, et les résultats, principalement d'ordre qualitatif. Il n'empêche, une méthode scientifique d'étude du mouvement, basée pour la première fois sur l'expérimentation, est définie et mise en œuvre, dans une perspective clairement revendiquée, celle de fonder des explications objectives. Cette méthode peut être qualifiée de « globale »,

dans la mesure où les grandeurs mesurées sont recueillies à la périphérie du corps, et résultent donc d'une intégration de phénomènes plus élémentaires.

Les raisons des choix scientifiques d'E.J. Marey

Les choix méthodologiques d'E.J. Marey sont loin d'être circonstanciels: ils reposent sur deux positions de principe.

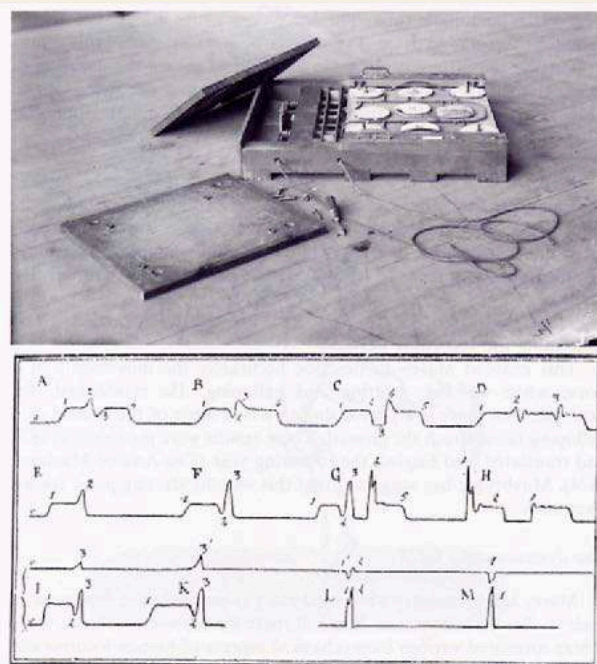


Fig. 2 - En haut : Plateforme de force (Archives Collège de France).

En bas : Premiers tracés obtenus avec une plateforme (Marey, 1883). De A à M : divers mouvements (composante verticale) sont représentés ; en D, élévation et abaissement du membre supérieur.

La première procède de ses convictions philosophiques. En effet, E.J. Marey partage les idées positivistes d'Auguste Comte, et s'oppose fermement à la théorie du vitalisme. Son intérêt pour la Mécanique en constitue la conséquence,

au service d'une ambition, celle de corréler le mouvement aux forces qui le produisent, tant chez l'homme que chez de nombreuses espèces animales. Donc, il développe une méthode scientifique d'analyse du mouvement, afin de se donner les moyens d'une explication objective.

La seconde position de principe, dont il se réclame, n'est pas moins fortement affirmée. Au motif que, selon lui, la vivisection perturberait les fonctions naturelles (et ne permettrait pas de connaître le jeu régulier de la vie), il prône une approche menée à partir des données recueillies à la périphérie du corps, c'est-à-dire une approche globale. C'est là une des originalités d'E.J. Marey, qui le place dans une opposition radicale avec l'approche réductionniste de Claude Bernard et de la plupart de ses contemporains.

La conjonction de ces deux positions de principe explique la prudence qu'inspirait à E.J. Marey l'étude de l'« acte de la volonté », comme il nommait le mouvement volontaire, et pourquoi les interprétations physiologiques qu'il a développées se limitent pour l'essentiel à l'action des muscles, notamment au rôle de l'élasticité musculaire.

En conclusion, un siècle a passé, et l'on n'a plus guère l'idée du rayonnement scientifique (et de la reconnaissance institutionnelle) d'E.J. Marey. Pourtant, aucun de ceux dont le nom marque l'étude du mouvement n'a manqué de lui rendre hommage, tels Braune und Fisher (1895) ou Bernstein (1935), Woodworth (1902), et bien d'autres. Bien sûr, un long chemin a été

parcouru depuis lors, grâce au progrès des techniques, à l'évolution des problématiques et à l'accumulation des connaissances. Il n'en est que plus remarquable de constater le caractère indélébile de son empreinte: l'étude du mouvement ne procède-t-elle pas toujours de la méthode qu'il a préconisée?

Simon Bouisset

Professeur émérite
Université Paris-Sud/Orsay
simon.bouisset@u-psud.fr

Lettre SB - décembre 2009

Quelques repères bibliographiques

- F. Dagognet : Etienne-Jules Marey, Hazan, Paris, 1987.
- L. Mannoni : Etienne-Jules Marey, la mémoire de l'œil; Milan-Paris, Mazzotta-Cinémathèque française, 1999.
- E.J. Marey : De la mesure dans les différents actes de la locomotion; C.R. Acad. Sci., Paris, 1883, 97, 820-825.
- E.J. Marey : Le Mouvement; G. Masson, Paris, 1894.
- E.J. Marey : La photographie du mouvement, Catalogue de l'exposition du Musée national d'Art Moderne (1977-78); Centre Georges Pompidou, Paris.

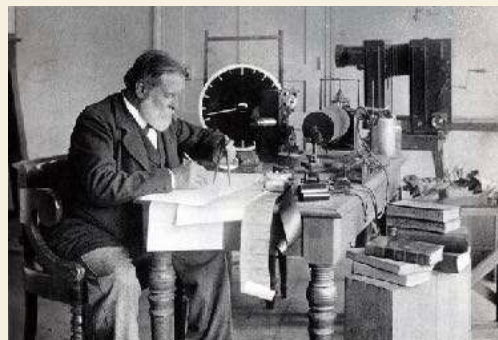


Figure 3 : E.J. Marey vers 1900



Chapitre 3 :
Nicolaj
Alexandrovitch
BERNSTEIN

N.A. BERNSTEIN (1896-1966):
«LA COMMANDE DU MOUVEMENT
CONJECTURÉE
À PARTIR DES TRACÉS
BIOMÉCANIQUES»

Nikolaj Alexandrovitch Bernstein est élevé dans une famille, où la musique tient une part importante et où l'on parle plusieurs langues (ce qui lui facilitera ultérieurement l'accès à la littérature scientifique et médicale européenne). Il reçoit une formation médicale, à l'instar de son père, médecin psychiatre.

C'est peu de dire que sa vie a été fortement marquée par les événements historiques qu'a connus alors la Russie. Après les années de guerre et les débuts de la Révolution, il revient à Moscou (en 1921), où il commence sa carrière professionnelle dans une clinique psychiatrique et audiolgique. Peu de temps après (en 1922), il rejoint le tout nouvel Institut Central du Travail, où se constitue un groupe de médecins et d'ingénieurs, orienté vers la Physiologie et la Biomécanique du Travail.

C'est là que se révèle son intérêt pour la science.

À la suite de J.E. Marey, et à l'instar de W. Braune et O. Fisher (*Der Gang des Menschen*, 1895), N.A. Bernstein va commencer par développer de nouvelles techniques d'enregistrement du mouvement, principalement cinématiques (« cycloprogrammétrie »), avec une précision alors inégalée. Il augmente la fréquence d'échantillonnage des prises de vue, améliore la technique d'enregistrement graphique et la méthodologie des dépouillements, se soucie de la représentativité de ses échantillons de mesure. Il s'attache également, dès sa publication sur la biomécanique des mouvements de percussion (1923), à l'analyse des tracés biomécaniques sur une base mathématique, afin de dégager les principes de base qui sous-tendent l'organisation du mouvement. Travaillant simultanément dans divers laboratoires et instituts (il quittera l'Institut Central du Travail pour celui de Biomécanique du Sport, en 1934), N.A. Bernstein développe ses recherches.

Celles-ci portent sur une grande variété de mouvements (professionnels, sportifs et artistiques), simples aussi bien que complexes, et exécutés par différentes catégories de sujets (jeunes, adultes, malades pathologiques). Partir d'expériences sur des mouvements relativement simples, comme les mouvements de percussion, pour tenter d'en extraire des principes généraux constitue d'ailleurs l'une des caractéristiques de la démarche de N.A. Bernstein.

C'est ainsi qu'il formule, en 1935, quelques principes de base sur les systèmes autorégulés, et le rôle du feedback dans la régulation du mouvement. Puis, en 1947 (dans « The construction of movements »), il donne une description des niveaux de base des mouvements chez l'homme, allant du niveau élémentaire -spinal et sous-cortical- à différents niveaux corticaux, en charge de la représentation spatiale, de celle de l'objet et de celle de l'aspect symbolique de la tâche.

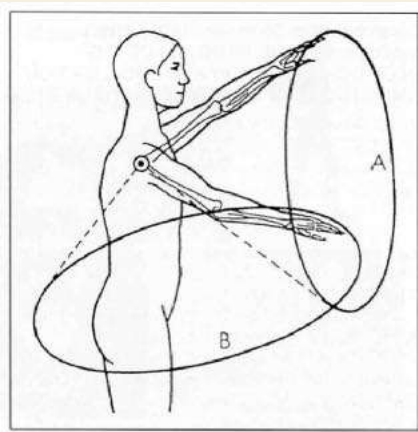


Figure 1 : Mouvement circulaire du membre supérieur pour différents angles de l'épaule. Les mêmes trajectoires de la main, réalisées dans des conditions posturales différentes (A et B), sont sous-tendues par des patrons musculaires différents (d'après Bernstein, 1935).

Il souligne l'impossibilité de rendre compte de la commande du mouvement par un contrôle central direct, et insiste sur le rôle du feedback prenant son origine dans les afférences périphériques.

Malheureusement, la guerre bien sûr, mais aussi, et surtout, les turbulences idéologiques du régime soviétique font qu'à partir des années 1939-40 et pratiquement jusqu'à sa mort (en 1966), N.A. Bernstein sera dans l'impossibilité de mener la moindre expérimentation significative, malgré l'obtention du prix Staline (l'équivalent du Prix Nobel) en 1947. Bien qu'à l'éclipse, sa bibliographie scientifique est pratiquement vide entre 1949 et 1960, sa production éditoriale n'en sera pas tarie pour autant. Il s'engagera alors dans une réflexion sur la « Physiologie de l'Activité », un système philosophique, où il posera les principes de base d'une approche probabiliste de l'organisation du mouvement dirigé. L'œuvre et la vie de N.A. Bernstein sont de nature à susciter de multiples commentaires. On se limitera, à titre d'exemple, à l'évolution de ses idées sous la pression de faits expérimentaux. Ainsi, l'œuvre de W. Braune et O. Fisher sur la marche par rapport à laquelle la démarche de N.A. Bernstein se structure ressort à un «mécanicisme» strict. Elle sous-entend qu'une tâche motrice donnée résulte d'une configuration de forces unique, c'est-à-dire d'un patron musculaire unique, et que ce patron procède d'une commande centrale directe. Autrement dit, l'activité de chacun des muscles serait réglée de façon prédéterminée par les centres nerveux supérieurs.

Or, quelques années après ses premiers travaux, une étude sur le piano (1929) le conduit à considérer que le même mouvement peut résulter de différentes configurations musculaires. Il se sépare alors de Braune et Fisher, et pose, en 1935, qu'il n'y a pas de relation univoque entre les influx d'origine centrale et la force périphérique. Ainsi, patrons musculaires (donc configuration des forces) et cinématique seraient des entités distinctes (figure). À partir de là, il sera amené à réfléchir au rôle réciproque de la commande centrale et des réflexes dans le contrôle du mouvement, et s'appuiera sur l'œuvre de Sir Charles Sherrington (1857-1952), prix Nobel de Médecine et Physiologie (1932) pour ses travaux sur le Système Nerveux. Il en viendra progressivement à développer le concept selon lequel les mouvements ne devraient pas être considérés comme « des chaînes de détails, mais comme des structures qui sont différenciées dans les détails ».

Pour conclure, la vie de Nikolaj Alexandrovitch Bernstein illumine l'étude du mouvement, à l'instar de celle de J.A. Borelli ou de J.E. Marey. Le rayonnement de ses idées, d'abord limité à un cercle restreint d'amis et collaborateurs, est aujourd'hui international. Avec lui s'ouvre l'ère de la Biomécanique « cognitive », consacrée particulièrement à la compréhension des processus de contrôle du mouvement. Il a œuvré en faveur d'une approche transdisciplinaire, associant Mécanique, Cybernétique, Physiologie et Sciences cognitives, contrairement à la

ségrégation entre sciences ignorantes les unes des autres. Une approche transdisciplinaire, encore plus justifiée aujourd'hui.

Simon Bouisset

Professeur émérite

Université Paris-Sud/Orsay

simon.bouisset@u-psud.fr

Lettre SB - décembre 2010

Repères bibliographiques:

- BERNSTEIN, N. - The coordination and regulation of movements (traduction d'un ouvrage de 1935). Pergamon Press, Oxford, 1967.
- JANSONS, H. (1992) Bernstein: the microscopy of movement. ISB series, Promograph pub. Roma, vol I (Cappozo A. Marchetti M. and Tosi V. ed.), 137-174.
- MEIJER, O.G., WAGENAAR R.C. Bernstein's rejection of Braune and Fisher, Motor Control, 1999, 2, 95-100.

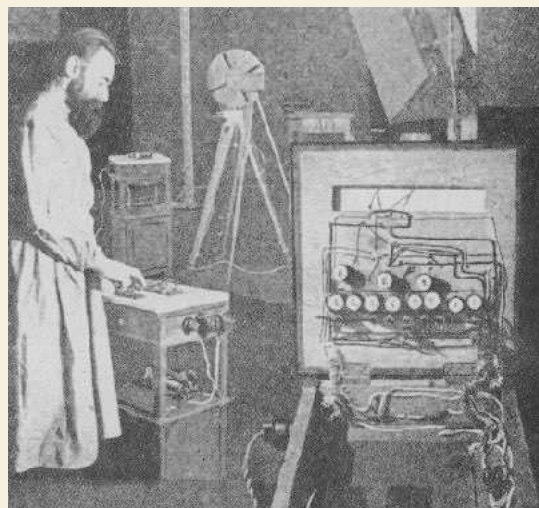


Figure 2 : Bernstein dans son laboratoire vers 1925 - In Biocomotion: a century of research using moving pictures - Cappozo, Marchetti & Tosi - Promograph - 1992



Chapitre 4 : **Georges DEMENÏ**

Georges DEMENÏ (1850 -1917) **«LA BIOMÉCANIQUE DU SPORT À SES DÉBUTS»**

Une bonne compréhension de l'œuvre de Marey nécessite qu'un regard soit porté sur le rôle joué par son meilleur collaborateur, Georges Demeny (1850 -1917). Demeny reste un chercheur mal connu des physiologistes et des biomécaniciens, malgré tout le travail réalisé à la Station physiologique du Parc des Princes. Autant le parcours de Marey peut être qualifié de linéaire, autant celui de Demeny apparaît sinueux. Demeny venait d'un milieu totalement étranger à celui qui sera son maître pendant une quinzaine d'années et, passées celles-ci, il s'est dirigé vers des horizons sortant de la recherche universitaire.

Georges Demeny est né à Douai en 1850 dans une famille d'origine hongroise. Son père, professeur de musique, l'initie assez tôt à la pratique du violon. En 1870, le jeune Georges n'est qu'un simple membre d'un Cercle de gymnastique, tel qu'il en existe de nombreux dans le pays. Rien ne le prédispose à devenir physiologiste. Candidat

malheureux au concours de l'Ecole Centrale, ayant suivi quelques enseignements de mathématique et anthropologie, il débarque à Paris en 1876. Il devient progressivement un très bon gymnaste qui connaît tous les aspects de l'activité physique: course, saut (longueur, perche), travail aux agrès. Il connaît les effets de la pratique de ces activités sur la force musculaire et le perfectionnement du mouvement.

Très bon observateur des élites sportives, Demeny se pose des questions sur la biomécanique du mouvement; il critique les méthodes en cours d'enseignement de la gymnastique, considère que celle-ci devrait être obligatoire dans les écoles (vœu exaucé en 1880). La même année, il est l'un des créateurs du Cercle de Gymnastique Rationnelle, organisme qui se développera dans les années suivantes délivrera des enseignements et éditera un Bulletin.

Demeny préconise la création d'institutions privées pour le développement de l'éducation physique. Il est en phase avec les autorités civiles déjà engagées dans les programmes de gymnastique militaire. La gymnastique est

devenue un facteur de développement physique et mental de la population. Paul Bert, physiologiste et homme politique avisé, en est conscient, et incite DemenÏ à prendre contact avec son collègue Marey. Fin 1880, DemenÏ rencontre Marey, dont il a entendu parler. Marey, professeur au Collège de France, décèle en lui une personne de bonne volonté, dépourvue d'une bonne formation scientifique initiale mais très désireuse d'apprendre et connaissant bien les milieux de l'éducation physique. DemenÏ survient à point, alors que Marey, à l'étroit dans ses locaux du Collège de France, caresse le projet de créer, à l'écart de celui-ci, une « Station Physiologique » spacieuse, qui lui permettrait d'expérimenter sur l'homme. Un aide lui serait nécessaire sur le terrain. De plus, son administration n'ayant pas accepté de financer son projet, Marey pense se retourner vers le Conseil municipal de Paris, très sensible au développement des activités gymniques. C'est ce dernier qui financera la création de cette « Station ». Le profil de DemenÏ convient donc à Marey, qui le prend comme aide, sans attendre de pouvoir le rémunérer. DemenÏ sera rapidement nommé préparateur, puis chef de laboratoire (1882).

Les rapports qui vont s'établir entre Marey et DemenÏ, autodidacte non diplômé, sont ambigus. La relation entre les deux hommes est d'abord de maître à élève, mais aussi de père à fils, puis de directeur de laboratoire à homme de confiance. Les mauvaises langues diront plus tard (en raison de divergences): de tyran à esclave. Marey est absent de Paris de 4 à 5 mois dans

l'année, retiré chaque été dans la villa qu'il a achetée dans les faubourgs de Naples (où il a monté un petit laboratoire), ou dans ses vignes du Beaujolais.

Le rôle de DemenÏ va devenir de plus en plus important. Il se trouve chargé de démarches administratives, du suivi de dossiers, de la surveillance de la construction de la « Station »; il doit en permanence expédier à son maître du matériel expérimental, des documents photographiques ou des dessins pour illustrer ses cours à venir ou les ouvrages qu'il est en train de rédiger. Ainsi, DemenÏ, collaborateur fidèle, est devenu une partie de l'année celui qui fait « à la place » de l'absent, son homme à tout faire, comme en témoignent les lettres (400) reçues de Marey de 1880 à 1894. Marey apparaît comme dominateur et exigeant dans sa correspondance (« Veuillez... »). DemenÏ, vieux garçon, hostile au mariage, fait corps avec la « Station » au point de venir y loger, dans l'un des chalets qui y ont été construits. À diverses reprises pendant cette période, Marey restera attentif à ce que DemenÏ n'oublie pas de poursuivre les expérimentations menées suivant ses propres idées, et de rechercher les moyens de trouver un statut social décent.

DemenÏ avait vu dans la collaboration qui s'institue avec Marey l'occasion de mieux comprendre l'homme en mouvement et de participer à la mise au point de techniques de mesure. Dans la construction d'appareils photo, DemenÏ fait figure de technicien réalisant les idées projetées par son maître. Dans le travail d'équipe, ce qui revient à chacun est parfois difficile à estimer. Les différences d'appréciation de l'un et l'autre,

la paternité sur tel ou tel sujet, seront à partir de 1886 à l'origine de tiraillements, conduisant à une regrettable séparation (1894) qui ternira les jugements de Marey sur son collaborateur: esprit vif, inventif, entreprenant, excellent mathématicien, habile dessinateur, précis et concis dans ses exposés.

DemenÏ a pu expérimenter, avec son maître ou seul, en utilisant des appareils déjà en service, dont certains ont été améliorés par lui ou de son invention (éventuellement brevetés) : chronophotographe à plaque fixe ou mobile, phonoscope permettant prises de vues et projection d'images à partir d'un film transparent, dynamographe (plateforme de forces). La contribution de DemenÏ dans l'étude de la marche est évidente, en dehors de sa contribution à l'installation de la grande piste circulaire de la Station et de l'ensemble des dispositifs de prise de vues.

Ce qui préoccupe DemenÏ dans la locomotion, ce sont les rapports entre les caractéristiques du pas et la réaction du sol qui le détermine. La chaussure dynamométrique lui donne les temps de contact du pied avec le

sol (pointe et talon). Les vues successives de la position des membres et du corps, objectivés par des repères, sont mises en relations avec les mesures de forces de réaction, ce qui conduit à la connaissance cinétique et cinématique du mouvement. DemenÏ compare les caractéristiques de diverses modes de progression: marche normale, en flexion, pas de charge, pas cadencé. Il s'intéresse au rôle des muscles antagonistes et à l'effet de l'élasticité musculaire. Abordant le calcul du travail produit au cours de la marche, il l'estime par produit de l'élévation du centre de gravité

par la distance parcourue, c'est-à-dire par le seul travail des forces extérieures. Néanmoins, il montre qu'à partir d'une certaine vitesse la course devient moins coûteuse que la marche, ce qui sera confirmé plus tard par des mesures de la dépense énergétique. Dans les études sur le saut, il met en évidence les effets sur les forces de réaction du mouvement des bras.

Il vient un moment où Marey, agacé par les manifestations d'indépendance de son collaborateur, souhaite trouver un aide plus jeune, plus malléable.

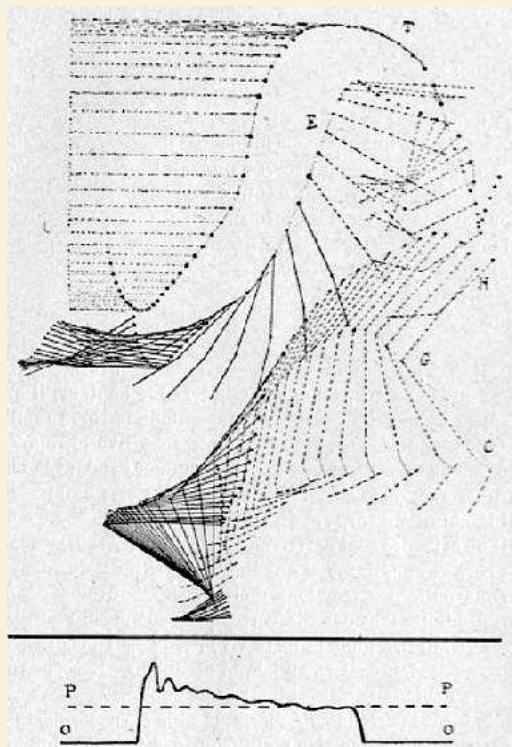


Figure 1 : Diagramme d'une chute élastique sur la pointe des pieds. En haut : enregistrement chronophotographique. En bas : forces de réaction du sol selon l'axe vertical (plateforme de force). (Mécanismes et éducation des mouvements, 1903)

Il pense que DemenÏ, ayant acquis une certaine compétence devrait prendre son essor et poursuivre ses recherches suivant ses d sirs. La s paration a lieu en 1894. DemenÏ quitte la Station (en passe de devenir l'Institut Marey) pour s'installer avec son mat riel   Levallois-Perret. Son intention est d'appliquer aux sportifs, avec lesquels il garde le contact, les techniques avec lesquelles il s'est familiaris . Les objectifs de la Gymnastique rationnelle sont toujours les m mes : l'activit  physique est bonne pour la sant , elle d veloppe en plus la beaut  du corps, elle est susceptible d'am liorer la qualit  du mouvement, et par l  en diminue le co t, elle d veloppe le sens moral de l'individu.

DemenÏ a donc d velopp  une v ritable physiologie de l'effort, expos e dans Les bases scientifiques de l' ducation physique (1902) et M canismes et  ducation des mouvements (1903), dont l'int r t d borde l' ducation physique, pour int resser aussi la pathologie locomotrice et la m decine du travail, et ce qui sera plus tard l'ergonomie.

Hugues MONOD

Professeur  m rite de Physiologie
Universit  Pierre et Marie Curie

Lettre SB - 2011



Bibliographie:

DEMENÏ, G. : Les bases Scientifiques de l'Education Physiques, Alcan, 1902.

DEMENÏ, G. : M canisme et  ducation des Mouvements, Alcan 1903 (r impression :  dition Revue EPS, 1993).

LEFEBVRE, T., MALTHETE, J., MANNONI L. : Lettres d'Etienne-Jules Marey   Georges DemenÏ (AFRHC, Biblioth que du film, 1999).

POCCIELO, C. : La Science en Mouvements – Etienne Marey et Georges DemenÏ (PUF, 1999).



Figures 2 : Exercice avec l'appareil de Waller - 1920

Figures 3 : Chronophotographie - Attaque par coup droit en Fen - 1906



Chapitre 5 : Etude de la locomotion du cheval à l'instigation des artistes animaliers

L'ÉTUDE DE LA LOCOMOTION DU CHEVAL, À L'INSTIGATION DES ARTISTES ANIMALIERS

Etienne-Jules Marey (1830-1904) a souvent cité dans ses travaux les noms de personnes aujourd'hui assez peu connues des biomécaniciens, des artistes qui poursuivaient une quête qui nous est devenue bien étrangère, celle de la fidèle représentation des animaux. A l'époque où la photographie n'existait pas encore (c'est-à-dire jusqu'au début de XIX^{ème} siècle), représenter un cheval sur un tableau ou dans une sculpture était un exercice aussi compliqué que fréquent, car le cheval était l'animal noble par excellence, et l'accessoire indispensable de la démonstration de la puissance princière. L'artiste du XVIII^e siècle qui devait se livrer à cet exercice devait relever trois défis : respecter les proportions de l'animal, en reproduire la conformation exacte, avec les reliefs liés aux formations anatomiques sous-jacentes, et surtout figurer le cheval dans une attitude la plus vraisemblable possible, ce qui était un casse-tête insoluble.

Une anecdote révèle l'impossibilité de représenter les chevaux en mouvement, même aux allures lentes ; un peintre de chevaux aussi avisé qu'Horace Vernet (1789-1863), grand ami de Théodore Géricault, recevait dans son atelier, en compagnie d'Émile Duhouset, officier de cavalerie lié à de nombreux artistes, la visite d'un amateur. Pour l'impressionner, il lui montre des croquis de chevaux ruant et se cabrant. Une fois le visiteur sorti, il se tourne vers Duhouset : « *J'ai fait mon métier*, lui dit-il en roulant sa cigarette, *mais je me suis bien gardé de faire rentrer d'un pas tranquille tous ces animaux que je venais de lancer à fond de train pour le satisfaire ; il aurait peut-être saisi l'hésitation que j'éprouve devant la simplicité d'une allure calme, mon œil s'y perd*¹. »

Alors les artistes usaient d'une sorte de convention dans laquelle le cheval était positionné dans quelques attitudes types : une sorte de cabrade, un galop volant ou un trot très relevé. La conformation de l'animal également était irréaliste avec des formes globuleuses ou des têtes très petites, comme les montrent les

¹ Duhouset, 1874, p. 11.

tableaux des chasses de Louis XV par Oudry. L'incapacité de représenter correctement le cheval avait conduit à définir un standard académique, faux mais accepté ; tout comme le lion devait avoir un visage rond, le cheval en mouvement devait être juché sur ses postérieurs, les antérieurs tendus vers l'avant.

Le développement de la médecine vétérinaire à partir des années 1760 allait fournir un corpus de données morphologiques et anatomiques qui allaient révolutionner le style de la peinture impliquant le cheval. Claude Bourgelat (1712-1779), écuyer, commissaire général des haras du royaume et créateur des deux premières écoles vétérinaires, Lyon en 1762 et Paris en 1765, avait bien compris l'intérêt que présentaient pour les artistes ces nouvelles institutions et il créa à Alfort, dès 1768, un cours gratuit d'anatomie artistique² qui leur était spécialement destiné. Il en chargea Georges-Claude Goiffon (1709-1776), un ingénieur, mécanicien, architecte et dessinateur, qui fut rejoint ensuite par le jeune Antoine-François Vincent (1743-1789), un peintre d'histoire et excellent graveur, dès 1768³. Leurs démonstrations de dissection eurent un grand succès ; peintres et sculpteurs se

pressèrent aux séances. En 1779, Vincent devenait professeur de dessin à Alfort et publiait leurs travaux⁴ sous le titre de *La Mémoire artificielle des principes relatifs à la fidelle représentation des animaux, tant en peinture qu'en sculpture. Première partie*

concernant le cheval. Le traité aborde, outre les proportions et la conformation du cheval, le détail des principales allures, ceci afin de donner aux artistes tous les principes d'une représentation exacte de l'animal en mouvement (Figure 1). La chose existait déjà pour l'homme mais elle était considérablement simplifiée par la représentation essentiellement



Figure 1 : Cheval au galop. Cette figure montre les muscles sous-jacents à la peau. Ceux-ci ont souvent été figurés dans les représentations de chevaux au XIXe siècle, car ils donnent à l'animal un aspect plus racé que les arrondis traditionnellement utilisés (Goiffon et Vincent, 1779).

statique que l'on en faisait alors. Cet ouvrage eut un succès retentissant et Vincent fut encouragé dans son enseignement de l'anatomie pour les artistes.

A partir de septembre 1780, son cours était dispensé le dimanche, avec un succès toujours

² Ce cours était intitulé « Ecole de principes sur la parfaite représentation des animaux, relativement à la peinture et à la sculpture ». In Railliet et Moulé, 1908, p.277.

³ Railliet et Moulé, 1908, p.278.

⁴ Goiffon était mort en 1776 mais Vincent associa son nom au sien lors de la publication.

croissant, si bien que des tentatives furent menées pour lui faire quitter Alfort et le déplacer à Paris. En 1787 était créée une *chaire de proportions*, qui disparut l'année suivante du fait de la crise budgétaire que traversait le royaume⁵.

C'est la troisième partie de *La Mémoire artificielle* qui traite du mouvement du cheval et de l'enchaînement harmonique du placement des membres aux différentes allures. Pour décomposer les allures, Goiffon et Vincent eurent l'idée d'équiper les pieds des chevaux de fers de quatre formes différentes, de relever à l'ouïe les battues des sabots puis de les confronter aux traces au sol de manière à créer une sorte de portée musicale, dite *échelle odochronométrique*, représentant la succession des « posés » de pieds et les durées d'appui. Plus spectaculaires encore, ce que nous appelons aujourd'hui des kinogrammes (Figure 2) figurait sous forme de diagrammes la succession des positions d'un membre au cours d'une foulée, annonçant les travaux d'Etienne-Jules Marey (1830-1904) au siècle suivant.

Il est d'ailleurs amusant, en étudiant le tracé du trot, de constater qu'ils avaient déjà répondu par l'observation et la logique à la grande question qui allait conduire Eadweard Muybridge à engager ses travaux photographiques, celle de l'existence d'une phase de suspension au trot. Le trot étant une allure symétrique par posés successifs de bipèdes diagonaux, le fait que la trace du sabot postérieur recouvre celle du sabot antérieur ipsilatéral implique que ce sabot antérieur avait quitté le sol alors que le postérieur était encore en l'air, et donc

l'existence de cette suspension, chose que Marey soulignait dès 1873⁶.

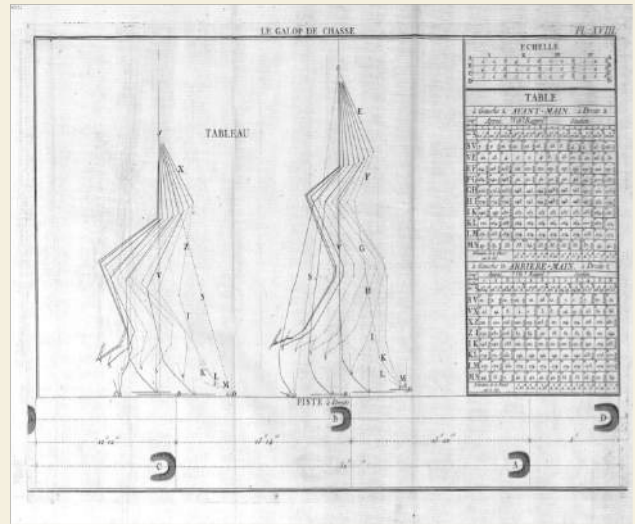


Figure 2 : Kinogramme. Cette figure, d'une étude très complexe, représente le fonctionnement du bipède latéral droit lors du galop. Cette allure étant asymétrique, une autre planche figurait le bipède latéral gauche. La figure est formée de quatre éléments : les pistes, le tableau, l'échelle et la table. En bas, sont figurées les pistes du cheval, avec la marque de chaque appui au sol. Les distances sont indiquées dans une échelle non absolue, proportionnelle à la taille même de chaque animal ; elles sont donc notées en secondes (") et en tierces ("). Au dessus, le tableau représente les positions successives des membres thoraciques et pelviens, avec comme convention que les points fixes choisis sont la hanche pour le postérieur et le sommet de l'omoplate pour l'antérieur. L'échelle figurée en haut à droite indique quant à elle les phases d'appui et de suspension de chaque membre ; le trait est plein lorsque le sabot est à l'appui. À droite, la table fournit des indications sur les angles entre les segments de membre à chacune des phases de la foulée (Goiffon et Vincent, 1779).

⁵ Railliet et Moulé, 1908, p.279.

⁶ Marey, 1873, p. 151.

Malgré toutes les imperfections liées à l'absence de moyens de mesure objective, Goiffon et Vincent furent les premiers à offrir des solutions aux problèmes qui préoccupaient les artistes du XIX^e siècle, ces peintres et sculpteurs de milliers de chevaux piaffant ou se cabrant dans les portraits équestres, les scènes de chasse et les scènes de batailles particulièrement à l'honneur sous l'Empire.

D'autres artistes firent de même par la suite. Etienne Meissonier tout particulièrement se passionna pour le sujet ; le peintre passait ainsi des heures à voir courir les chevaux au champ de manœuvres de Saint-Germain-en-Laye, et il était allé jusqu'à installer dans sa propriété de Poissy une sorte de petit chemin de fer disposé le long d'une piste de course ; monté sur un chariot, il pouvait ainsi accompagner le déplacement du cheval et en saisir tous les détails.

Paradoxalement, les artistes du XIX^e siècle auraient pu profiter de la décomposition du mouvement opérée par la photographie, mais ils peinèrent généralement à accepter des attitudes trop éloignées de l'idée qu'ils se faisaient des allures. Ainsi Meissonier, pourtant un des plus convaincus, écrivait : « Pour l'artiste, il n'y a qu'une catégorie de mouvements, ceux que son œil peut saisir. Il n'a pas plus le droit de mettre sur une toile ce qui est visible à l'aide du seul objectif que d'y peindre ce que lui montrerait le microscope.⁷ »

Rares furent ceux qui intégrèrent la chose dans leur Art ; la photographie était en fait une fausse amie : elle leur apportait une nouvelle vérité en même temps que, rendant

cet Art figuratif moins nécessaire, elle annonçait le déclin de leur profession.

Christophe DEGUEURCE

Conservateur du musée Fragonard /
Professeur d'Anatomie
École Nationale Vétérinaire d'Alfort
cdegueurce@vet-alfort.fr

Ce texte est un résumé d'un chapitre de l'ouvrage Beautés intérieures de Christophe Degueurce et Hélène Delalex, publié en 2010 par les éditions de la Réunion des Musées Nationaux.

Rapport annuel SB - 2011-2012



Figure 3 : Modèle en plâtre de cheval, complet, réalisé par Vincent en 1780 illustrant les trois canons de la fidèle représentation du cheval: proportions, modelés des formes et mouvement harmonieux des membres.

⁷ Larroumet, op.cit, p. 214



*Guillaume Benjamin Duchenne de
Boulogne - médecin photographe*

Chapitre 6 : **Guillaume** **DUCHENNE de** **BOULOGNE**

Guillaume DUCHENNE DE BOULOGNE (1806-1875)

«DE LA STIMULATION MUSCULAIRE AU CONCEPT DE SYNERGIE»

En utilisant différents stimulateurs mis au point par le courant galvanique ou par le courant faradique, Guillaume Duchenne de Boulogne (1806-1875) a été un des premiers scientifiques au milieu du 19^e siècle à analyser aussi précisément l'organisation musculaire et nerveuse humaine. Ainsi grâce à lui, la stimulation électrique musculaire a été utilisée dans le domaine du diagnostic et de la thérapeutique. Elle a permis d'identifier scientifiquement un certain nombre d'affections neurologiques comme la maladie de Duchenne, caractérisée par une atrophie musculaire progressive d'origine génétique. Mais c'est surtout l'originalité et la rigueur de sa pensée scientifique ainsi que son association ultérieure avec Jean Martin Charcot (1825-1893) à la Salpêtrière qui lui a permis de se situer autant comme Physiologiste que comme Neurologue. Il a introduit dans le domaine physiologique le

concept de synergie musculaire ou de coordination motrice, qui montre que certaines fonctions ne peuvent être assurées que par la contraction simultanée et/ou séquentielle d'un certain nombre de muscles dans le mouvement volontaire, la posture et la locomotion. Il a aussi été parmi les premiers à proposer que ces synergies soient le résultat d'une organisation préexistante au niveau de certains centres nerveux de la moelle et du tronc cérébral. Ses idées ont été reprises par Charcot, qui a considéré Duchenne comme son maître, et par la suite par Babinski, notamment dans sa description de l'« asynergie cérébelleuse », traçant ainsi une école de pensée qui a traversé trois générations de Neurologues.

Biographie

Guillaume Duchenne est né en 1806 à Boulogne sur mer d'une famille de marins. Son père était un des corsaires qui naviguait vers les colonies, le long des côtes américaines à la fin du 18^e et au début du 19^e siècle pendant l'époque napoléonienne. Docteur en médecine en 1831, il exerce à Brest comme praticien et commence à s'intéresser à

l'«électrisation localisée», utilisant une bobine à induction pour produire un courant faradique et stimuler différents muscles chez l'Homme. En 1842, il va à Paris avec son appareil de stimulation faradique, proposer ses services à différents hôpitaux parisiens, où il procède à l'analyse de l'effet de la stimulation musculaire. Introduit à la Salpêtrière dans le service de Charcot, il sera considéré comme un Maître (Clarac et al, 2009).

Duchenne de Boulogne en réalisant avec son appareil d'induction et ses deux « rhéophores humides» (électrodes) la stimulation des muscles chez les patients va avoir une approche unique de l'anatomie fonctionnelle des muscles squelettiques in vivo. Il établit une carte des points moteurs des différents muscles, dont la stimulation provoque la contraction avec le seuil le plus bas. Il identifie ainsi et clarifie l'action de nombreux muscles individuels. L'inventaire des fonctions articulaires des muscles qu'il a ainsi dressé (Duchenne, 1867) reste encore aujourd'hui une référence.

Il s'est vite convaincu que les mouvements sont le résultat de l'action de groupes musculaires agissant en synergies. « La galvanisation musculaire est amenée à établir d'une manière exacte les usages d'un grand nombre de muscles. On sait qu'il en est très peu qui peuvent se contracter sous l'influence de la volonté. La plupart au contraire ne font que concourir à des mouvements d'ensemble. » (Duchenne de Boulogne, 1855). Il était aussi connu pour sa

description d'affections neurologiques dont la plus connue est la maladie de Duchenne, caractérisée par une dégénérescence progressive des muscles, dont on connaît actuellement l'origine génétique. Il a été le premier à recourir à des prélèvements biopsiques dans le muscle vivant pour recourir à l'examen microscopique du tissu musculaire. La réputation de Duchenne de Boulogne dans le domaine de la stimulation musculaire



Figure 1 : Duchenne de Boulogne - plaque située à l'Institut de Myologie, Paris

et de la Neurologie a largement dépassé les frontières de la France. Il a été nommé membre de Sociétés savantes étrangères, et appelé en consultation auprès de personnalités internationales de haut rang. Il est décédé en Septembre 1875, veillé jusqu'à sa fin par Charcot qui est resté plusieurs jours et nuits à ses côtés.

Conceptions de Duchenne sur les synergies musculaires

Duchenne dans son traité de 1867 reprend la classification des muscles de Jacob Winslow (1669-1760) en décrivant les muscles impulsifs ou principaux moteurs qui effectuent le mouvement, les muscles modérateurs, qui s'opposent au même mouvement, et enfin les muscles directeurs, ou collatéraux qui assurent la direction du mouvement, notamment en présence d'enarthroses, c'est-à-dire d'articulations en forme de rotule, comme celle de l'épaule. Duchenne estime que « la contraction isolée du muscle n'existe pas dans la nature (Duchenne, 1867) ». Dès lors, il considère que

« tous ces mouvements des membres et du tronc résultent d'une double excitation nerveuse, en vertu de laquelle les deux ordres de muscles qui, par leur association, possèdent une action contraire...sont mis simultanément en contraction, les uns pour produire ces mouvements, les autres pour les modérer (Duchenne, 1867 p 766)». Certaines synergies sont particulièrement complexes. A titre d'exemple Duchenne cite l'extension complète de la main et des doigts. Il montre que cette extension n'est pas due seulement à l'action des muscles extenseurs des doigts, mais à une combinaison de contractions musculaires qui incluent les fléchisseurs des doigts (qui agissent sur la première phalange), les muscles interosseux (qui étendent la seconde et la troisième phalange, mais aussi fléchissent la première phalange) et les muscles palmaires qui empêchent la dorsi-flexion du poignet due aux muscles extenseurs. (Duchenne, 1867 p 764). L'idée de synergies musculaires associant les muscles agonistes et antagonistes a eu du mal à être acceptée de son temps. Aujourd'hui, la plupart des neurophysiologistes moteurs acceptent l'idée que les deux formes de relations musculaires (innervation réciproque, co-contraction) peuvent être observées également en fonction du mouvement (voir Bouisset et Maton, 1995).

Transposant sa réflexion du mouvement simple aux mouvements pluri-articulaires, comme la station debout, Duchenne propose un mécanisme semblable. « Il existe une grande analogie entre les synergies musculaires mises en action lors de la station verticale et celles qui produisent les

mouvements volontaires des membres. En effet, dans la coordination des mouvements de la colonne vertébro-cranienne, qui préside à la station verticale, on doit considérer deux ordres de phénomènes principaux : 1° l'association musculaire qui produit son extension. 2° l'harmonie des muscles antagonistes, qui modère et assure cette extension et l'attitude normale du rachis» (Duchenne, 1867, p768).

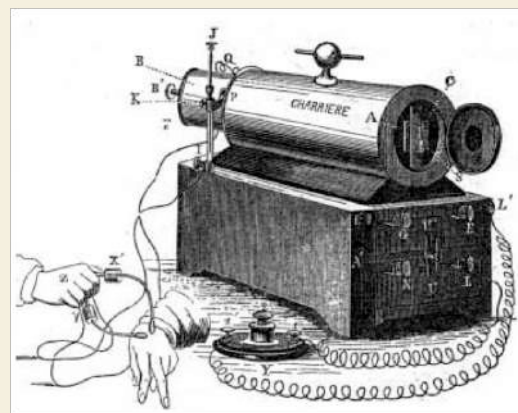


Figure 2 : Appareil de Duchenne de Boulogne, construit par Charrière. Deux réophores (électrodes), humidifiés et reliés à un appareil d'induction, et placés au contact du corps, permettent de stimuler les nerfs ou les muscles directement sur la peau. Musée d'histoire de la médecine, Paris

C'est au mécanisme de la locomotion qu'il s'intéresse ensuite, avec ses deux phases d'appui et d'oscillation. Pour lui, une fonction aussi complexe et précise doit émerger avec la coopération d'une « faculté de coordination ». Dans la locomotion cette coordination était pour lui le meilleur exemple de l'organisation centrale qui met en action... «L'association des muscles agonistes et antagonistes » (Duchenne, 1867, p759). Il s'intéresse surtout à la phase d'oscillation de la marche, et maintient sur la base de ses observations cliniques, que cette

phase est due à la synergie des muscles fléchisseurs de la hanche, du genou et de la cheville. Il ne retient pas la vue exprimée par les frères Weber (1838) selon lesquels cette phase serait due au mouvement pendulaire passif de la jambe: « ce membre ne pourrait osciller dans la cavité cotyloïde s'il était dans l'extension ; c'est pourquoi ses trois segments (cuisse, jambe et pied) sont infléchis les uns sur les autres par la contraction des muscles qui opèrent chacun de ces mouvements et non par la seule action du membre oscillant considéré par la théorie de Mrs Weber comme un pendule composé de segments de longueur différente» (Duchenne, 1867, p 761).

Il croit à une organisation centrale du mouvement en songeant au cervelet dans la coordination motrice, puis au tronc cérébral : « On conçoit donc parfaitement que la lésion des cordons et des racines postérieures puisse troubler le fonctionnement de la coordination locomotrice; mais c'est plus haut qu'il faut aller rechercher la source de la force nerveuse locomotrice, le point du myélocéphale doué de la virtualité appelée faculté coordinatrice de la locomotion» (Duchenne 1867, p.791).

Conclusions

A partir d'une instrumentation très simple à stimulation faradique, et d'une observation attentive de l'organisation musculaire normale et pathologique, il a su construire une théorie des synergies et des coordinations musculaires, organisées centralement, qui a été bien trop oubliée et qu'il nous a paru nécessaire de rappeler. Les travaux de Bernstein (1967) ont fait apparaître ultérieurement une autre conception des synergies, de nature flexible, liées à

l'apprentissage et aux rétroactions sensorielles, pour tenir compte des contraintes biomécaniques et des forces extérieures.

François CLARAC

Directeur de Recherche émérite CNRS,
(francois.clarac@univ-amu.fr)

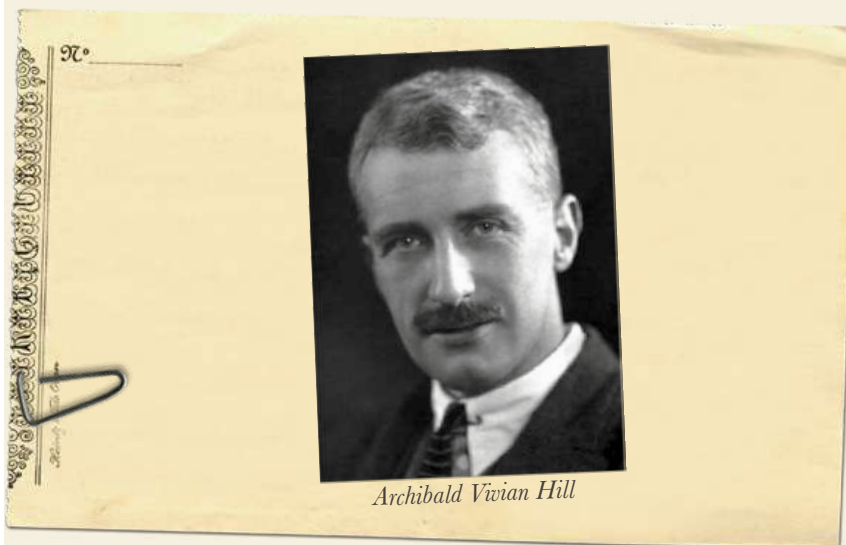
Jean MASSION

Directeur de Recherche émérite CNRS,
(jean.massion@wanadoo.fr)

Rapport annuel SB - 2012-2013

Références

- Bernstein, N.A., 1967 The Coordination and Regulation of Movements. Pergamon Press, N. Y.
- Bouisset, S. et Maton, B. 1995 Muscles, posture et mouvement. Hermann, Paris
- Clarac, F., Massion, J. and Smith, A.M. 2009 - Duchenne, Charcot and Babinski, three neurologists of La Salpêtrière Hospital, and their contribution of the central organization of motor synergy. Journal of Physiology, Paris, 103 : 361-376
- Duchenne de Boulogne, G., 1855. De l'électrisation localisée et de son application à la physiologie à la pathologie et à la thérapeutique. Baillière Paris. (2nd ed. 1861, 3rd ed. 1872)
- Duchenne de Boulogne, G., 1867. Physiologie des mouvements démontrée à l'aide de l'expérimentation électrique et de l'observation clinique et applicable à l'étude des paralysies et des déformations. Paris. Baillière. Republié en 1967 à Lille par la Société française de médecine physique.
- Weber, G., Weber, C., 1838. Mécanique de la locomotion chez l'homme. Encyclopédie Anatomique., traduction de l'Allemand par AJL Jourdan T II, livre III.



Chapitre 7 : **Archibald** **Vivian HILL**

Archibald Vivian HILL (1886-1977) **«ET LES PROPRIÉTÉS MÉCANIQUES** **DU MUSCLE»**

Eléments de biographie

Né à Bristol, Archibald Vivian Hill y reçut une très solide formation secondaire scientifique et littéraire. Admis en mathématiques au Trinity College à Cambridge, il sortit premier de promotion. Il pratiquait aussi assidûment la course à pied dont il étudia la physiologie plus tard. Toute sa vie, il a appliqué des outils mathématiques à l'étude de systèmes physiologiques. Un exemple bien connu: dès 1910, il formula les équations dans lesquelles il définit le "coefficient de coopérativité", appelé maintenant "coefficient de Hill". L'autre exemple est l'équation caractéristique, ou "relation force-vitesse", proposée en 1938 et dont on parlera ci-dessous.

Au terme de ses études de mathématiques, il se tourna vers la Physiologie dans le laboratoire de John N. Langley à Cambridge, où il commença ses propres travaux expérimentaux sur la contraction musculaire.

En Allemagne durant l'hiver 1910-1911,

Hill s'initia à de nombreux aspects de l'étude expérimentale du muscle, ainsi qu'à l'utilisation du galvanomètre d'Arsonval qu'il allait mettre au service de la myothermie. En 1919, W. Hartree le rejoignit, et ensemble, ils portèrent la méthode myothermique à un niveau inégalé de performance.

Dès 1933, Hill participa à la création du Council for Assisting Refugee Scientists (CARS), dont la mission était d'aider les scientifiques allemands opposés au nazisme, dont de nombreux juifs, à échapper aux persécutions. Plus de 900 scientifiques purent ainsi être aidés, enrichissant le monde scientifique britannique et américain. Sept prix Nobel furent l'Allemagne et vingt réfugiés furent ultérieurement honorés du prix, dont Bernard Katz en 1969. Après l'interruption de la première guerre mondiale, Hill entama sa carrière parallèle d'enseignant en Physiologie. Après un intermède de trois ans comme professeur de Physiologie à Manchester, il fut nommé en 1924 à University College London à la succession prestigieuse d'Ernest H. Starling. Il y restera jusqu'à la fin de sa carrière.



Après les hostilités, Hill reçut de nombreuses distinctions honorifiques britanniques et américaines, dont la célèbre médaille Copley, la plus haute distinction attribuée par la Royal Society, pour des contributions remarquables à la science.

Théorie lactique, collaboration avec Otto Meyerhof et prix Nobel 1922

Au début du XXe siècle, le muscle était conçu comme un système protéique visco-élastique dont le brusque changement des propriétés physiques produisait la contraction. Il était admis que la première réaction chimique associée à la fourniture d'énergie pour la contraction était la production d'acide lactique; des protons mobilisés par la réaction neutraliseraient des charges négatives de surface des protéines, permettant leur repliement et le raccourcissement. En mesurant la cinétique de la production de chaleur par le muscle pendant et après la contraction, Hill renversa la théorie lactique. La controverse à ce sujet lui avait donné l'occasion de confronter ses idées et d'allier ses travaux à ceux d'Otto Meyerhof, le célèbre biochimiste allemand.

Le prix Nobel leur fut attribué en 1922.



Figure 1 : A.V. HILL et O.F. Meyerhof (photo Pr N.Humphrey)

Relation force-vitesse et équation caractéristique

En 1938, Hill publia l'article devenu le plus célèbre avant 1960 en matière de physiologie musculaire et dont le retentissement dure toujours. Il y décrit, suite à des mesures simultanées de force et vitesse de raccourcissement de muscles, la relation considérée comme caractéristique du moteur musculaire activé: la "relation force-vitesse" :

$$(P + a) \cdot (V + b) = b (P_0 + a)$$

Elle décrit la relation entre P, la force mesurée, et V, la vitesse de raccourcissement entre les extrémités du muscle en contraction tétonique. Hill montra que les résultats des mesures étaient correctement décrits par une hyperbole rectangulaire tendant vers les asymptotes -

a, une constante qui a la dimension d'une force, et -b, qui a la dimension d'une vitesse. P₀ est la force isométrique maximale quand V est nul; déterminée par le nombre de cellules musculaires en parallèle (donc par la surface de section du muscle), P₀ est une mesure de l'épaisseur du muscle et donc de sa masse. La

courbure de la relation dépend des paramètres a et b qui sont caractéristiques du muscle, plus ou moins lent ou rapide. L'équation permet de prédire correctement la puissance mécanique maximale du muscle.

Modèle à deux et à trois composants

En 1938, continuant son analyse du muscle en mouvement, A.V. Hill proposa un modèle qui eut une profonde influence sur la conception et l'interprétation de très nombreux résultats expérimentaux. Bien qu'on ait montré depuis qu'il devait être modifié, d'une part pour décrire le comportement de la fibre musculaire isolée, d'autre part pour le cas du muscle in situ rattaché à ses tendons, son influence persiste toujours et il n'est pas possible d'en faire abstraction.

L'essence du modèle peut être perçue en considérant l'évolution de la force dans un muscle en tétanos isométrique auquel on applique une brusque diminution très rapide de la longueur, appelée "quick release" par les auteurs anglais : la force chute très rapidement pendant le raccourcissement et retourne plus lentement à sa valeur d'origine après la fin du mouvement.

La figure 2 illustre en A l'enregistrement de la force dans le cas de deux raccourcissements instantanés de deux étendues différentes. Pour rendre compte de ce phénomène, Hill proposa qu'on pût concevoir le muscle activé comme fait de deux composants logiquement distincts, représentés en B dans la même figure : d'une part un ressort, appelé "composant élastique en série" (SEC), dont la longueur ne dépend

que de la force dans le muscle ; sans amortissement, ce ressort peut changer de longueur très rapidement et suivre le raccourcissement rapide ; d'autre part un composant contractile (CC), élément moteur proprement dit dans lequel se passe la transformation d'énergie chimique en travail mécanique ; il se raccourcit plus lentement et rattrape le mou dû à la décharge rapide du ressort ; la vitesse de raccourcissement du CC ne dépend que de la force selon la relation force-vitesse décrite plus haut. Pendant un raccourcissement suffisamment rapide, la longueur du CC ne change pas appréciablement et tout le changement de longueur se passe dans le SEC ; la force descend donc suivant la relation

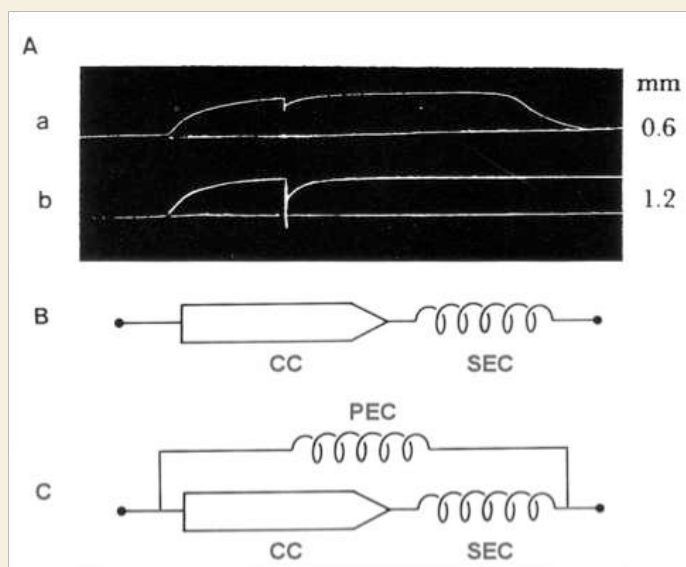


Figure 2

déformation-contrainte du ressort. Après la fin du raccourcissement, le CC se raccourcit, le SEC est ré-étendu et la force remonte à une vitesse qui dépend de celle du CC et de la raideur du SEC qu'il étire selon sa relation déformation-contrainte.

Le modèle est renforcé par de nombreuses observations dont la plus démonstrative est illustrée ci-contre : un muscle isolé est stimulé tétaïquement et la force apparaît progressivement (Figure 3 courbe a) ; cependant, si, juste après le début de la stimulation, le muscle est étiré très rapidement d'une petite longueur, la force atteint immédiatement sa valeur maximale (Figure 3 courbe b).

Au repos, le muscle entier oppose

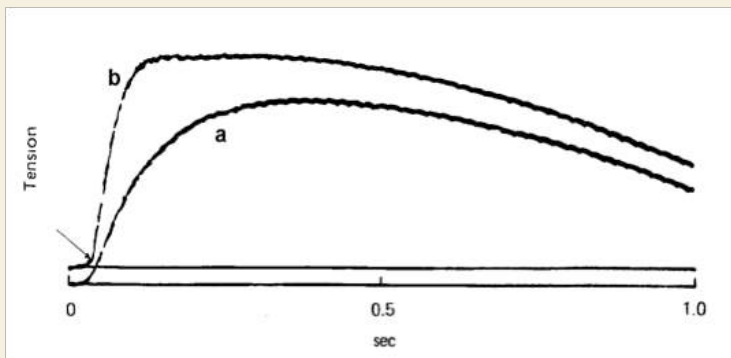


Figure 3

évidemment une force à l'étirement: il possède sa propre relation déformation-contrainte, dite passive. Tout indique qu'elle persiste, pour la plus grosse part, pendant la contraction. On la trouve, par exemple, dans le muscle rendu inexcitable par diverses méthodes. Elle joue un rôle majeur dans les mouvements in situ, en supportant une partie de la charge à déplacer. Pour en rendre compte, il y a donc lieu d'enrichir le modèle d'un autre "élément élastique en parallèle" avec le moteur et ses attaches (PEC), comme illustré en C dans la figure ci-dessus. Les deux éléments élastiques jouent un rôle essentiel dans les gestes de la vie courante : ils emmagasinent de l'énergie

potentielle élastique et peuvent la restituer intégralement pour effectuer du travail.

Il n'est pas superflu de noter que les modèles à deux et trois composants sont des représentations logiques de propriétés mécaniques. Ils ne font pas de supposition sur l'identité physique des composants. Deux points méritent d'être soulignés : en premier, le SEC et le CC peuvent très bien faire partie de la même structure physique, comme il a été confirmé après 1980 : la force est produite par des ponts entre actine et myosine, et dans la fibre musculaire isolée in vitro, la plus grande partie du SEC se trouve dans les ponts eux-mêmes ; en second, si les propriétés du PEC font typiquement penser à des structures comme la matrice extracellulaire, abondante dans les muscles, il est clair aujourd'hui qu'une partie est également présente dans des structures intra-cellulaires telles que la titine, l'actinine et d'autres protéines.

Physiologie de l'exercice musculaire

De 1922 à 1924, Hill publia une série d'articles qui contribuèrent à introduire le concept de production anaérobie d'énergie pendant l'exercice, de restauration aérobie subséquente et de dette d'oxygène. Ces travaux démontrèrent également le concept de consommation maximale d'oxygène ($V.O_2max$). Les études de Hill portèrent aussi sur les facteurs déterminants la performance chez les athlètes. En application de la notion de dette d'oxygène, ces travaux conduisirent à la distinction entre puissance aérobie maximale, puissance anaérobie lactacide et puissance anaérobie

alactacide et leurs répercussions sur la performance dans diverses disciplines athlétiques.

En guise de conclusion

La liste des réalisations scientifiques A.V. Hill est longue. Elle inclut la spectaculaire amélioration de la méthode de mesure de la production de chaleur des organes isolés, qui donna naissance à la connaissance de la cinétique précise de la contraction musculaire, de la production de chaleur associée à l'influx nerveux, mais aussi à la mesure de la tension de vapeur en équilibre avec de minuscules volumes de liquide. Il faut citer l'analyse physique et chimique de l'influx nerveux, les lois de l'excitabilité des tissus animaux, les déterminants de la performance musculaire in vitro et chez les athlètes.

Son dynamisme et sa créativité ont fortement marqué ses élèves, dont une centaine ont rempli par la suite des fonctions importantes dans le monde entier. On en trouve la marque profonde dans son testament scientifique: "Trails and Trials in Physiology". Il y passe en revue, sans aucune concession, l'ensemble de sa production scientifique. L'homme tout entier est dans la dédicace: *"To my pupils, colleagues and teachers, with grateful and affectionate memories of what I have learned from them."*

Jean Lebacqz

Professeur émérite à l'Université catholique de Louvain
jean.lebacqz@uclouvain.be

Rapport annuel SB - 2012-2013

Références emblématiques

- Hill, A.V. (1965). Trails and Trials in Physiology: A Bibliography, 1909–1964; with reviews of certain topics and methods and a reconnaissance for further research. London: Edward Arnold (Publishers) LTD.
- Hill, A.V. (1970). First and Last Experiments in Muscle Mechanics. Cambridge Univ. Press, London and New York.
- Katz, B. (1978). Archibald Vivian Hill. 26 September 1886–3 June 1977. Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society : 24: 71–149. Nobel biography: http://www.nobelprize.org/nobel_prizes/medicine/laureates/1922/hillbio.html)
- Woledge, R.C., Curtin, N.A., and Homsher, E. (1985). Energetic Aspects of Muscle Contraction. Monographs of the Physiological Society. Academic Press.

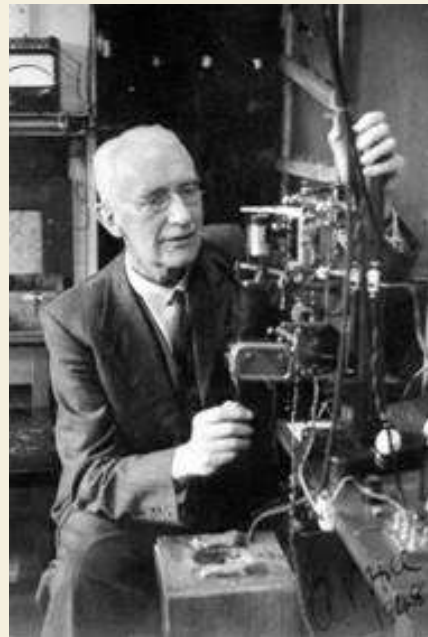
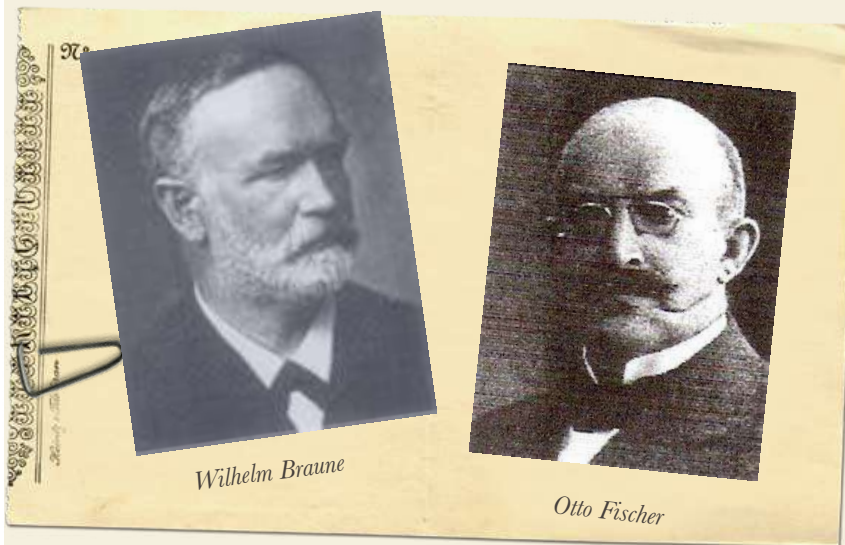


Figure 4 :A.V. HILL (photo Pr N.Humphrey)



Chapitre 8 : **Wilhelm BRAUNE** **&** **Otto FISCHER**

Wilhelm BRAUNE (1830-1892) et Otto FISCHER (1861-1917) «LA MARCHÉ DE L'HOMME»

L'étude allemande *Der Gang des Menschen* (La marche de l'homme)² de l'anatomiste Wilhelm Braune (1830-1892) et du physicien Otto Fischer (1861-1917), dont la première partie est éditée en 1895, constitue un point culminant dans l'histoire des techniques de méthode graphique et de chronophotographie. En effet, à cette époque, personne n'est allé aussi loin que les deux Allemands dans l'étude tridimensionnelle de la marche humaine et des deux systèmes graphiques (graphe/photographie) rassemblés pour l'occasion.

En 1895, la méthode expérimentale de Braune et Fischer comporte cinq étapes :

1) La prise de vues est réalisée par quatre appareils photographiques qui se déclenchent synchroniquement et dont l'obturateur reste ouvert durant le temps du mouvement que l'on veut enregistrer. Deux appareils sont disposés perpendiculairement à la gauche et à la droite du sujet. Deux

autres appareils sont placés en face de lui, les lignes de visée de ces derniers étant décalées d'un angle de 30° de part et d'autre de l'axe de la marche du sujet, cela afin d'accéder aux trois dimensions de l'espace.

2) Le sujet – un homme qui marche à l'état normal, ou alourdi d'une charge – porte sur son corps onze signaux lumineux (des tubes électriques de Geissler) (Fig1.). Ces signaux clignotent, à la façon du moderne stroboscope, et s'inscrivent sur les plaques sensibles au fur et mesure que l'homme bouge. Le corps de celui-ci n'est pas enregistré photographiquement, étant donné qu'il est habillé de noir et qu'il évolue dans une pièce obscure.

3) Les clichés obtenus sont analysés au microscope et permettent d'établir des coordonnées spatiales qui indiquent notamment les « points milieux » des articulations. Les mesures et calculs effectués d'après les clichés donnent la position et la trajectoire des mouvements du tronc, des oscillations des hanches, des épaules, du torse, de la tête et les relations qui existent entre ces divers mouvements.

4) Des graphiques extrêmement détaillés, représentant la marche de l'homme, sont obtenus d'après les mesures, les calculs et les photographies (en relevant uniquement la trace des points et lignes lumineux laissés sur la plaque sensible par l'homme en marche).

5) Enfin, des figures schématiques (dits « modèles spatiaux ») sont construites en trois dimensions pour réaliser la synthèse de toutes les mesures effectuées.

Il s'agit, grâce à cette méthode, de vérifier certaines théories déjà existantes sur la marche de l'homme. Par exemple celle des frères Weber, qui affirmaient en 1836 que durant la marche les jambes oscillent sur le tronc comme un pendule, sans presque aucune participation des muscles. Braune et Fischer sont également à la recherche du centre de gravité du corps, sujet traité par Borelli dans son *De Motu Animalium* au XVII^e siècle, de même que le moment d'inertie du corps dans ses différentes parties. Il s'agit enfin, en étudiant la marche de l'homme, chargé ou non d'un sac à dos, de rendre service à l'armée allemande, comme E.-J. Marey l'avait fait précédemment pour l'armée française, en vain d'ailleurs, puisque le gouvernement n'avait guère suivi ses conseils.

Précisons en quelques mots la technique originale déployée par Braune et Fischer à Leipzig pour photographier la marche de l'homme. Le sujet, habillé d'un maillot noir, est couvert des pieds à la tête de onze fins et longs tubes Geissler en verre remplis d'azote sous faible pression, reliés entre eux et alimentés par le courant électrique

provenant d'une bobine de Ruhmkorff : un tube pour la tête, un pour chaque cuisses, les jambes, les pieds, le haut du bras et les avant-bras. Lorsque l'électricité parvient aux contacts des tubes, ceux-ci s'allument, comme les néons d'aujourd'hui. Un dispositif interrupteur permet d'allumer et d'éteindre les tubes à la fréquence et vitesse que l'on désire.

Braune et Fischer appliquent sur leurs tubes Geissler des marques au vernis noir, représentant le centre des articulations et le centre de gravité supposé des différentes parties du corps. Cette détermination du centre de gravité du corps a été effectuée précédemment par Braune et Fischer sur des cadavres humains congelés, puis pendus sur trois axes et dans différentes positions.

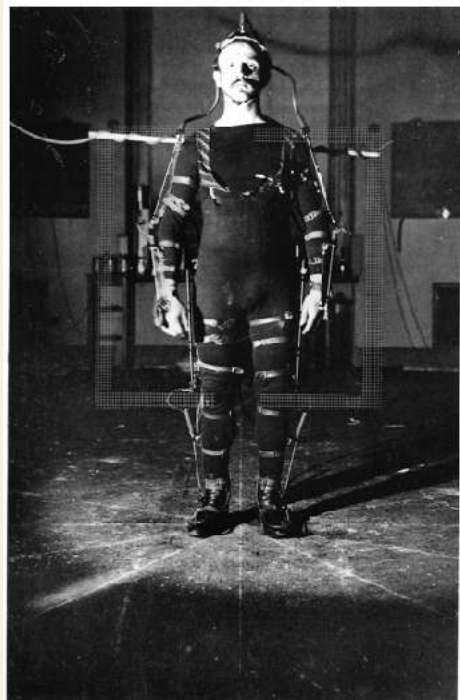


Figure 1 : Sujet équipé avec les tubes de Geissler (*Der Gang des Menschen*, 1895)

Braune et Fischer utilisent quatre appareils photographiques à plaques de verre disposés autour de l'homme en marche, à une hauteur de 0,90 m du sol. Si l'on suppose que le sujet évolue en ligne droite, deux appareils sont disposés perpendiculairement à sa gauche et à sa droite, et deux autres en face de lui, mais décalés à la gauche et à la droite du sujet. Les deux appareils de gauche donnent ainsi deux projections centrales pour les points du côté gauche du corps, et les appareils de droite ceux du côté droit. Les axes optiques des quatre appareils convergent vers un même point placé au milieu de l'axe de la marche.

Après chaque prise de vues, on installe au point milieu de l'axe de marche, en face de l'un des quatre appareils photographiques, une « table de coordonnées » verticale de 1m², tableau de verre sur lequel se trouve un réseau quadrillé. L'un des quatre appareils photographiques concernés est de nouveau ouvert, et l'on superpose sur la plaque sensible déjà impressionnée par l'image de l'homme en marche, l'image de la table des coordonnées, celle-ci ayant été éclairée par une lampe au magnésium. Ce procédé est répété jusqu'à ce que ce réseau de coordonnées ait été inscrit sur chaque plaque des quatre appareils. Ce réseau ligné superposé sur la plaque de verre reste apparent sur chaque photographie, servant donc de mire et d'échelle de mesure.

Le sujet doit passer devant les quatre caméras avec un pas normal, à une vitesse de 5,6 km/heure. Il parcourt un chemin de 9 mètres de long. Pour être sûr qu'il effectue

un pas normal situé dans la moyenne, Fischer prendra le soin de mesurer la marche d'un grand nombre de soldats et d'étudiants de Leipzig.

Espérant contrer toute critique, Braune et Fischer prennent encore le soin d'examiner ensuite, au microscope, chaque négatif impressionné. Le grossissement du microscope utilisé leur permet d'obtenir une résolution de l'ordre du micromètre. A l'aide de ce microscope, les deux Allemands ont relevé 6696 mesures. En les rassemblant toutes, en dessinant ensuite un « squelette » graphique complet de l'homme en marche, ou en isolant des détails afin d'amplifier les courbes des « points milieux » des articulations, du sommet de la tête, du genou et de la pointe du pied, Braune et Fischer réalisent les graphiques les plus complexes et les plus détaillés de leur époque.

Enfin, Braune et Fischer proposent de magnifiques « modèles spatiaux » pour illustrer leur synthèse (Fig. 2).

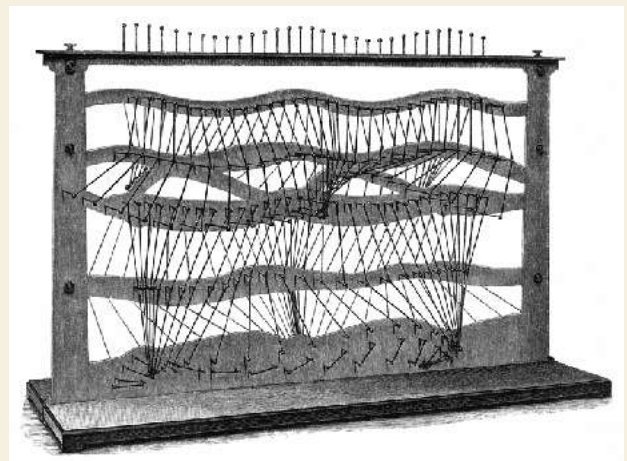


Figure 2 : Modèle « spatial » de la marche (Der Gang des Menschen, 1895).

Ce sont en fait des sculptures géométriques tridimensionnelles, en métal, destinées à restituer en volume le schéma de la marche de l'homme. Ils en ont produit au moins quatre versions – deux en fils de soie servant de maquettes de préfiguration, puis deux en tiges métalliques. Ces sculptures étonnantes ont-elles influencé Marcel Duchamp, le célèbre peintre du Nu descendant un escalier (1912)? L'une des très rares sculptures conservées (un petit modèle en fil de soie provenant du musée des sciences de Turin) est en tout cas exposée au Centre Pompidou, à l'occasion de la grande exposition consacrée à Marcel Duchamp de septembre 2014 à janvier 2015.

Laurent Mannoni

Directeur scientifique du Patrimoine et du Conservatoire des techniques
Cinémathèque française
40 avenue des Terroirs de France
75611 Paris cedex 12
l.mannoni@cinematheque.fr

Rapport annuel SB - 2013-2014

Références de W. Braune et O. Fischer

“ Der Gang des Menschen, I. Theil : Versuche am unbelasteten und belasteten Menschen ”, angestellt von Wilhelm Braune † und Otto Fischer, Des XXI. Bandes der Abhandlungen der mathematisch-physichen Classe der Königl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, n° IV, mit 14 Talfen und 26 Textfiguren, Leipzig, Bei S. Hirzel, 1895, p. 153-322.

L'étude, continuée par Fischer après la mort de Braune, comprendra cinq autres livraisons jusqu'en 1904 :

- “ Der Gang des Menschen, II. Theil : Die Bewegung des Gesamtschwerpunktes und die äusseren Kräfte ”, Ibid., XXV, 1899, p. 1-163 ;
- “ Der Gang des Menschen, III. Theil : Betrachtungen über die weiteren Ziele der Untersuchung und überblick über die Bewegungen der unteren Extremitäten ”, Ibid., XXVI, 1900, p. 87-185 ;
- “ Der Gang des Menschen, IV. Theil : Ueber die Bewegung des Fusses und die auf denselben einwirkenden Kräfte ”, Ibid., XXVI, 1901, p. 471-569 ;
- “ Der Gang des Menschen, V. Theil : Die Kinematic des Beinschwingens ”, Ibid., XXVIII, 1899, p. 321-428 ;
- “ Der Gang des Menschen, VI. Theil : Über den Einfluss der Schwere und der Muskeln auf die Schwingungsbewegung des Beins ”, Ibid., XXVIII, 1904, p. 533-623.



Figure 3 : Recherche du centre de gravité du corps dans différentes positions. In *Bioloocomotion: a century of research using moving pictures*. Capozzo, Marchetti & Tosi - Promograph - 1992



Chapitre 9 : **Albert LONDE**

Albert LONDE (1858 – 1917)

LA CHRONOPHOTOGRAPHIE DES MOUVEMENTS ANORMAUX À SES DÉBUTS

Albert Londe, dont le nom reste peu connu des biomécaniciens et des physiologistes, a bâti sa réputation sur la photographie, dont il a été un grand spécialiste dans les deux dernières décennies du 19^e siècle.

Albert Londe est né à La Ciota le 26 novembre 1858. On le retrouve à Paris, autodidacte et bon photographe, inscrit comme élève du laboratoire de chimie du Muséum d'histoire naturelle. À cette époque, les recherches se poursuivent sur la nature des émulsions à utiliser et sur la qualité des images. Albert Londe adhère en 1879 à la *Société française de photographie* (SFP), créée en 1854 par un groupe d'amateurs. Il entrera dans son conseil d'administration en 1880 et en sera secrétaire général-adjoint deux ans plus tard. La liste de ses publications techniques est impressionnante, pas moins d'une vingtaine de titres de 1884 à 1914. Parmi ceux-ci, des travaux qui

concernent les applications de la photographie à la médecine et à la biologie.

Il en décrit lui-même l'intérêt (Londe, 1903): c'est un moyen de reproduction rigoureux et rapide, conservant l'aspect d'un modèle fixe, ou de phénomènes mobiles qui échappent à l'œil humain, et permettant la reconstitution du mouvement. En médecine, l'apport de la photographie est très supérieur à ce que peut donner le dessin. La photographie précise et complète l'observation clinique, fixe l'image des déformations constatées au niveau des segments corporels, des attitudes corporelles pathologiques, du faciès. La photographie est utile pour garder les traces successives des maladies cutanées. C'est de plus un moyen excellent pour la diffusion des connaissances scientifiques.

Au Laboratoire de La Salpêtrière

Le professeur Jean-Martin Charcot (1825-1893), chef du service de neurologie à l'Hôpital de la Salpêtrière à Paris, voit en consultation de nombreux patients atteints de maladies du système nerveux central: épilepsie, hystérie, catalepsie, ataxie locomotrice, attitudes passionnelles, tabès, etc.

Il tente d'associer, à la description clinique habituelle, des images plus évocatrices pouvant être "immortalisées" par le dessin. Il bénéficie pour cela du concours d'un artiste dessinateur, le docteur Paul Richer (1849-1933), qui deviendra en 1903 professeur d'anatomie artistique à l'Ecole nationale des beaux-arts de Paris.

Charcot souhaite obtenir mieux, des images directes, non interprétées par le dessinateur et davantage séquencées. Il constitue dans son Service, en 1878, un *Laboratoire de photographie* permettant de garder, pour mieux les observer, des images fixes de ce qu'il observe au cours de ses consultations. Deux médecins lui prêtent main forte, Bourneville et Regnard. Albert Londe y est engagé comme assistant. Il propose rapidement de mettre à la disposition du service un appareil de sa conception appelé "Chronophotographe".

Ce dispositif est inspiré de ceux de Jansen (1874) et de Muybridge (1878) destinés à l'observation d'objet ou d'animal en mouvement. Il comporte une série de neuf objectifs, disposés en trois rangées de trois (plus tard portée à douze), comportant chacun leur mécanisme d'ouverture et fermeture télécommandable, avec un système de mise en route des prises de vues, à des instants régulièrement programmés, ou à la demande en fonction du moment. Ainsi, le médecin pouvait-il décider de l'épisode qu'il voulait enregistrer. L'appareil peut être transporté au lit du patient. Toutes les

attitudes et postures, tous les mouvements rencontrés en neurologie ont fait l'objet d'un enregistrement. Ainsi ont pu être décrits, aussi, grâce à de nombreux clichés les faciès type de la sclérodémie, du myxœdème, de l'acromégalie. Les images d'une crise d'hystérie sont célèbres (Fig. 1).

Albert Londe prendra en 1884 la direction



Figure 1 : Différents états d'une crise d'hystérie

de ce service, devenu le *Service municipal de photographie et radiographie de La Salpêtrière*. Ce service comportait un grand espace auquel peut accéder un malade couché, mais aussi un dispositif général de prises de vue pour l'étude du mouvement (Fig. 2), analogue à celui que E.J. Marey a installé avec l'aide de G. Demeny à la station physiologique du Parc des Princes. L'emplacement de celui-ci, qui comportait comme toile de fond un panneau de 6 x 5m placé contre les grilles situées à gauche de l'entrée de La Salpêtrière en bordure du boulevard de l'hôpital.

De la collaboration “dessins-photos” avec P. Richer sortiront plus tard *l'Atlas de Physiologie artistique* et la *Nouvelle iconographie de la Salpêtrière* (de 1888 à 1918 - . Lecrosnier et Bâb).

A la Salpêtrière, Albert Londe a continué à utiliser son chronophotographe pour l'examen des malades. Il l'utilise aussi parfois pour des enregistrements à son domicile. Directeur du service depuis 1884, il y introduit, à partir de 1897, la radiologie, et démontre l'intérêt de cette exploration pour la chirurgie. Dans les dernières années de son activité, A. Londe délaisse un peu les applications médicales de la photographie et se tourne vers les applications des rayons X en plein développement.

A la Station physiologique du Parc des Princes

Au début des années 1880, Etienne-Jules Marey était en train d'installer la Station physiologique du Parc des Princes, dépendance de son laboratoire du Collège de France, avec l'aide de son assistant, George Demenÿ (1850-1917). Le moyen d'obtenir un grand nombre d'images, en un temps très court et à des intervalles déterminés, l'intéresse. Il était en contact avec Albert Londe par la Société de photographie, et suivait de près les travaux

de ce dernier qui avait alors entamé la construction d'un dispositif très complexe (dont il donne une description détaillée dans *La Nature*, en janvier 1890).

A. Londe et E.J. Marey, au-delà de la SFP, ont entrepris une collaboration étroite. Le chronophotographe de Londe peut être adapté à l'étude de mouvements extrêmement rapides, ce qui intéresse

directement E.J. Marey. Le nouvel appareil a été doté de 12 objectifs disposés en 3 rangées de 4. A. Londe enregistre tout ce qui bouge: les mouvements segmentaires, ceux du torse, de la face, le saut. Il s'intéresse aussi à divers types de

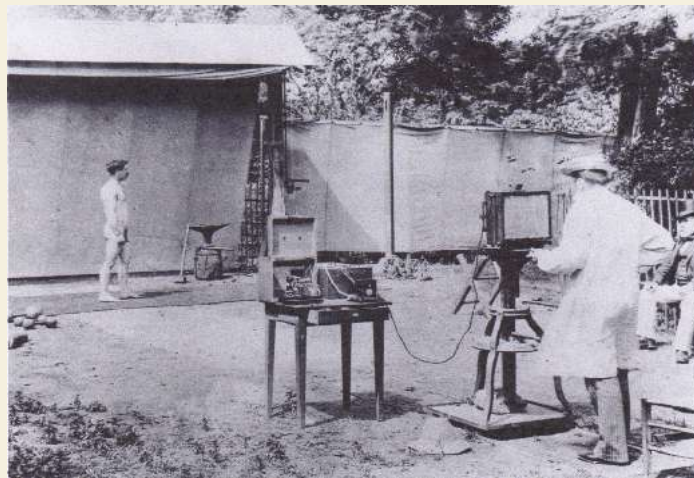


Figure 2 : Albert LONDE derrière son chronophotographe (à droite, E.J. Marey)

marche, normale ou pathologique, de l'homme ou des animaux (cheval vache, chien, chat). Il pratique des enregistrements de gestes professionnels (Fig. 3): bucheron, terrassier, forgeron, dans toutes les situations où un travail musculaire est réalisé (pousser de brouette, port de charge à dos, et, même, jeu du violon). Ses enregistrements de la frappe au marteau ont été réalisés avec Charles Frémont (1855-1930), élève de E.J. Marey. Pendant plusieurs années, A. Londe aura été pour E.J. Marey un opérateur photo dévoué, sans que son nom apparaisse dans les nombreuses publications issues de la Station physiologique.

Consécration du terme "Chronophotographe"

En 1989, se tient le premier Congrès international de photographe, sous la présidence de E.J. Marey. C'est à cette occasion que le terme "chronophotographe" est officiellement établi. L'année suivante, se tient à Paris la grande Exposition Universelle, au cours de laquelle l'appareil d'Albert Londe est exposé dans une vitrine consacrée à la photographie.

Albert Londe n'a pas été seulement un homme de laboratoire. Il a été un très bon chroniqueur et pédagogue, publiant souvent dans la revue "La Nature" des textes se rapportant à l'histoire de la photographie. Il est resté durant toute sa vie un passionné de photos. Il aimait se promener, en observant quelques scènes de la vie publique et en saisir la trace avec ses appareils, notamment à l'Hippodrome de Paris. Il comparait ses enregistrements suivant sa technique avec ceux qu'il faisait parallèlement avec un cinématographe Demenÿ-Gaumont, récemment acquis. Albert Londe est mort le 11 septembre 1917 à Rueil-en-Brie, où il s'était retiré en 1908.

Hugues MONOD

Professeur émérite de Physiologie
Université Pierre et Marie Curie

Rapport annuel SB - 2013-2014

Références

DEMENÿ, G. : Les bases Scientifiques de l'Education Physiques, Alcan, 1902.
LONDE, A : La Chronophotographie, La Nature, 97-99 et 151-154, 1897
LONDE, A : Le nouveau laboratoire de la

Salpêtrière, La Nature, 570-574

LONDE, A - Notice sur les travaux scientifiques, 1911

LONDE, A - Photographie, in M. Weiss, *Traité de Physique biologique*, Tome II, 141-186

MANNONI, L - Etienne-Jules Marey, la mémoire de l'œil, Milan-Paris, Mazzotta - Cinémathèque française, 1999.



Figure 3 : Service photographique de la Salpêtrière

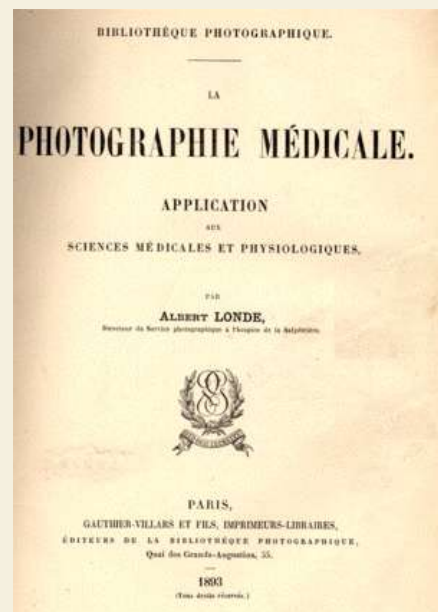


Figure 4 : Couverture de l'ouvrage Photographie médicale



Sir Charles Scott Sherrington

Chapitre 10 : **Charles Scott** **SHERRINGTON**

Sir Charles Scott Sherrington (1857-1952)

LES FONDEMENTS DE L'ORGANISATION DU MOUVEMENT

Après de brillantes études de médecine au St Thomas' Hospital Medical School de Londres qu'il termine en 1876, Charles Scott Sherrington poursuit sa formation en étudiant la physiologie à l'Université de Cambridge sous la supervision de deux scientifiques de renom, Sir M. Foester et J. Langley. C'est avec ce dernier qu'il publie ses premiers travaux de recherche sur le cerveau chez le chien. Après avoir occupé divers postes de "démonstrateur" en anatomie et de chargé de cours, il devient professeur de physiologie à l'Université de Liverpool en 1895. En 1914, il est nommé à la chaire de physiologie à l'Université d'Oxford, où il restera jusqu'à sa retraite, à l'âge de 79 ans. En 1906, il publie un ouvrage intitulé "**The integrative action of the nervous system**" qui fera référence dans le domaine pendant de très nombreuses années. En compagnie de Sir Edgar D. Adrian, il reçoit, en 1932, le prix Nobel de physiologie et de médecine pour ses travaux sur les neurones médullaires et plus particulièrement pour la mise en évidence de l'intégration sensori-motrice au sein même de la moelle épinière.

Le système médullaire et l'intégration sensori-motrice

La contribution de Sherrington dans le domaine des neurosciences est riche et variée. L'apport que l'on retient habituellement de son œuvre est lié à ses études sur les réflexes médullaires et l'organisation périphérique de la motricité. Pour son accessibilité et sa simplicité d'interprétation, il choisit le modèle du chat décérébré pour étudier l'interaction entre les systèmes sensoriel et moteur (intégration sensori-motrice) et plus particulièrement les phénomènes excitateurs et inhibiteurs. Les concepts développés, comme par exemple la proprioception, font partie, encore aujourd'hui, de la majorité des ouvrages de base de physiologie. Ainsi, il documente les travaux princeps de H. Erb (1875) sur le réflexe d'étirement. Ce réflexe, appelé **réflexe myotatique** par Sherrington, est obtenu lors de l'allongement rapide du muscle et se caractérise par une contraction brusque de ce dernier après une latence de courte durée. Sur base de travaux effectués en collaboration avec E. Liddell, il arrive à la conclusion que ce réflexe est déclenché à partir des fuseaux neuromusculaires (détecteurs de longueur du muscle). Ils constatent que si les fibres nerveuses en provenance du muscle sont sectionnées, le réflexe est aboli, ce qui démontre son origine musculaire (Fig. 1).

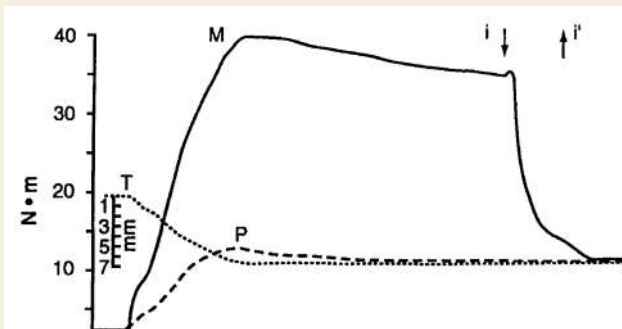


Figure 1: Illustration de la contribution mécanique du réflexe myotatique chez le chat décérébré. Le muscle quadriceps est allongé progressivement (7 mm pendant ~1.5s) et maintenu ensuite à la même longueur (tracé T, pointillés). Les tracés M (continu) et P (interrompu) correspondent à la force produite par l'allongement, respectivement, lorsque l'innervation est préservée (M) ou supprimée après section du nerf correspondant (P). La force produite en P est due à l'allongement passif de la composante élastique parallèle du muscle tandis que la différence entre les tracés M et P correspond à la contribution mécanique du réflexe. A noter que le réflexe est inhibé lors de la stimulation du nerf innervant la musculature antagoniste (ii'). D'après Liddell et Sherrington (1925).

Sherrington décrit également le rôle joué par d'autres fibres sensorielles en provenance du muscle, des articulations et de la peau et met en évidence que les neurones de la moelle épinière sont des lieux d'intégration et de sommation spatio-temporelle des diverses informations sensorielles qui y arrivent. Il rapporte aussi qu'environ 1/3 des fibres dans les nerfs sont constituées de fibres sensorielles et décrit la distribution des champs cutanés couverts par les fibres sensorielles issues de chaque racine nerveuse dorsale. Enfin, il montre que, contrairement à ce qui était admis à l'époque, une racine ventrale issue de la moelle épinière pouvait innerver de nombreux muscles, certains étant parfois antagonistes.

Sur base de ses données expérimentales, Sherrington développe le concept d'**inhibition active**. A cette époque, l'inhibition était connue mais considérée comme passive. Par exemple, il

observe qu'une stimulation cutanée, simultanée du membre opposé provoque une inhibition du réflexe en cours du membre ipsilatéral (innervation croisée). Il découvre et appellera "**innervation réciproque**" la coordination entre muscles antagonistes d'un même membre. Il constate par ailleurs, qu'en parallèle au réflexe myotatique, les muscles antagonistes sont transitoirement relâchés. Il démontre que ce relâchement est bien en lien avec l'activation du muscle agoniste et introduit le terme d'inhibition réciproque pour définir ce phénomène. Sous le contrôle du système nerveux central, ce mécanisme est en réalité le fondement même de la majorité de nos mouvements au cours desquels les muscles agonistes et antagonistes sont alternativement activés et inhibés. En outre, il s'intéresse aux activités locomotrices rythmiques mais, dans ce domaine, son apport apparaît cependant comme étant plus restreint (cf Stuart et coll., 2001). Même si ces études ont été principalement réalisées sur l'animal décérébré, limitant ainsi son intégration dans un contexte plus global de la motricité volontaire, les notions apportées par Sherrington constituent la base même de notre compréhension du système sensori-moteur.

Les concepts de synapse, de voie finale commune et d'unité motrice

De nombreux concepts de base ont émergé des expérimentations menées par Sherrington sur les réflexes médullaires. Parmi ceux qui n'ont pas encore été développés, il convient de citer:

Le concept de synapse. Dans la continuité des travaux de S. Ramon Y Cajal et de C. Golgi sur la structure du système nerveux, Sherrington relie, à partir de ses propres expérimentations, la structure à la physiologie ainsi qu'au comportement. Suite à l'observation de A. Waller (1850) que la dégénération de la partie périphérique d'un nerf consécutive à sa section

s'arrête avant le neurone suivant, il introduit avec M. Foster (1897), le terme de "synapse" pour définir la connexion entre deux neurones. Il faudra néanmoins attendre les travaux de G. Palade et S. Palay en 1954 pour avoir la confirmation de l'existence réelle de la synapse. Cette notion est fondamentale car elle explique le sens de la conduction nerveuse, le délai de cette conduction dû au franchissement de la (des) synapse(s) ainsi que la continuation de l'influx nerveux même après l'arrêt du stimulus.

Le concept de la voie finale commune. La production de force et par conséquent nos actions motrices sont le résultat d'une commande nerveuse transmise à nos muscles, conduisant *in fine* à sa contraction. Si la commande centrale est le résultat d'une organisation complexe mettant en jeu différentes parties de notre cerveau, au niveau médullaire, le signal de sortie est le neurone moteur (motoneurone). Il constitue la "voie finale commune" de tous mouvements, qu'ils soient d'origine volontaire, automatique ou réflexe (Figure 2). Au-delà du motoneurone, la modulation du message nerveux envoyée au muscle n'est plus possible.

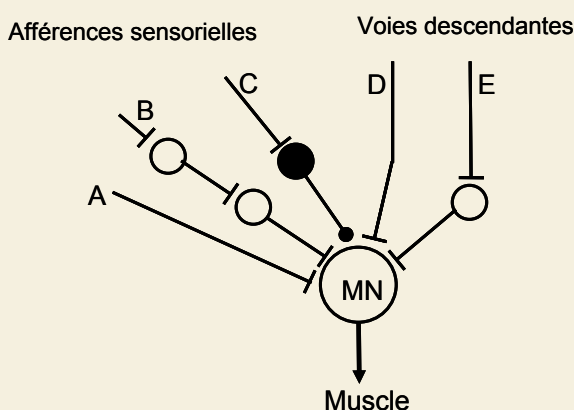


Figure 2 : Schéma illustrant la voie finale commune proposée par Sherrington. Le motoneurone (MN) est le lieu d'intégration, au niveau médullaire, des

différentes afférences sensorielles facilitatrices (A & B) et inhibitrices (C) en provenance de nos capteurs périphériques (musculaires, articulaires, cutanés) et des voies descendantes directe (D) ou indirecte (E) d'origine supramédullaire. De nos jours, s'il est bien admis que le signal de sortie vers l'effecteur (Muscle) reste le motoneurone, on sait depuis les travaux de Lundberg dans les années 70 que l'intégration sensori-motrice se fait au sein d'interneurones situés en amont des motoneurones.

Le concept d'unité motrice. Une autre question majeure pour l'époque était de savoir si un motoneurone innervait une seule fibre musculaire ou un ensemble de plusieurs fibres. Même si la réponse à la question pouvait être implicitement déduite à partir d'expérimentations antérieures, le terme d'unité motrice est introduit pour la première fois par Liddell et Sherrington en 1925 sur base de leurs travaux. Ils définissent l'unité motrice comme étant constituée par : "le motoneurone, son axone et les fibres musculaires innervées par ce dernier". Ce concept, toujours d'actualité, a servi de base par la suite au développement du principe de grandeur de Henneman (1957), à savoir que lorsque la commande nerveuse centrale s'intensifie, les unités motrices sont progressivement recrutées selon la taille de leur motoneurone.

Le contrôle supramédullaire de la motricité

Si les travaux menés par Sherrington sur le système nerveux central chez le singe étaient novateurs pour l'époque, ceux-ci n'ont pas eu le même retentissement historique que ceux effectués sur la moelle épinière. On retiendra pourtant ses études sur le cervelet et la fonction de la voie spino-cérébelleuse, ses investigations utilisant la lésion de racines nerveuses ou l'ablation de zones corticales afin de mieux comprendre l'organisation des voies sensorielles et motrices, ainsi que celles utilisant la

stimulation électrique pour délimiter la zone correspondant à l'aire motrice corticale. Cette dernière approche a d'ailleurs jeté les bases des cartes corticales établies chez l'Homme (homonculus) quelques années plus tard (1950) par l'un de ses élèves, W. Penfield. Bien que la qualité des travaux de Sherrington dans ces domaines soit remarquable, c'est surtout leur interprétation qui en a limité leur portée.

En effet, la principale fonction qu'il accorde au cerveau est de contrôler les activités réflexes sous-jacentes par l'intermédiaire d'extérocepteurs comme la vision et l'audition. Il oppose ceux-ci aux propriocepteurs qui modulent l'activité musculaire au niveau médullaire. Même si Sherrington ne s'est pas aventuré dans l'interprétation de l'organisation centrale du mouvement volontaire, il souligne néanmoins avec force, lors de la conférence qu'il donne à l'occasion de la remise de son prix Nobel en 1932, le rôle joué par l'inhibition active comme mécanisme global de coordination du système nerveux central. A l'époque beaucoup de chercheurs pensaient que l'élaboration et la modulation de la commande volontaire résultaient d'une simple variation d'intensité de l'excitation. On sait aujourd'hui que ce n'est pas le cas et que la modulation de nos actions est l'expression d'une constante intégration entre excitation et inhibition. Ici aussi, Sherrington est, avec d'autres scientifiques de son époque, à l'origine de ce concept.

Outre son apport scientifique personnel et celui de ses collaborateurs, Sherrington a formé des scientifiques de renom dont certains ont contribué de manière remarquable à l'évolution des connaissances dans le domaine des neurosciences. Parmi ceux-ci, on retiendra les noms de R. Granit, J. Eccles et H. Florey, tous trois lauréats du prix Nobel.

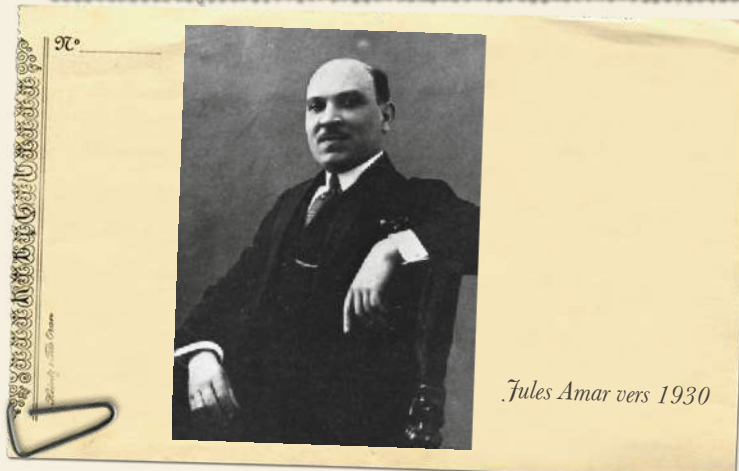
Jacques DUCHATEAU
Professeur à l'Université Libre de Bruxelles
(jduchat@ulb.ac.be)

Quelques références

- Sherrington C.S. (1906). The integrative action of the nervous system. New Haven, Yale University press.
- Sherrington C.S. (1910). Flexion-reflex of the limb, crossed extension-reflex, and reflex stepping and standing. *J. Physiol.* 40:28-121.
- Sherrington C.S. (1913). Further observations on the production of reflex stepping by combination of reflex excitation with reflex inhibition. *J. Physiol.* 47:196-214.
- Sherrington C.S. (1925). Remarks on some aspects of reflex inhibition. *Proc. R. Soc. Lond. B97*: 519-545.
- Liddell E.G.T. and Sherrington C.S. (1925). Recruitment and some other features of reflex inhibition. *Proc. R. Soc. Lond. B97*:488-518.

Pour en savoir plus sur l'oeuvre de Sherrington:

- Stuart D. G., Pierce P.A., Callister R.J., Brichta A.M. and McDonagh J.C. (2001). Sir Charles S. Sherrington: Humanist, Mentor, and Movement Neuroscientist. In: "Classics in Movement Science" (Latash M.L. and Zatsiorsky V. eds). Champaign, IL: Human Kinetics, pp. 317-374.
- Clarac F. and Barbara J.-G. (2011). The emergence of the "motoneuron concept": From the early 19th C to the beginning of the 20th C. *Brain Res.* 1409: 23-41.



Jules AMAR (1879-1935)

Pionnier de la Physiologie du travail et concepteur de Prothèses

Le renom de Jules Amar est dû à ses travaux sur la bioénergétique humaine et sur la biomécanique de la marche, inspirés par ses deux illustres prédécesseurs, J.E. Marey (1830-1904) et J.B Chauveau (1817-1927). Amar est né à Tunis en 1879 d'une mère tunisienne et d'un père algérien. Il obtient son baccalauréat à Alger à l'âge de 19 ans et vient à Paris pour y suivre des études supérieures. Il s'inscrit en licence à la Sorbonne et suit les enseignements d'Albert Dastre, physiologiste de la nutrition.

Une entrée de plain-pied en physiologie du travail.

Chargé d'abord de quelques missions scientifiques en Algérie, il entreprend rapidement une recherche sur le rendement musculaire de sujets exerçant diverses activités physiques, marche et transport de charges. Pour ce faire, il effectue parallèlement une évaluation du travail mécanique et une mesure de l'énergie dépensée à partir des échanges respiratoires, utilisant aussi le cyclo-ergomètre mis au point par Elisée Bouny en 1897 dans le Laboratoire de Marey. Le même protocole est repris dans les locaux du Conservatoire National des Arts et Métiers

(CNAM), rue Saint-Martin. Il poursuit le même type d'investigation dans le Laboratoire de physique médicale de Georges Weiss à la Faculté de médecine. Les données expérimentales qu'il a obtenues au cours de ces quelques années font l'objet de sa thèse d'Etat, consacrée au *Rendement de la machine humaine*. Ce titre signe l'intérêt qu'Amar a porté aux leçons de Paul Bert (*La machine humaine*, 1867-68) et à l'ouvrage de Marey (*La Machine animale*, 1873).

L'attention d'Amar se porte aussi à cette époque sur l'étude de gestes professionnels. Le travail du limeur à l'étau, activité très répandue dans les ateliers, est livré à la bioénergétique : le poids de la limaille obtenue est un indice du travail musculaire fourni, tant par les membres supérieurs que par les membres inférieurs assurant la stabilité du tronc. La consommation d'oxygène est mesurée en parallèle. Les rapports entre les deux grandeurs sont tributaires des modalités d'exécution des mouvements et permettent de définir les conditions dans lesquelles le travail est le moins coûteux, c'est-à-dire le plus économique, susceptible d'être le moins fatigant pour l'opérateur. La posture de travail redressée, la position respective des pieds et de la main qui travaille requièrent toute son attention.

Amar s'interroge sur la transmission de la force musculaire sur l'outil de travail. Pour cela il imagine de placer des capteurs de force, mécaniques ou pneumatiques, au niveau de la main

Chapitre 11 : Jules AMAR



qui tient l'outil ou dans le corps même de celui-ci : manche lime (**Fig.1**), manche de pelle, manche de brouette. Il met en évidence des coûts différentiels en fonction de la nature du métal travaillé, ou du type d'outil utilisé.

Dès 1910, les problèmes d'organisation scientifique du travail ouvrier préoccupaient les milieux politiques et gouvernementaux, de longues discussions s'engagent auxquelles fait suite la création au CNAM en mai 1913 d'un « *Laboratoire d'étude du travail musculaire professionnel* ». Amar en a reçu la direction en juillet 1914 et s'installe rue Saint-Martin dans deux grandes pièces, disposant de deux aides et d'un petit crédit de fonctionnement.

La conception des prothèses pour blessés de guerre

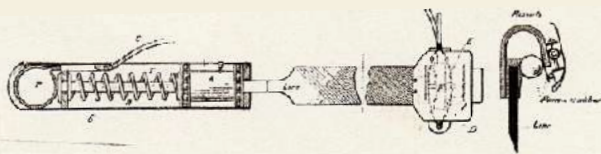


Figure 1 : Montage d'une lime dynamométrique. Les forces exercées sont enregistrées à partir de capsules placées aux deux extrémités de la lime.

En raison des hostilités, le Laboratoire de Jules Amar est fermé en juillet 1914 et transformé en « *Laboratoire des prothèses militaires* ». Amar en devient sous-directeur, au sein du Magasin central du Service de Santé des Armées. Ce changement détourne Amar de ses intentions initiales, c'est-à-dire l'observation de l'homme au travail avec une approche physiologique. Quoi qu'il en soit, l'urgence est de mettre la biomécanique au service de la réhabilitation des blessés de guerre et de leur remise au travail. Jules Amar subit une réorientation forcée vers une recherche appliquée qu'il n'a pas choisie. Il s'y active en plusieurs étapes : analyse scientifique du déficit moteur, conception d'un appareillage spécifique, rééducation motrice, réadaptation au travail professionnel. Il s'attaque en premier à l'évaluation objective des handicaps moteurs, et

en premier lieu aux blessés qui ont subi une amputation. Il crée pour cela un dispositif permettant d'établir, en mobilité et en force, le bilan segmentaire du reste de musculature au membre atteint. Il construit un appareil, l'*Arthrodynamomètre*, qui précise les niveaux de force en fonction de la position articulaire, en condition statique, comme en condition dynamique. Ces données sont celles qui permettraient l'établissement du diagramme tension/longueur, concept bien ultérieur. L'appareil est également utilisé pour suivre les étapes successives de la rééducation du blessé.

La suite logique des préoccupations d'Amar réside dans le choix d'une prothèse apte à restituer aux blessés ou amputés un minimum de force utile. Une des difficultés qu'il rencontre vient du fait qu'il n'est pas lui-même médecin et qu'il doit tenir compte de l'existence des prothèses créées dans différents services médicaux spécialisés. Il a cependant ses idées personnelles sur les matériaux les plus aptes à réaliser une prothèse aussi légère que possible, tout en étant suffisamment rigide pour transmettre les forces musculaires (bois, métal léger, acier, cuir bouilli). Il définit les conditions optimales d'utilisation des prothèses : la parfaite cicatrisation du moignon qui ne doit pas être le siège de douleurs, l'appareillage qui ne doit pas être agressif aux points de contact avec la peau et ne doit pas faire obstacle à l'élimination de la sueur accompagnant tout travail musculaire.

Amar conçoit d'abord un bras de travail pour les sujets amputés au-dessus du coude. La prothèse comporte un manchon fixé sur le moignon par des sangles, l'ensemble étant plaqué sur l'épaule et le thorax et maintenu par une ceinture passée sous l'aisselle du côté opposé. La prothèse est terminée à son extrémité par un bras métallique orientable, qui peut recevoir une main de parade (**fig.2**) ou une pince universelle, susceptible de tenir fortement un outil de travail. L'avant-bras d'Amar est plus simple ; la prothèse est fixée directement sur le

manchon enserrant le bras et l'avant bras porte à son extrémité une pince pouvant être orientée dans toutes les directions en fonction du travail à réaliser. Pour l'exécution de mouvements fins, il est amené à concevoir des mains artificielles avec mobilisation individuelle des doigts, fixées sur des prothèses plus légères (écriture, frappe à la machine), avec conservation de l'opposition du pouce. Les améliorations de ses prothèses sont à l'origine du dépôt par Amar de nombreux brevets d'invention.

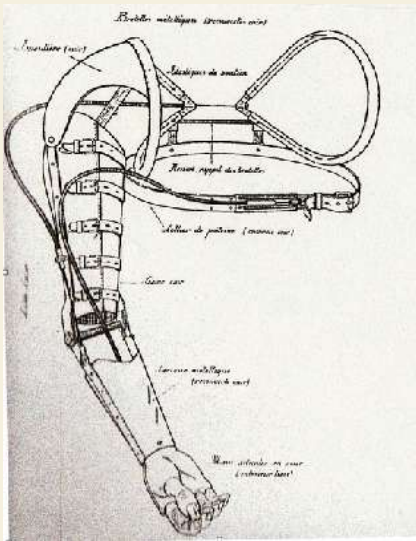


Figure 2 : Prothèse de bras de Amar
La prothèse placée sur l'épaule est maintenue par des sangles élastiques et des ressorts.

Dans le prolongement de ses études sur l'énergétique du travail musculaire, Amar s'était intéressé à différentes modalités de déplacement : marche en montée, marche sur escalier, sur plan incliné, marche avec charge, marche en poussant une brouette ou tirant une charrette. Il se penche donc tout naturellement sur la marche chez les blessés des membres inférieurs. Il imagine des prothèses fixées suivant les mêmes principes que pour les membres supérieurs, mais d'installation plus simple puisqu'une fois en place elles sont en partie maintenues par le poids du corps.

Des essais de prothèses de marche sont réalisés sur trottoir dynamométrique. Les amputés du membre inférieur se déplacent sur

un pilon adapté ou en utilisant des béquilles. La pression qui s'exerce au niveau des aisselles induit qu'une pratique prolongée comporte une compression douloureuse du plexus brachial. Il conçoit donc une *béquille physiologique* bien adaptée à la taille du sujet, qui réduit la pression au niveau des aisselles grâce à des ressorts, plus ou moins tendus en fonction du poids du sujet. Ils amortissent les chocs survenant à chaque pas. De plus la détente des ressorts, lorsqu'un pas est effectué, imprime au corps un mouvement de propulsion vers l'avant, tout en diminuant la pression au niveau de l'aisselle. Le travail des jambes s'en trouve facilité. Dans ce processus d'auto-réhabilitation, le sujet et ses béquilles fonctionnent comme un tout.

Le réapprentissage de la force musculaire

Vient ensuite la rééducation fonctionnelle. Le mutilé, chirurgicalement traité et correctement appareillé, doit s'entraîner à utiliser au maximum ses muscles restants. Il s'agit d'obtenir des gains de force, comme chez le sujet normal. Amar utilise pour cela tout dispositif permettant la réalisation de contractions isométriques par le moignon. Pour la rééducation du mouvement, dont le but est de rétablir la mobilisation des articulations et la synergie musculaire, Amar utilise son cycloergomètre dont il modifie la position du pédalier en fonction de l'articulation en cause. Pour le membre supérieur, les mouvements de flexion/extension du coude sont réalisés avec une varlope dynamométrique (**fig.3**).



Figure 3 : Varlope dynamométrique
La force et la vitesse des mouvements du coude sont enregistrées au cours de l'entraînement.

Pour les muscles de la main, il a recours à un *chirographe* et à une poire dynamométrique. Les progrès sont suivis sur des enregistrements de pression aux points de contact, enregistrés sur le noir de fumée d'un cylindre de Marey, et comparés au côté sain. Le contrôle de la rééducation de la marche avec prothèse se fait sur un trottoir dynamométrique qui enregistre les pressions aux points de contact avec le sol (**fig.4**). Le coût énergétique de la marche est apprécié classiquement à partir des échanges respiratoires.

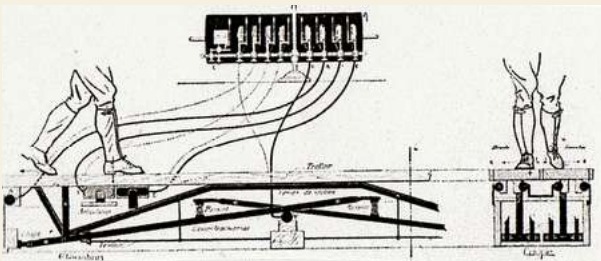


Figure 4 : Trottoir dynamométrique
La pression du pied sur le sol est enregistrée par une batterie de capsules.

La dernière étape pour Amar, et la principale, réside dans le retour du blessé au travail, ce qui suppose une rééducation professionnelle. Il organise pour cela des ateliers fictifs, dans lesquels un mutilé est muni d'un bras artificiel, maintenant à son extrémité une lame de métal sur une enclume qui doit être martelée par le bras valide (**fig.5**) ; il en va de même pour un travail à la lime.

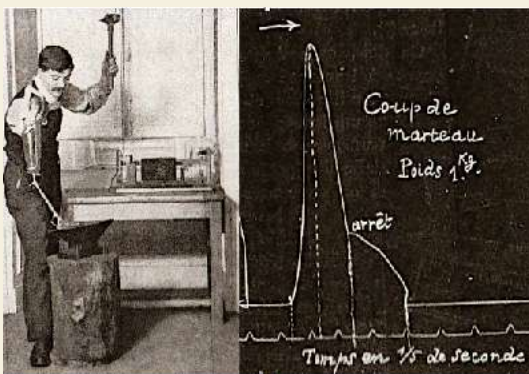


Figure 5 : Frappe au marteau
Le marteau est relié à un stylet inscripteur par un filin qui fait réflexion sur une poulie située en hauteur. L'amplitude du mouvement et le temps de frappe permettent le calcul du travail réalisé.

Ce bras artificiel permet à un sujet appareillé de jouer du violon ou de taper à la machine. Amar va jusqu'à vérifier la capacité de travail d'ouvriers ayant repris le travail à l'extérieur (marbrier, sculpteur). La somme de son travail en faveur des blessés de guerre est exposée dans l'*Organisation physiologique du travail* (1917), ouvrage traduit en anglais et réédité aux USA en 1922.

Conclusion

On ne sait pas combien d'individus Amar a remis à un travail professionnel ni avec quel succès. Aucune statistique n'a été établie après la fin des hostilités, et, en 1920, les préoccupations de ce physiologiste du travail sont devenues d'un autre ordre. Une chose est certaine : la capacité de Jules Amar à développer une recherche appliquée pour répondre à une situation imprévue et urgente tient aux connaissances physiologiques de base qu'il a accumulées et à sa maîtrise des impératifs de l'expérimentation scientifique.

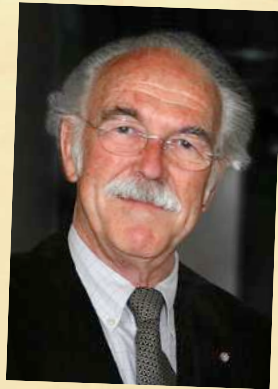
Jules Amar représente le lien intellectuel hors du temps entre Jules Marey et Henri Laugier et plus tard Camille Soula.

Références

- AMAR, J. - Rééducation professionnelle des blessés et mutilés de guerre (1915) - Revue de métallurgie, 855-887
- AMAR, J. - Organisation physiologique du Travail (1917) - Dunod et Pinat, Paris, 1 vol. 374 p.
- BERT, P. - La machine humaine (1867), Paris, Hachette et Cie, 1 vol. in-16, 53p.
- COLAS DES FRANCS, G. - L'œuvre de Jules Amar entre 1914 et 1918 (1984) Thèse doct. méd., Caen, 73p.dact.
- MAREY, J.-E. - La machine animale (1873), - Paris, Germer-Baillière, 1 vol in-8, 288p., 117 fig.
- MONOD, H.- (1994), « Amar, Jules (1879-1935) », In C. Fontanon et A. Grelon (dir.), *Les professeurs du Conservatoire national des arts et métiers. Dictionnaire biographique 1794-1955, A-K* (p. 97-107). Paris : INRP/CNAM. Collection Histoire

Hugues MONOD

Professeur émérite de Physiologie
Université Pierre et Marie Curie



Ewald. R Weibel

Chapitre 12 : Ewald R. Weibel

Ewald R. Weibel (1929)

Préambule: *Le Professeur Ewald Weibel a joué un rôle déterminant dans la compréhension actuelle de l'appareil respiratoire. Ses domaines de recherche sont la physiologie du système respiratoire, la morphométrie, la relation structure-fonction du poumon, la physiologie et l'anatomie comparées, la biologie cellulaire, la microscopie électronique. Les faits historiques sont extraits d'un chapitre d'ouvrage écrit par Ewald Weibel (1).*

Au printemps 1966, Ewald Weibel, alors âgé de 37 ans, s'installe en Suisse pour prendre en charge la chaire du département d'anatomie de l'Université de Berne. Il y découvre une impressionnante collection de squelettes d'oiseaux et de mammifères de toutes tailles, ainsi qu'une vitrine où sont exposés d'anciens moulages d'arbres bronchiques réalisés par son prédécesseur Christoph Theodor Aeby, auteur en 1880 d'un premier traité en allemand sur l'arbre bronchique des mammifères et de l'homme (2), traité qui lui avait servi de base pour publier en 1963 un ouvrage fondateur de la Physiologie Respiratoire moderne intitulé : « *Morphometry of the Human Lung* » (3).

Dans ses travaux fondateurs sur la structure pulmonaire, Ewald Weibel a poursuivi deux objectifs majeurs : (i) décrire finement la structure de l'**échangeur gazeux** que constitue le poumon profond, et (ii) élaborer des représentations modèles de l'**arbre aérien** qui

conduit l'air vers les zones d'échanges. À la différence des approches antérieures, essentiellement qualitatives, la démarche d'Ewald Weibel a été quantitative, apportant pour la première fois une représentation précise de l'architecture pulmonaire fondée sur des données *morphométriques*. Elle lui a permis de réaliser à partir de 1959 les premières mesures systématiques de la morphométrie complète de l'arbre aérien sur des bases théoriques fiables (4).

Les recherches sur la physiologie de la

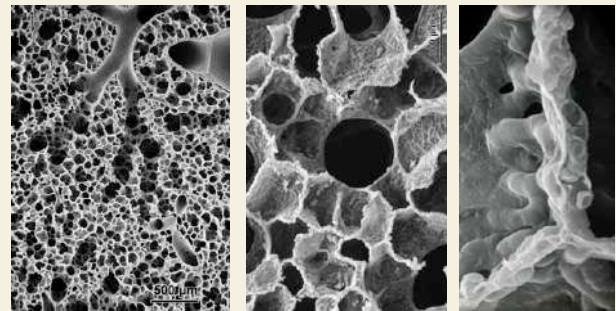


Figure 1: (gauche) Vue en coupe d'un acinus humain, réalisée en microscopie électronique par Ewald Weibel ; (centre) zoom sur un conduit acinaire entouré d'alvéoles ; (droite) zoom sur un septum séparant deux alvéoles. On aperçoit les globules rouges dans les capillaires qui serpentent entre les deux minces parois alvéolo-capillaires.

respiration avaient connu une avancée notable aux Etats-Unis dès 1940, à l'Hôpital Bellevue dans la ville de New York, à l'instigation d'André Cournand (médecin et physiologiste français, naturalisé américain en 1941) et de Dickinson W. Richards, tous deux

lauréats du prix Nobel de Physiologie ou Médecine en 1956 pour leur travail sur le cathétérisme cardiaque. Les progrès permis par cette découverte ont engendré des études – conduites en collaboration avec Richard L. Riley – qui se sont révélées fondamentales pour comprendre la « relation perfusion/ventilation alvéolaire » et son rôle essentiel dans les échanges gazeux pulmonaires. Ce résultat a véritablement révolutionné la physiologie respiratoire, rendant possible l'estimation du débit cardiaque par la méthode de Fick, ainsi que la mesure des pressions artérielles pulmonaires chez les sujets normaux et les patients. C'est cette équipe prestigieuse, qui nourrissait un intérêt tout particulier pour les études de la relation entre **structure** et **fonction**, que le jeune anatomiste Ewald Weibel rejoint dès 1959 à la suite de la proposition d'André Cournand « d'étudier quoi que ce soit sur la structure du poumon qui intéresserait la physiologie ». L'approche structurale et morphologique restait à cette époque peu explorée pour le système respiratoire, et l'on ne savait pas précisément quel angle d'attaque serait le plus profitable pour faire avancer les connaissances en physiologie respiratoire.

La rencontre à New York d'une troisième personnalité hors du commun, Domingo M. Gomez, va jouer un rôle essentiel dans la démarche d'Ewald Weibel. D'origine Cubaine, Domingo Gomez a étudié la médecine à Paris grâce au soutien d'un éminent chercheur français en sciences médicales venu visiter Cuba, Henri Vasquez. En parallèle, il est également devenu un mathématicien talentueux. Fuyant le nazisme puis le castrisme, il s'installe finalement à New York où il trouve dans la démarche d'Ewald Weibel – qui vise une approche quantitative de la structure pulmonaire normale et pathologique – la possibilité de mettre en application ses connaissances mathématiques.

Conscients tous deux que la compréhension des phénomènes physiologiques doit passer par une analyse mathématique précise, ils élaborent une méthodologie théorique sophistiquée afin de décrire la structure pulmonaire. Ewald Weibel était tout prêt à assumer l'incompréhension que

cette démarche pourrait susciter car c'était selon lui le prix à payer pour être en accord avec lui-même. Cependant, pour caractériser la relation entre la morphométrie pulmonaire et les échanges gazeux, il leur fallait collecter des données quantitatives sur la géométrie acinaire. C'est ce à quoi Ewald Weibel s'est attaché, en n'hésitant pas à importer des méthodes stéréologiques fiables issues des sciences des matériaux sous l'impulsion notamment de mathématiciens allemands, afin de les adapter au contexte biologique et en particulier à celui du poumon.

L'une des questions posées consistait notamment à déduire les paramètres d'une structure tridimensionnelle à partir de coupes bidimensionnelles (sections) de cette même structure étudiées au microscope. Or la résolution de ce problème nécessite d'intégrer des notions statistiques et probabilistes héritières d'une longue histoire. Les premières approches théoriques de cette question remontent en effet à 1777, lorsque Georges-Louis Leclerc, comte de Buffon (1707-1788), résolut un problème célèbre en calculant la probabilité qu'une aiguille de longueur L jetée au hasard rencontre un réseau de lignes parallèles séparées d'une distance D (cette probabilité vaut en fait $(L/D)(2/)$, ce qui permet donc une détermination expérimentale probabiliste du nombre !).

Se fondant sur des méthodes analogues, le nombre d'alvéoles pulmonaires a pu être évalué à partir du comptage des contours alvéolaires dans un échantillon de coupes histologiques, puis validé sur des modèles physiques composites. Le nombre ainsi obtenu par la méthode de Weibel et Gomez (5) est d'environ 300 millions pour un poumon humain adulte. Cette estimation repose néanmoins sur certaines hypothèses, notamment sur des distributions de taille et de volume des alvéoles faisant intervenir le facteur de forme qui relie le volume à la surface alvéolaire. En exploitant de nouvelles méthodes stéréologiques non soumis à ces limitations, cette estimation a été par la suite améliorée pour être portée à 400 millions (6).

Pour décrire le caractère exceptionnel de l'échangeur gazeux pulmonaire et appréhender l'apport déterminant d'Ewald Weibel dans la connaissance de ce système, il faut prendre conscience de la complexité du système respiratoire. Le travail de Weibel et Gomez a permis d'obtenir, par des méthodes stéréologiques (7), des données fondamentales sur la structure de l'échangeur pulmonaire : non seulement les surfaces alvéolaire et capillaire, mais aussi le volume des capillaires ainsi que l'épaisseur de la membrane qui sépare l'air et le sang (4). Ainsi la surface alvéolaire, d'abord mesurée par microscopie optique, a été évaluée à 75 m² puis, par microscopie électronique, à 130 m². Cette forte influence de la résolution de l'appareil sur la mesure géométrique est caractéristique de la structure « fractale » du poumon, notion que nous allons retrouver plus loin (8). Sur la moitié de la surface alvéolaire, l'épaisseur de cette paroi ne dépasse 0,5 µm tandis que l'épaisseur fonctionnelle, qui correspond à sa moyenne harmonique, est estimée à 1 µm. L'échangeur air-sang est constitué quant à lui par les parois inter-alvéolaires (*septa*), ces dernières étant elles-mêmes parcourues par un réseau dense de capillaires sanguins. Sachant que les meilleurs microscopes optiques ont une résolution supérieure à 0,2 µm, il a fallu attendre l'invention du microscope électronique (1939), puis ses applications aux tissus biologiques dans les années 1950-1952 (rendue possible par l'introduction de molécules de métaux lourds dans les tissus) pour acquérir des données sur la structure fine de cet échangeur. C'est ainsi que l'existence d'une paroi alvéolaire continue, composée de cellules épithéliales (à noyau) à la morphologie très particulière (notamment un cytoplasme très aplati constituant l'un des caractères spécifiques de la **barrière alvéolo-capillaire**), a pu être démontrée chez tous les mammifères, homme inclus, mettant un terme à un long débat sur la nature cellulaire ou acellulaire de cette paroi alvéolaire (9).

Kurt von Neergaard (10) avait été le premier à considérer le rôle critique joué par la **tension de surface** au niveau alvéolaire, en raison de la structure très particulière de la région

acinaire (7). La découverte, dans les années 1960, du surfactant et de son rôle comme élément stabilisateur de la surface alvéolaire a eu un impact considérable dans le domaine de la physiologie respiratoire. En 1967, Ewald Weibel et Joan Gil ont mis en évidence pour la première fois, par microscopie électronique et sur des poumons de rat fixés par perfusion vasculaire, la présence d'un système de double couche au niveau de la surface alvéolaire : une couche aqueuse (siège des macrophages alvéolaires) surmontée d'un film phospholipidique, le surfactant (11). Les travaux d'Ewald Weibel, réalisés avec Hans Bachofen (12), ont par la suite montré que la surface alvéolaire était stabilisée grâce à l'équilibre mécanique entre la structure du tissu pulmonaire, la pression de distension capillaire et la tension de surface régulée par le surfactant.

Sur la base de ces données morphométriques, la capacité de diffusion d'un poumon humain a ainsi pu être estimée théoriquement à 200 ml O₂min⁻¹mmHg⁻¹, une valeur 10 fois supérieure à celle mesurée au repos (13). L'explication la plus vraisemblable pour un tel écart était l'existence d'une réserve respiratoire importante qui n'est mobilisée que dans les conditions extrêmes comme l'exercice musculaire (14) ou l'hypoxie d'altitude (15). Les travaux ultérieurs d'Ewald Weibel, en collaboration avec des équipes françaises, ont de fait démontré que les dimensions géométriques de l'acinus autorise l'existence d'une réserve qui se caractérise au repos par une moindre absorption de l'oxygène par la paroi des dernières bronches (16).

Mais les études morphométriques de Weibel ne se sont pas limitées à la partie acinaire ; elles ont porté également sur l'arbre trachéobronchique. Avant les travaux fondateurs de Weibel et Gomez, les données quantitatives sur l'architecture et les dimensions de l'arbre trachéobronchique étaient très rares. Un précurseur prestigieux s'était pourtant déjà penché sur la question : Léonard de Vinci (1510), qui avait dessiné de magnifiques modèles d'arbres bronchiques et vasculaires et même élaboré l'ébauche d'une théorie sur les effets de la structure sur l'écoulement dans le poumon (17).

Mais dans la littérature scientifique moderne, Weibel et Gomez ne trouvèrent que deux études traitant du sujet, publiées respectivement en 1871 et 1915 par Christoph Theodor Aeby (né en 1835) et Fritz Rohrer (né en 1888). Par un clin d'œil du destin, tous deux étaient originaires de Berne, ville où Ewald Weibel allait être nommé titulaire de la chaire d'anatomie un siècle après qu'Aeby ait occupé la même position, et 50 ans après que Rohrer y avait été *privatdocent* en physiologie. Par ailleurs, les deux études, séparées de plus de 30 années, étaient très différentes en termes de perspectives et de méthodes.

L'approche scientifique d'Aeby pour décrire le poumon du mammifère, qui a fortement inspiré Weibel par la suite, était nettement tournée vers l'anatomie comparée, à une époque où anatomie et physiologie étaient des sciences clairement distinctes, tandis que les travaux de Rohrer se concentraient sur le poumon humain dans une perspective physique estimant la résistance aérodynamique dans un arbre aux branchements dichotomiques. L'approche d'Aeby, à l'instar de celle de Weibel, était quantitative et axée sur la recherche d'un principe général de construction. Mais si l'on examine en détail la loi précise qui gouverne la génération des branches, on s'aperçoit de la grande différence qui existe entre Aeby et Weibel. Le premier, inspiré par l'arborescence végétale, concevait l'arbre bronchique de façon monopodiale : un tronc unique d'où partent des branches adjacentes. Cette conception l'a conduit à simplifier exagérément la réalité anatomo-physiologique comme il l'a reconnu plus tard. À l'inverse, la vision dichotomique (un arbre qui se divise en deux à chaque branche, inspiré des travaux de Léonard de Vinci), assortie ou non de quelques irrégularités, est apparue, grâce aux travaux d'Ewald Weibel, comme la plus pertinente. Elle est surtout en accord avec les processus de branchement successif des tubes bronchiques par dichotomie au cours du développement pulmonaire, résultats de travaux amorcés par les embryologistes dont Kölliker fut un pionnier (1861).

Quant à l'approche de l'arbre bronchique développée par Fritz Rohrer, elle fut la première

réellement fondée sur une question physiologique. Dès sa thèse publiée en 1915, ce médecin-chercheur s'est intéressé à la résistance des voies aériennes, à son origine physique, cherchant à mettre en évidence les paramètres morphométriques pertinents et l'effet des irrégularités d'embranchement de l'arbre bronchique sur la respiration dans les différentes régions pulmonaires. Optant pour une dichotomie irrégulière, comme Weibel et Gomez quelques 50 ans plus tard, il proposa pour décrire la relation pression-débit dans l'ensemble de l'arbre aérien (dont la pente représente la résistance aérodynamique) une formule très générale de type parabolique qui intègre les propriétés physiques du gaz respiré et les effets non linéaires associés aux changements de régime de l'écoulement (laminaire turbulent) (7). La nature de cette relation a été âprement discutée dans la littérature et des modèles aérodynamiques (développement de couche limite à chaque embranchement) ont été ultérieurement proposés (18, 19). Initiateur d'une approche fondamentale, Rohrer a également cherché à intégrer l'élasticité pulmonaire dans sa modélisation.

Ainsi, les travaux d'Ewald Weibel sur la physique de l'arbre aérien se situent à l'évidence dans le prolongement de l'œuvre de Rohrer. Le calcul des vitesses tout au long de l'arbre a permis de valider les hypothèses de Gomez, à savoir qu'à partir d'un certain niveau critique de l'arbre (environ la 16^{ème} génération en partant de la trachée), les vitesses d'écoulement du gaz sont si basses que le transport par diffusion domine (20). De cette observation et d'autres conclusions issues des mesures morphométriques découle la partition des voies aériennes en 3 zones proposée par Ewald Weibel, un concept qui fait toujours autorité en physiologie respiratoire : zones de conduction, de transition, et respiratoire (3).

Quant à l'architecture de l'arbre aérien, nous avons vu que l'analyse systématique de la géométrie par Ewald Weibel a démontré le caractère dichotomique de l'arbre bronchique humain. Ce caractère se retrouve également dans les zones périphériques des poumons de la

plupart des animaux, différant en cela nettement de la vision d'Aeby. Un décompte précis du nombre total de canaux alvéolaires dans 5 poumons humains a permis à Ewald Weibel de déterminer une gamme, $12-16 \cdot 10^6$, à partir de laquelle a pu être estimé un nombre total de générations dichotomiques : 23 en moyenne (4). L'évolution des diamètres et longueurs en fonction de la génération, estimée sur un moulage en plastique de l'arbre aérien comportant plus de 1000 bronches, a abouti à plusieurs découvertes : l'irrégularité de la dichotomie des voies aériennes, le rapport longueur/diamètre quasi constant à chaque génération, la distribution des longueurs et diamètres à travers les générations. Finalement, deux modèles ont été proposés pour synthétiser ces découvertes : un modèle dit « A », à dichotomie régulière et un modèle dit « B », à dichotomie irrégulière (3, 4). Le modèle « A » est ainsi devenu une référence très largement employée pour représenter les voies aériennes tandis que le modèle « B », plus réaliste, a été paradoxalement moins utilisé.

Une loi très générale a par ailleurs été mise en évidence, permettant de décrire l'évolution du diamètre à chaque génération « n » dans les voies aériennes conductrices. Elle énonce que le rapport entre diamètres de bronches appartenant à des générations consécutives est quasi constant : $D_{n+1}/D_n \approx 2^{1/3} \approx 0,79$ (4) ce qui correspond à la loi de Hess-Murray initialement formulée dans des travaux portant sur le système artériel (21, 22). Cette loi traduit en fait le caractère « auto-similaire » de l'arbre trachéobronchique (23, 24). En revanche, dans la zone de transition et la zone respiratoire, l'évolution du diamètre à chaque génération est bien plus faible. Ces mêmes travaux morphométriques ont enfin démontré l'augmentation considérable (géométrique) de la section cumulée le long de l'arbre, la dite section atteignant 1 m^2 au niveau des canaux alvéolaires périphériques.

Le modèle de l'arbre trachéobronchique élaboré par Ewald Weibel a ainsi établi un lien fort entre l'anatomie pulmonaire et la géométrie dite « fractale », cette géométrie inventée par le

mathématicien Benoît Mandelbrot pour décrire les objets « invariants d'échelle » (auto-similaires) qui reproduisent indéfiniment leur structure à l'intérieur d'eux-mêmes à des échelles toujours plus petites. Mandelbrot a ainsi proposé des arbres fractals (1977) capables de remplir un espace de façon homogène par une structure générique en « T » ou « Y », en conservant des branches de rapport d'aspect, autrement dit de rapport longueur/diamètre constant (25). Or l'analogie entre le modèle fractal et l'arbre respiratoire tel que mesuré par Weibel et Gomez est frappante. En effet, en dépit de grandes variations de dimensions, l'arbre aérien mesuré présente un rapport longueur/diamètre à peu près constant ($L/D=3,25$), ainsi qu'un rapport entre diamètres successifs à chaque embranchement d'environ 0,85 dans l'arbre trachéobronchique intermédiaire (3). Par ailleurs, ces relations s'étendent au-delà de l'espèce humaine, les variations observées de ces grandeurs géométriques entre espèces étant dues à la nécessité d'atteindre tous les points d'un l'espace à remplir dont la forme peut varier (26). Le caractère quasi-fractal de l'arbre aérien et des arbres vasculaires attenants est un exemple remarquable de structure biologique dont la géométrie est optimisée pour répondre au mieux à leur finalité physiologique (8).

D'autres auteurs ont proposé des modèles différents pour décrire l'arbre trachéobronchique. Ainsi, dans celui développé par Keith Horsfield (1968), le décompte des générations s'effectue à partir du bas de l'arbre, à l'inverse de l'arbre de Weibel (ou de Mandelbrot) dont la numérotation des générations part de la trachée. Ces deux modèles sont très différents conceptuellement. Si le premier facilite la prise en compte des asymétries, il aboutit cependant à dénombrer 25 générations dans les voies aériennes humaines (23) ce qui n'est finalement pas si différent des 23 générations dénombrées par Ewald Weibel. Quant aux rapports d'embranchement obtenus avec les deux modèles, ils sont très proches, ce qui signifie que les deux modèles sont largement compatibles malgré les différences d'approche.

La description quantitative de l'arbre trachéobronchique introduite par Ewald Weibel a joué un rôle primordial dans la modélisation pulmonaire. Non seulement elle a servi de fondation à l'élaboration de modèles informatiques, mais elle a permis pour la première fois d'effectuer des calculs simples et puissants pour évaluer les propriétés de transport de cette structure. Un travail réalisé en collaboration étroite avec Ewald Weibel a ainsi démontré que les lois d'échelle de l'arbre de conduction sont très proches de à celle d'un réseau de transport offrant le meilleur compromis entre perte d'énergie par friction et occupation volumique (24).

Néanmoins, cette optimalité géométrique découlant de la nature quasi fractale de l'arbre bronchique doit également incorporer des critères de « robustesse », car de petites variations géométriques risquent d'induire de fortes variations des performances respiratoires. Ainsi, la géométrie pulmonaire moyenne offre bien une efficacité physique optimale mais tout en respectant une « marge de sécurité » qui empêche de rentrer dans la zone critique de fonctionnement.

Sur tous ces aspects, l'apport d'Ewald Weibel a été et reste déterminant. Il n'a pas simplement « décrit » le poumon, il a offert à la communauté scientifique un langage, en quelque sorte le vocabulaire et la grammaire du poumon qui permettent de la visualiser simplement, de le penser, de le manipuler. À charge pour les générations futures de poursuivre l'œuvre d'Ewald Weibel dans un domaine emblématique pour le biomécanicien : la physiologie respiratoire, dont les immenses applications intéressent tant la biologie moderne que la médecine et la clinique de demain.

Références

1. E. R. Weibel, in *Respiratory Physiology People and Ideas*, W. J.B., Ed. (Springer, New York, 1996).
2. C. T. Aebly. (Engelmann, Leipzig, 1880).
3. E. R. Weibel, *Morphometry of the Human Lung*, A. P. Springer-Verlag, Ed., (Academic Press, Berlin, New York, 1963).
4. E. R. Weibel, D. M. Gomez, Architecture of the human lung. Use of quantitative methods establishes fundamental relations between size and number of lung structures. *Science* **137**, 577-585 (1962).
5. E. R. Weibel, D. M. Gomez, A principle for counting tissue structures on random sections. *J Appl Physiol* **17**, 343-348 (1962).
6. M. Ochs *et al.*, The number of alveoli in the human lung. *Am J Respir Crit Care Med* **169**, 120-124 (2004).
7. F. Rohrer, Der Strömungswiderstand in den menschlichen Atemwegen und der einfluss der unregelmässigen verzweigung des bronchialsystems auf den atmungsverlauf in verschiedenen lungenbezirken *Arch. Gesamte Physiol.* **162**, 225-299 (1915).
8. E. Weibel, in *Fractals in Biology and Medecine*, T. Nonnenmacher, G. A. Losa, E. R. Weibel, Eds. (Birkhäuser, Basel, 1994).
9. F. N. Low, The pulmonary alveolar epithelium of laboratory mammals and man. *Anat Rec* **117**, 241-263 (1953).
10. K. V. Neergaard, Neue Auffassungen über einen Grundbegriff der Atemmechanik. Die Retraktionskraft der Lunge, abhängig von der Oberflächenspannung der Alveole. *Z. Gesamte Exp. Med.* **66**, 1-22 (1929).
11. E. R. Weibel, J. Gil, Electron microscopic demonstration of an extracellular duplex lining layer of alveoli. *Respir Physiol* **4**, 42-57 (1968).
12. H. Bachofen, P. Gehr, E. R. Weibel, Alterations of mechanical properties and morphology in excised rabbit lungs rinsed with a detergent. *J Appl Physiol Respir Environ Exerc Physiol* **47**, 1002-1010 (1979).
13. P. Gehr, M. Bachofen, E. R. Weibel, The normal human lung: ultrastructure and morphometric estimation of diffusion capacity. *Respir Physiol* **32**, 121-140 (1978).
14. J. A. Dempsey, P. G. Hanson, K. S. Henderson, Exercise-induced arterial hypoxaemia in healthy human subjects at sea level. *J Physiol* **355**, 161-175 (1984).
15. P. D. Wagner *et al.*, Pulmonary gas exchange in humans exercising at sea level and simulated altitude. *J Appl Physiol* (1985) **61**, 260-270 (1986).
16. B. Sapoval, M. Filoche, E. R. Weibel, Smaller is better--but not too small: a physical scale for the design of the mammalian pulmonary acinus. *Proc Natl Acad Sci U S A* **99**, 10411-10416 (2002).
17. C. D. O'Malley, J. B. d. C. M. Saunders, *leonardo da Vinci on the human body* (H. Schuman, New York, 1952).
18. D. Isabey, H. K. Chang, Steady and unsteady pressure-flow relationships in central airways. *J Appl Physiol Respir Environ Exerc Physiol* **51**, 1338-1348 (1981).
19. D. Isabey, H. K. Chang, C. Delpuech, A. Harf, C. Hatzfeld, Dependence of central airway resistance on frequency and tidal volume: a model study. *J Appl Physiol* (1985) **61**, 113-126 (1986).
20. D. M. Gomez, A Physico-Mathematical Study of Lung Function in Normal Subjects and in Patients with Obstructive Pulmonary Diseases. *Med Thorac* **22**, 275-294 (1965).
21. W. R. Hess, Das Prinzip des kleinsten Kraftverbrauches im Dienste hämodynamischer Forschung. *Archiv für Anatomie und Physiologie*, 1-62 (1914).
22. C. D. Murray, The Physiological Principle of Minimum Work: I. The Vascular System and the Cost of Blood Volume. *Proc Natl Acad Sci U S A* **12**, 207-214 (1926).
23. K. Horsfield, G. Dart, D. E. Olson, G. F. Filley, G. Cumming, Models of the human bronchial tree. *J Appl Physiol* **31**, 207-217 (1971).
24. B. Mauroy, M. Filoche, E. R. Weibel, B. Sapoval, An optimal bronchial tree may be dangerous. *Nature* **427**, 633-636 (2004).
25. B. Mandelbrot, *The fractal geometry of nature*. Freeman, Ed., (New York, 1983).
26. T. R. Nelson, B. J. West, A. L. Goldberger, The fractal lung: universal and species-related scaling patterns. *Experientia* **46**, 251-254 (1990).

Annexes

Biographie E.R.Weibel :

- 1994 - Present: Emeritus Professor of Anatomy, University of Berne, Switzerland
- 1981-2002 Associate in the Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, MA., USA
- 1979-1981: Agassiz Visiting Professor in Comparative Biology, Harvard University, USA
- 1984 - 1985: Rector University of Berne
- 1974 Visiting Professor, Yale University, USA
- 1966 -1994: Professor and Chairman, Institute of Anatomy, University of Berne
- 1963-1966: Assistant Professor of Anatomy, University of Zürich, Switzerland
- 1961 - 1962 Research Associate, Rockefeller University, New York, USA, Dept. of Cell Biology (Prof. George E. Palade)
- 1959 - 1961 Research Associate, Cardiopulmonary Laboratory, Bellevue Hospital, College of Physicians and Surgeons, Columbia University, USA (Profs. Andre F. Cournand and Dickinson W. Richards)
- 1958 - 1959: Research Fellow, Yale University (Prof. Averill A. Liebow), USA
- 1955 - 1958: Assistant in Anatomy, University of Zürich, (Prof. Gian Töndury), Switzerland
- 1949 - 1955 Medical School in Zürich, Göttingen and Paris, graduated 1955 Zürich, Switzerland
- 1929 Year of birth

Honours and Awards

- Marcel-Benoist Prize (Swiss Federal Government) (1974)
- Honorary Fellow of the Royal Microscopical Society (1979)
- Felix Fleischner Medal (1979)
- Foreign Associate of the U.S. National Academy of Sciences (1981)
- College Medalist, American College of Chest Physicians (1982)
- Fellow, American Association for the Advancement of Science (1985)
- Anders Retzius Medal, Karolinska Institutet, Stockholm (1987)
- Member of Royal Society of Sciences of Uppsala (1987)
- H.R. Schinz Medal, (1988)
- Honorary Degree of Doctor of Science, University of Edinburgh (1988)

- Member of the Polska Akademia Nauk (1988)
- Member Deutsche Akademie der Naturforscher Leopoldina (1989)
- Medal of Royal Microscopical Society (1989)
- Member Swiss Academy of Medical Sciences (1992),
- Jan Evangelista Purkinje Gold Medal, Prague (1993)
- Member Academia Europaea (1998)
- Honorary Doctor of Medicine, University of Geneva (1999)
- Honorary Foreign Member, American Academy of Arts and Sciences (2000)
- Honorary Member, Swiss Academy of Sciences (2000)
- Honorary Member, Swiss Academy of Medical Sciences (2004)
- Prix "La Recherche", Paris (2005)
- Educational Award, European Respiratory Society (2007)
- Honorary Member in Professional Societies: Société Française de Microscopie Electronique, International *Society for Stereology, American Physiological Society, Swiss Society of Radiology and Nuclear *Medicine, Swiss Society for Anatomy, Histology and Embryology.

Daniel ISABEY* (DR émérite CNRS)

daniel.isabey@inserm.fr,

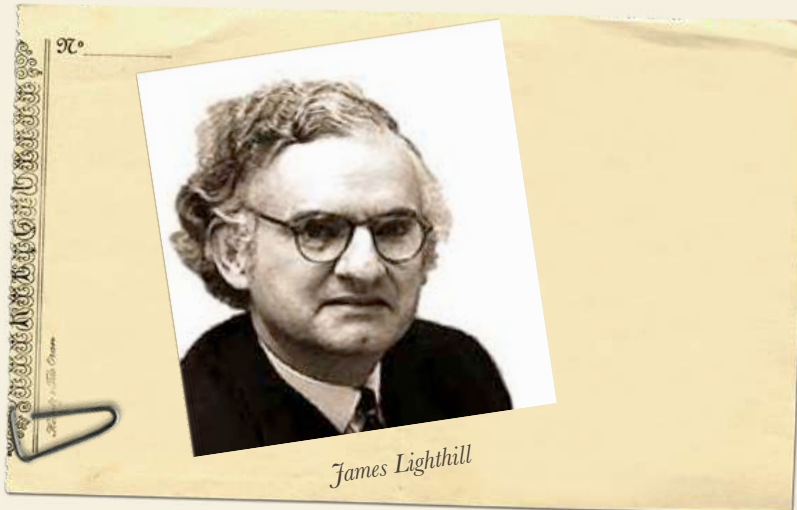
Bruno LOUIS* (CR Inserm)

bruno.louis@inserm.fr,

Marcel FILOCHE* & (DR CNRS, marcel.filoche@polytechnique.edu),

* Equipe Biomécanique & Appareil Respiratoire, ERL7240, Inserm U955, IMRB Créteil et

& Physique de la Matière Condensée, Ecole Polytechnique, Université Paris-Saclay, Palaiseau.



Chapitre 13 : **James Lighthill**

James Lighthill (1924-1998) : les fondements de la biomécanique des fluides

Biographie

James Lighthill est né à Paris le 23 Janvier 1924. Enfant précoce, doué d'une mémoire phénoménale, il a montré très tôt des dispositions exceptionnelles pour les mathématiques, la musique et les échecs. Après des études à Trinity College (Cambridge) et deux ans au National Physical Laboratory (NPL) pendant la deuxième guerre mondiale, il rejoint l'université de Manchester en 1946 où il participe à la création du premier centre intégré britannique d'enseignement et de recherche sur les mathématiques pures et appliquées. En 1959, il est nommé directeur du Royal Aircraft Establishment (RAE) où il impulse des projets de développement aéronautique (décollement vertical, avion supersonique - qui conduit éventuellement au Concorde, recherche spatiale). En 1964, il rejoint Imperial College (Londres) où il initie des activités de recherche sur les ondes et sur la biomécanique des fluides. En 1969, il quitte Londres pour rejoindre son alma mater, Cambridge, sur la chaire de

Professeur Lucasian de Mathématiques. Mais en 1979, considérant qu'il aurait plus d'impact en dirigeant un grosse entité d'enseignement et de recherche qu'en restant simple chercheur dans un université (si prestigieuse soit-elle), il prend la présidence de University College London (UCL), poste qu'il occupera jusqu'à sa retraite en 1989. Pendant ces dix années, il a fortement contribué au développement de UCL et a notamment favorisé l'accès à l'enseignement supérieur aux femmes : sous sa gouvernance, la part des femmes dans le corps professoral de UCL est passée de 4 à 15. Lighthill a terminé sa carrière tourbillonnante comme Chercheur Honoraire à UCL. Nageur émérite, il programmait chaque année une 'expédition natatoire' qui consistait souvent à effectuer le tour d'une île à la nage. Cette expédition était organisée avec soin après une étude approfondie des courants et des marées. Il eut de nombreuses aventures, comme le tour du Stromboli pendant une éruption du volcan... En Juillet 1998, alors qu'il terminait le tour de l'île de Sark, sa valve mitrale le lâcha... et il quitta ce monde avec panache.

Impact scientifique de Lighthill

Lighthill a consacré sa carrière à la modélisation mathématique rigoureuse de problèmes de mécanique des fluides. Après des débuts en aéronautique, il s'est intéressé à la propagation des ondes dans les fluides et a notamment créé le concept d'aéroacoustique (dans un article sans aucune référence). Par exemple, il a été le premier à démontrer que l'intensité du son généré par un jet turbulent était proportionnelle à la puissance 8 de la vitesse caractéristique... information qui a pu être mise à profit immédiatement par les ingénieurs pour réduire le bruit de leurs engins. Ses travaux dans ce domaine sont rassemblés dans le livre *Waves in Fluids* (1978), qui continue aujourd'hui à être un ouvrage de référence.

Cependant la communauté internationale des biomécaniciens le connaît surtout comme un des grands pionniers de la mécanique des fluides biologiques. Son intérêt pour ce sujet a été déclenché par le Prof. James Gray (Département de zoologie, Cambridge) qui lui a demandé son aide pour comprendre et analyser la natation animale. C'est ainsi que Lighthill a publié son premier article de biomécanique, où il étudie une sphère qui nage grâce à un champ de vitesse surfacique imposé (Lighthill 1952b). Ce modèle très idéalisé (!) a démontré pour la première fois qu'un mouvement irréversible de la surface était indispensable pour assurer une propulsion et que la vitesse de déplacement résultante était proportionnelle au carré de l'amplitude de la perturbation surfacique. Ce modèle a plus tard servi de base à l'un de ses étudiants pour analyser la propulsion ciliée d'un microorganisme (Blake, 1971). En même

temps, un autre de ses étudiants a formulé la théorie de la propulsion par flagelle (Hancock 1953). La théorie des corps élancés et des distributions de Stokeslet utilisée dans ces modèles est actuellement à la base de nombreuses simulations numériques.

Alors qu'il était Directeur du RAE et qu'il avait sans doute d'autres problèmes immédiats, Lighthill a fait une incursion dans le domaine de la zoologie et a publié le premier modèle de la nage d'un poisson qui se déplace à l'aide d'une ondulation à l'instar d'une anguille, un grand classique maintenant. En modélisant le poisson comme un corps élancé, il explique comment la poussée est générée par la réaction inertielle du fluide, soumis à l'accélération latérale créée par le mouvement de l'onde (Lighthill 1960). Un calcul de la dissipation d'énergie démontre que la poussée peut se calculer à partir du mouvement de la partie distale du poisson (la queue)... une bonne nouvelle pour les biologistes dans la mesure où elle leur simplifie le recueil de données !

C'est lorsqu'il reprend une carrière universitaire à Imperial College et à Cambridge, que Lighthill a révolutionné la biomécanique des fluides. Il écrit notamment plusieurs articles de revue essentiels, où il reprend, complète et généralise les différents résultats publiés (souvent par ses propres étudiants, auxquels il avait l'élégance de donner la primeur de la publication de leurs résultats en leur permettant de publier leur thèse sous leur seul nom). Ses contributions couvrent la propulsion aquatique (Lighthill 1969b) ou aérienne (Lighthill 1974, 1977), ainsi que la propulsion flagellaire des microorganismes

à petits nombres de Reynolds (Lighthill 1976). Dans chacune de ces revues, il conduit un recensement du règne animal auquel il s'intéresse pour s'assurer que tous les modes de locomotion sont bien couverts, au moins qualitativement, par l'analyse biomécanique qui est développée. Un exemple est montré sur la Figure 1 où ce recensement est effectué pour les microorganismes. Dans le cadre des écoulements physiologiques, la contribution essentielle de Lighthill est liée à la création, en collaboration avec Colin Caro, du Physiological Flow Studies Unit de Imperial College en 1966. Cette unité de recherche a immédiatement acquis une réputation et une influence internationales, notamment dans le domaine de l'athérosclérose et sa relation avec les interactions fluide-structure entre la paroi artérielle et l'écoulement sanguin. Sur le plan scientifique, il faut retenir la synthèse sur les écoulements physiologiques, présentée dans son ouvrage *Mathematical Biofluidynamics* (Lighthill 1975) et notamment le chapitre sur la propagation de l'onde de pression artérielle qui est un modèle de précision et de clarté.



Figure 1 : Le monde des microorganismes d'après Lighthill (1976, copyright ©1976 Society for Industrial and Applied Mathematics. Reprinted with permission. All rights reserved).

On ne peut passer sous silence les travaux de Lighthill sur la biomécanique de l'oreille interne qui ont été sa principale activité de recherche alors qu'il avait une lourde charge administrative. Il a démontré que la faculté des cellules ciliées de la cochlée pour capter les différentes fréquences sonores en fonction de leur distance à l'entrée, était associée à un phénomène d'absorption par la couche limite des ondes électroacoustiques dans l'organe (Lighthill 1981, 1991, 1992).

Conclusion

Lighthill a été un des scientifiques majeurs qui ont marqué le 20^{ème} siècle, à travers ses travaux sur l'aérodynamique supersonique, les couches limites, l'aéroacoustique, les ondes de choc et la biomécanique des fluides. Il reste dans notre mémoire pour la qualité, la pertinence et la clarté de ses analyses et de ses revues. Pour une analyse plus complète nous référons le lecteur à l'article de Pedley (2001).

Références

- Blake JR. 1971a. A spherical envelope approach to ciliary propulsion. *J. Fluid Mech.* 46:199–208
- Hancock GJ. 1953. The self-propulsion of microscopic organisms through liquids. *Proc. R. Soc. London A* 217:96–121
- Lighthill MJ. 1952b. On the squirming motion of nearly spherical deformable bodies through liquids at very small Reynolds numbers. *Commun. Pure Appl. Math.* 5:109–18
- Lighthill MJ. 1960b. Note on the swimming of slender fish. *J. Fluid Mech.* 9:305–17
- Lighthill MJ. 1969b. Hydromechanics of aquatic animal propulsion. *Annu. Rev. Fluid Mech.* 1:413–46
- Lighthill J. 1974. Aerodynamic aspects of animal flight. *Fluid Sci. Lect., Br. Hydromech. Res. Assoc., R. Inst., London.* 30 pp.
- Lighthill J. 1975. *Mathematical Biofluidynamics.* Philadelphia, PA: SIAM. 281 pp.
- Lighthill J. 1976. Flagellar hydrodynamics. *SIAM Rev.* 18:161–230
- Lighthill J. 1977. Introduction to the scaling of aerial locomotion. In *Scale Effects in Animal Locomotion*, ed. TJ Pedley, pp. 365–404. London: Academic
- Lighthill J. 1978a. *Waves in Fluids.* Cambridge: Cambridge Univ. Press. 504 pp.
- Lighthill J. 1981. Energy flow in the cochlea. *J. Fluid Mech.* 106:149–213
- Lighthill J. 1991. Biomechanics of hearing sensitivity (the Rayleigh Lecture). *ASME J. Vib. Acoust.* 113:1–13
- Lighthill J. 1992. Acoustic streaming in the ear itself. *J. Fluid Mech.* 239:551–606
- Pedley T.J. 2001. James Lighthill and his contribution to fluid mechanics *Annu. Rev. Fluid Mech.* 2001. 33:1–41

Dominique Barthes-Biesel¹ et

Timothy J. Pedley²

¹Biomécanique & Bioingénierie, UMR CNRS 7338

Sorbonne Universités, Université de Technologie de Compiègne, FRANCE

² Department of Applied Mathematics and Theoretical Physics, University of Cambridge, Centre for Mathematical Sciences, ROYAUME-UNI



Portrait de Figuiet
par Nadar

Chapitre 14 : Histoire de la découverte de la circulation du sang

Un quatorzième article atypique, retranscription d'un chapitre du livre de Louis Figuiet, « Notions de Physiologie », publié en 1886... c'est donc un double regard historique, celui d'un vulgarisateur scientifique de grand renom du 19^{ème} siècle, et celui des pionniers en physiologie circulatoire....

En cherchant Louis Figuiet sur wikipedia, on trouve un très intéressant article (https://fr.wikipedia.org/wiki/Louis_Figuiet) qui débute par : « Louis Figuiet est le vulgarisateur scientifique le plus prolifique du 19^e siècle, célèbre par le nombre et la qualité des articles de revues et des ouvrages qu'il a publié de 1848 à 1894. Ayant débuté par une prometteuse carrière scientifique en pharmacie, chimie, physique, celle-ci s'achève par son affrontement avec Claude Bernard en 1854. Après cet échec, il se consacre entièrement à la vulgarisation, inventant même un théâtre scientifique qui n'aura pas le succès escompté... ».

Nous vous laissons découvrir la suite...

Article de Figuiet

« L'organe qui préside à la circulation générale du sang, c'est-à-dire le cœur, étant d'une structure fort simple, n'étant autre chose, en définitive, qu'une machine hydraulique, une pompe aspirante et foulante, qui fonctionne dans l'économie animale, sous l'empire de la vie, on pourrait croire que le mécanisme de la

circulation du sang a été connu de très bonne heure par les médecins, les anatomistes, les physiologistes, et de très bonne heure expliqué comme nous venons de le faire. Il n'en est rien pourtant. Ce n'est que par une très longue suite d'efforts que l'on est arrivé à comprendre que le sang est en mouvement dans notre corps, et à assigner sa marche précise.

Ce n'est qu'au XVII^{ème} siècle que fut découvert le mécanisme complet de la circulation du sang. Les anciens, on peut le dire, ont absolument méconnu ce phénomène vital. Hippocrate, qui a fait une étude si approfondie, si étonnante, des inductions que l'on doit tirer de l'exploration du pouls dans les maladies, savait assurément que le sang est en mouvement dans les vaisseaux mais il se méprenait sur la nature de ce mouvement. Il croyait que le sang produisait à l'intérieur des veines une espèce de flux et de reflux analogue à celui des flots de l'océan. Il ne soupçonnait pas l'existence des artères ! Aristote lui-même n'a jamais connu les artères. Protagoras, Érasistrate observèrent les premiers les artères chez les animaux mais ils s'imaginèrent qu'elles étaient remplies d'air.

Il faut se hâter de dire, pour excuser les anciens d'avoir commis cette erreur, qu'il était presque impossible de ne pas la commettre, quand on se bornait à examiner les corps des animaux après leur mort. Ouvrez l'artère d'un animal mort, vous n'y trouverez rien : il n'y a pas

trace de sang ; il n'y a que des gaz. C'est qu'aux approches de la mort les dernières contractions des artères chassent tout le sang dans les veines, et que le cœur cessant de se contracter, il n'arrive plus de sang dans les artères. On doit donc trouver les artères vides quand on ouvre le corps de l'homme ou d'un animal. Il faut nécessairement inciser une artère sur un animal vivant pour reconnaître que ce vaisseau est parcouru par du sang. C'est ce que Galien fit le premier, et le premier il reconnut que les artères contiennent du sang. Malheureusement, pour expliquer qu'après la mort les artères étaient vides de sang, Galien forgea toute une théorie, qui fut par la suite une cause de grands embarras pour la science. Pour expliquer la présence du sang après la mort dans le ventricule gauche du cœur, Galien supposa qu'il existait dans la cloison interventriculaire du cœur, non pas précisément une perforation, mais une membrane poreuse, d'un tissu assez lâche pour laisser passer du ventricule droit dans le ventricule gauche, comme par une espèce de filtration, une partie du sang, la partie la plus subtile, la plus diffidente. Ce sang, disait Galien, est ensuite distribué dans les artères.

Galien distinguait parfaitement les artères des veines, quant à leur structure et quant à leurs fonctions. La composition et les usages du sang artériel étaient différents, selon Galien, de ceux du sang veineux. Le sang artériel avait, selon lui, pour fonction de porter partout le mouvement, la chaleur et la vie, et le sang veineux de servir à la nutrition des organes. La doctrine de Galien, parfaitement édifiée, présentait toutes les apparences de la vérité. Cependant elle reposait sur une grande erreur anatomique, à savoir, l'existence d'une communication entre les ventricules droit et gauche du cœur.

Cette erreur resta longtemps accréditée. À l'époque de la Renaissance, Mundini, de Bologne, affirmait encore que la cloison interventriculaire est percée. Ce fut Béranger, de Carpi, qui le premier osa élever des doutes sur

ce fait. Après lui, l'illustre réformateur de l'anatomie de Galien, André Vésale (Fig.1), de Bruxelles, démontra que l'orifice admis depuis Galien par les anatomistes, dans la cloison interventriculaire du cœur, était purement chimère. Cette observation d'André Vésale était toute une révolution en physiologie ; elle mit promptement sur la voie du mécanisme réel de la circulation.



Figure 1 : André Vésale

Il est bien étrange que la première mention du véritable mécanisme de la circulation du sang, ou du moins de la circulation du sang entre le cœur et le poumon, se trouve contenue dans un ouvrage de théologie. Michel Servet, qui périt victime du fanatisme religieux de Calvin, a écrit ces quelques lignes, qui résument parfaitement la *circulation pulmonaire*, ou *petite circulation* : «La communication, le passage du sang du ventricule droit dans le ventricule gauche du cœur ne se fait pas à travers la cloison interventriculaire, comme on le croit vulgairement, mais, par un long et merveilleux détour, le sang est conduit à travers le poumon, où il est agité, préparé, où il devient jaune, et passe de la veine artérielle dans l'artère veineuse.»

Ces lignes sont contenues dans un passage de l'ouvrage de Servet, *Christianismi Restitutio*, passage qui a surtout pour objet de prouver que l'âme humaine réside dans le sang. Il est perdu au milieu d'une foule d'arguments de l'épineuse controverse religieuse que Servet soutenait contre Calvin, et qui fut pour lui si fatale. (...).

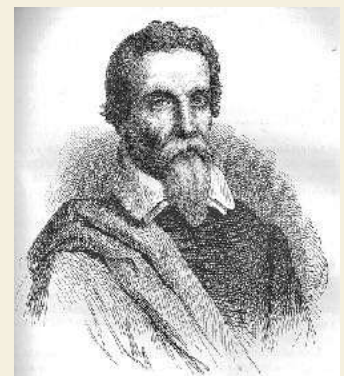


Figure 2 : Michel Servet

Plutôt irrité que confondu par les arguments de Calvin, Michel Servet écrivit contre lui son célèbre ouvrage, *Christianismi Restitutio*, publié en 1553, dans lequel il attaque le dogme de la Trinité. C'est ce livre qui renferme les passages que nous venons de citer et dans lequel se trouve décrit le phénomène de la circulation du sang du cœur au poumon, ou ce qu'on appela plus tard la *petite circulation*. Le livre de Michel Servet était contraire aux dogmes de la religion protestante, dont Calvin était le chef reconnu. Le fougueux réformateur dénonça Servet qui, à partir de ce moment, devint l'objet des persécutions de tout le monde. Calvin le fit poursuivre juridiquement à Vienne, où il résidait et tel était le crédit, même hors de France, du chef de la religion réformée, que, sur les dénonciations de Calvin, Michel Servet fut incarcéré à Vienne en 1553. Cependant, grâce à ses amis, il put s'évader de prison, et il s'empessa de quitter la France. Calvin fit instruire à Genève, par contumace, le procès de Michel Servet. Le tribunal de Genève rendit, le 17 juin 1553, une sentence par contumace, qui condamnait Michel Servet à être conduit sur un tombereau, avec ses livres, « *en la place de Charnève, et illic bruslé tout vif à petit feu, tellement que son corps soit mis en cendres* ».

Ce jugement contumace fut exécuté le même jour. Cinq ballots du livre de Servet, c'est-à-dire presque toute l'édition, que l'on avait fait saisir à Vienne, furent brûlés sur la place publique, au lieu et place du condamné.

Servet prit alors le parti de se retirer à Naples. Il se proposait d'exercer la médecine parmi les Espagnols qui habitaient cette ville. Mais en se rendant en Italie il commit l'imprudance de passer par la Suisse et de traverser Genève. Il ne voulait y demeurer qu'une nuit et s'embarquer, le lendemain matin, sur le lac Léman, pour gagner Zurich. Mais les espions de Calvin avaient annoncé sa présence à Genève. Michel Servet fut arrêté, le 13 août, par ordre du premier syndic. On le dépouilla de l'argent et des objets de valeur qu'il portait avec

lui, et on le jeta en prison. Dès le lendemain, on commença la procédure, qui fut conduite sous l'inspiration de Calvin. Les syndics et les conseillers de la ville furent les juges chargés de prononcer dans l'accusation criminelle qui lui fut intentée, comme hérétique. Les magistrats de Genève crurent cependant devoir consulter les cantons protestants. Les cantons de Zurich, Schaffhouse, Bâle et Berne répondirent qu'il était de la plus haute importance de réprimer l'hérésie de Servet (...). Le 27 octobre 1553, Michel Servet fut brûlé vif, comme hérétique. Farel, qui accompagnait et exhortait Servet pendant qu'il marchait au bûcher, ne put jamais obtenir du patient une renonciation formelle à sa doctrine théologique.

La bibliothèque nationale de Paris possède un exemplaire du livre de Servet, qui conserve encore la trace des flammes auxquelles il a échappé. Cet ouvrage, dont il n'a existé longtemps que deux exemplaires, celui de la bibliothèque de Paris et un autre de la bibliothèque de Vienne en Dauphiné, fut réimprimé plus tard à Nuremberg, page par page, sur l'édition originale.

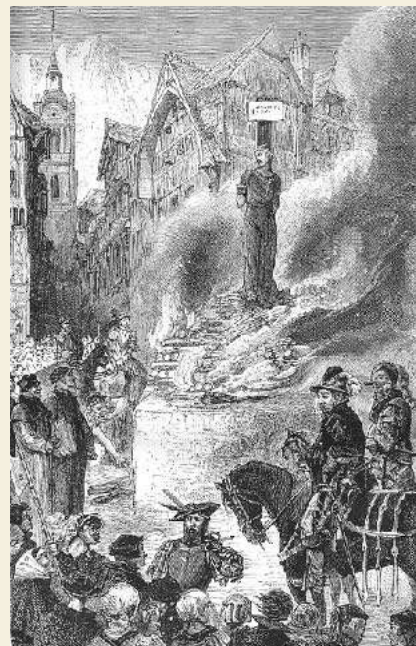


Figure 3 : Supplice de Michel Servet, brûlé vif à Genève, le 27 octobre 1553.

Pour en revenir à la physiologie, ce qui conduisit Michel Servet à la découverte de la circulation du sang du cœur au poumon, c'est le fait, qui avait été annoncé peu de temps auparavant par André Vésale, de la non-communication du cœur droit au cœur gauche. Puisque, pour passer du ventricule droit du cœur dans le ventricule gauche, le sang ne trouve pas d'ouverture libre, il est forcé de faire un détour. Il passe dans l'artère pulmonaire (ce que l'on appelait alors la *veine artérielle*), traverse les poumons, et revient au cœur gauche, par les veines pulmonaires. Servet était parfaitement au courant des découvertes anatomiques récentes, puisqu'il avait été, avec Vésale, prosecteur d'anatomie de Jean Guinterus, à l'École de Paris.

Dix ans après la mort de Michel Servet, deux professeurs, l'un de l'Université de Padoue, Realdo Colombo, l'autre de l'Université de Pise, Césalpin, donnèrent la description de la circulation pulmonaire, en des termes à peu près semblables à ceux que l'on trouve dans le livre de Servet. C'est dans l'ouvrage de Césalpin que fut prononcé pour la première fois le mot de *circulation du sang*. Realdo Colombo fit cette découverte sans avoir eu connaissance du passage du livre de Michel Servet cité plus haut. En effet, ce livre, dont l'édition entière avait été brûlée à Genève, dans un autodafé digne du Moyen âge, était alors entièrement inconnu, et les communications scientifiques entre les différents pays étaient, d'ailleurs, à cette époque, rares et difficiles.

Quelques auteurs, tels que Isidore Geoffroy Saint-Hilaire et Flourens, ont voulu attribuer à Césalpin non seulement la description de la circulation pulmonaire, mais encore celle de la grande circulation. Les preuves à l'appui de cette opinion nous semblent bien insuffisantes pour enlever à Guillaume Harvey son plus beau titre de gloire. Sur quoi se fonde, en effet, cette revendication? Sur un passage que l'on trouve dans le livre de Césalpin, *De Plantis*, ouvrage qui ne traite que de botanique et de classification végétale. Voici ce passage, que

nous traduisons du latin : « *Nous voyons dans les animaux l'aliment être conduit par les veines au cœur, comme à l'officine de la chaleur. Lorsqu'il a reçu sa dernière perfection, il est distribué dans tout le corps par les artères.* » Il faut d'abord chercher ce que Césalpin veut dire par le mot *aliment*. On en trouve la signification dans un autre de ses ouvrages, qui fut publié à Venise dix ans plus tard, et qui a pour titre : *De quaestionum medicarum, etc.* Le botaniste de Pise entend par *aliment* ce que l'on entendait de son temps par ce mot, c'est-à-dire le sang venant du foie. Ainsi, de même que Servet, Césalpin savait que l'*aliment*, ou le sang venant du foie, ne traverse pas le cœur, pour passer du ventricule droit dans le ventricule gauche ; qu'il ne passe pas, comme l'avait affirmé Galien, par un trou percé dans la cloison interventriculaire, mais qu'il se rend du ventricule droit du cœur, dans les poumons. Realdo Colombo avait déjà déclaré, dans son remarquable ouvrage, *De Re anatomica*, publié en 1559, c'est-à-dire six ans seulement après la mort de Servet, que la cloison interventriculaire du cœur n'est point perforée, et que, par conséquent, tout le sang du ventricule droit est forcé d'aller traverser les poumons, pour parvenir au ventricule gauche. Césalpin, dans son ouvrage *De Plantis*, publié en 1583, bien des années après la publication de l'ouvrage de Colombo, décrit incidemment la circulation pulmonaire, en des termes qui ne font qu'exposer la doctrine de Colombo, sans y rien ajouter. Disons, toutefois, que Césalpin ne cherche nullement à s'attribuer l'honneur de cette découverte. Realdo Colombo serait donc l'anatomiste à qui reviendrait le grand mérite d'avoir, après Michel Servet, et par l'application de la découverte d'André Vésale, renversé la doctrine de Galien, c'est-à-dire prouvé l'existence du voyage du cœur aux poumons, ou de la *petite circulation*.

Du reste, Ambroise Paré, dans un de ses ouvrages publié en 1579, parle de la circulation du sang du cœur aux poumons comme ayant été découverte par Realdo Colombo.

Cependant ni Michel Servet, ni Realdo Colombo, ni Césalpin, ne soupçonnèrent jamais l'existence de la grande circulation. Césalpin, dit-on, a parlé de la communication des artères avec les veines. Sans doute, mais il a parlé de ce phénomène comme l'avait fait Galien, en ne le considérant que comme un accident *qui ne peut se produire que pendant le sommeil*. Césalpin admet toujours, comme Galien, deux systèmes, veineux et artériel, totalement distincts l'un de l'autre, et sans communication entre eux.

On ne saurait contester à Guillaume Harvey le mérite de la découverte de l'ensemble de la circulation du sang. On savait déjà de son temps qu'il n'existe pas de communication entre le cœur droit et le cœur gauche et que, par conséquent, il faut que le sang fasse un détour, et passe par le poumon, pour arriver au cœur gauche ; mais ce fait n'aurait pas suffi pour amener la découverte du véritable mécanisme du cours du sang à travers tout le corps humain. Ce qui contribua à mettre Guillaume Harvey sur la voie véritable, ce fut la belle découverte, faite par son maître, Fabrice d'Aquapendente, des valvules des veines. Le célèbre professeur d'anatomie de Padoue découvrit, en 1574, l'existence de valvules dans les veines des membres inférieurs. Il remarqua très bien que ces valvules, ou soupapes, s'ouvrent du côté du cœur, et par conséquent, s'opposent au retour du sang vers les parties inférieures. Le livre de Fabrice d'Aquapendente, intitulé *De venarum ostioliis*, parut en 1603. La découverte des valvules des veines aurait dû mettre Fabrice d'Aquapendente sur la voie du grand phénomène de la circulation générale du sang. Fabrice constata le fait anatomique, mais il ne sut en tirer aucune conséquence pour la physiologie. Cette gloire était réservée à son élève Guillaume Harvey.

Né à Folkstone, le 1^{er} avril 1578, Guillaume (William) Harvey s'était adonné, dès sa sortie de l'Université de Cambridge, à l'étude des sciences naturelles. Suivant la coutume

excellente des savants de cette époque, il avait employé sa jeunesse à parcourir les pays où la science jetait le plus d'éclat. Il avait successivement visité la France et l'Allemagne. Fabrice d'Aquapendente illustrait alors l'Université de Padoue par son enseignement et par ses travaux. Harvey se rendit à Padoue, en 1602, pour suivre les leçons de Fabrice d'Aquapendente. Ce fut certainement pour développer les conséquences de la découverte de Fabrice, c'est-à-dire des valvules veineuses, qu'Harvey s'adonna, à son retour en Angleterre, à l'étude approfondie de la circulation du sang. C'est de 1613 à 1615 que Guillaume Harvey fit les nombreuses dissections d'animaux qui le conduisirent à sa découverte de la *grande circulation du sang*. Au mois d'avril 1615, il consigna par écrit, pour la première fois, ses idées sur cet important phénomène organique. Tel fut le sujet de la lecture publique que Guillaume Harvey fut invité à faire devant les professeurs du Collège royal de Londres.

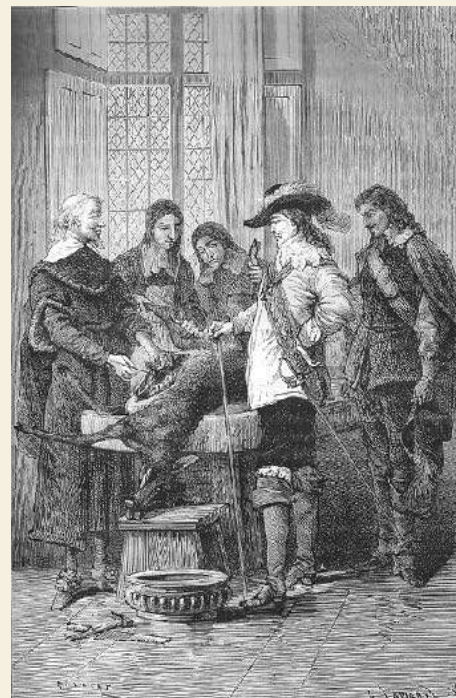


Figure 4 : Harvey montrant à Charles 1^{er} et aux médecins du Collège royal de Londres, le phénomène de la circulation du sang sur une biche vivante.



Le roi Charles I^{er} voulut entendre de la bouche de Harvey l'exposition de sa découverte. (...). Il y avait à la cour de Charles I^{er}, un jeune gentilhomme, le vicomte de Montgomery, qui, à la suite d'une blessure, avait eu les côtes gauches emportées, de sorte que l'on pouvait voir son cœur à nu et en sentir les mouvements en posant la main sur sa poitrine. Harvey profita, dit-on, de l'état du gentilhomme pour étudier les mouvements du cœur.

On a prétendu que Charles I^{er} autorisa son médecin à faire sur un criminel condamné à mourir, la démonstration de la circulation du sang. Cette anecdote a servi de sujet à un tableau peint par Fichel, en 1850, qui se voit dans le vestibule de l'Académie de médecine de Paris.

Les collègues de Harvey, c'est-à-dire les médecins du Collège royal de Londres, accueillirent avec beaucoup de chaleur la doctrine de la circulation du sang, et pressaient l'auteur de consigner sa découverte dans un ouvrage. Charles I^{er} exprimait le même désir. Mais Harvey résista à toutes les instances qui lui furent adressées de livrer immédiatement sa découverte à la publicité. Il eut le courage, avant de rien publier sur ses travaux, de passer quatorze années consécutives à répéter patiemment ses expériences, à étudier le problème sous toutes ses faces, enfin à se poser à lui-même et à résoudre toutes sortes d'objections. Lorsqu'il crut avoir donné à sa découverte toute l'étendue désirable, il la consigna dans un livre, chef-d'œuvre de style et de clarté, qui fut imprimé à Francfort en 1629, qui a pour titre: *De motu cordis et sanguinis circulatione*, et qui contient la démonstration du mécanisme complet de la circulation du sang.

Harvey expose, dans ce livre, les nombreuses expériences qu'il a faites sur les animaux de toutes les classes, et il établit que dans la contraction du cœur il y a trois faits à distinguer: 1° le cœur se contracte, de façon à diminuer dans son diamètre transversal et à augmenter dans son diamètre vertical ;

2° pendant sa contraction, les fibres du cœur se resserrent, et cet organe donne à la main appliquée sur la poitrine, la sensation d'un corps dur ; 3° le cœur s'élève et vient frapper de sa pointe les parois de la poitrine : c'est ce qui fait sentir le battement au dehors. Harvey démontre ensuite que le phénomène du *pouls* est dû à la dilatation des artères, par l'effet de l'impulsion du sang, lancé par la contraction du ventricule gauche du cœur, et que le pouls suit le rythme des contractions de cet organe. « On a, dit-il, la preuve de cette concordance, lorsque l'on ouvre une artère, car l'on voit le jet de sang se produire en même temps que chaque contraction du cœur. » Il prouve aussi que dans la contraction du cœur ce sont les oreillettes qui se contractent les premières. Les oreillettes envoient dans le ventricule correspondant, le sang qui les remplit, et le ventricule, à son tour, lance le flot sanguin dans les vaisseaux. « *J'ai la confiance, écrit Harvey, d'avoir trouvé que le mouvement du cœur se fait de cette manière : d'abord l'oreillette droite se contracte, et dans sa contraction elle lance dans le ventricule droit le sang dont elle abonde, comme étant la tête et la citerne du sang. Le ventricule étant rempli, le cœur en s'élevant tend aussitôt tous les muscles, contracte les ventricules et produit le pouls, par lequel le sang, continuellement envoyé de l'oreillette, est poussé dans les artères. Le ventricule droit le pousse vers les poumons, par ce vaisseau qui est appelé veine artérielle, mais qui réellement, par sa structure et tout son office, est une artère ; le ventricule gauche pousse le sang dans l'aorte, et de là, par les artères, dans tout le corps.* »

Harvey fait remarquer que lorsqu'on lie une veine et qu'on l'ouvre au-dessous de la ligature, on voit échapper un flot de sang. Si, au contraire, on ouvre la veine au-dessus du point oblitéré, on la trouve vide de sang. Harvey déclare que la fonction des valvules des veines n'est pas, comme l'a dit Fabrice d'Aquapendente, d'empêcher l'arrivée d'une trop grande quantité de sang, qui pourrait distendre les vaisseaux, mais d'empêcher le retour du sang vers les parties qu'il a abandonnées. Il déclare que le cœur n'est pas un organe d'aspiration, mais un

organe de propulsion, un *muscle creux*, lequel, en se contractant, envoie sans cesse, et avec une très grande rapidité, le sang dans les artères. Le même sang revient ensuite au cœur, par les veines. Reproduisant la belle image d'Aristote, il compare le sang à l'eau qui circule éternellement entre le ciel et la terre. « *L'eau, dit Harvey, tombe sous la forme de pluie, pour féconder la terre, puis les rayons du soleil la ramènent dans l'atmosphère sous forme de vapeur; elle s'y condense, et elle retombe de nouveau. De même le sang, chassé par le cœur dans les artères, porte partout la chaleur et la vie; puis, vicié et refroidi, il retourne vers le cœur, qui le renvoie de nouveau vers les organes d'où il était parti.* »

Les faits annoncés par Harvey étaient si nets, établis sur de si nombreuses preuves, qu'il semble que cette belle conquête de l'esprit humain aurait dû rallier immédiatement tous les suffrages et toute l'admiration de ses contemporains. Il en fut tout autrement. Cette découverte était si inattendue, elle choquait si manifestement toutes les notions reçues, qu'elle rencontra une résistance universelle. Presque tous les anatomistes, et parmi eux le plus célèbre, Riolan, que l'on nommait le *Prince des anatomistes*, attaquèrent avec violence la découverte de Harvey. On ne craignait pas de la traiter de fausse et d'absurde. Le successeur de Riolan au décanat de la Faculté de médecine de Paris, Guy Patin, ne laissait échapper aucune occasion de décocher quelque trait de son esprit mordant contre l'inventeur de la circulation du sang. On aime à vanter, comme très spirituelles, les boutades de Guy Patin contre les partisans de la circulation. Quant à nous, elles nous ont toujours paru froides et sans portée. L'esprit ne peut briller là où manque la vérité, car l'esprit n'est que la gaieté du bon sens.

S'il est vrai qu'en France le ridicule soit une arme redoutable, il est vrai aussi que le trait qui tombe à faux, ricoche et vient frapper le plaisant mal inspiré. Guy Patin, en voulant tourner en ridicule la nouvelle découverte, ne fit que prêter à rire à ses dépens. C'est Guy Patin que Molière

a dépeint, dans son *Malade imaginaire*, sous les traits de Diafoirus. « *Ce qui me plaît en lui, dit Diafoirus en parlant de son fils Thomas, et en quoi il suit mon exemple, c'est qu'il s'attache aveuglément aux opinions de nos anciens, et que jamais il n'a voulu comprendre ni écouter les raisons et les expériences des prétendues découvertes de notre siècle touchant la circulation du sang et autres opinions de même farine!* ».

En nous dépeignant Guy Patin sous les traits de Diafoirus, Molière a suffisamment vengé Guillaume Harvey des injustes attaques du satirique doyen de la Faculté de Paris.

Le grand mérite des travaux du physiologiste anglais sur la circulation du sang, c'est qu'ils n'étaient que le résultat de l'observation et de l'interprétation des faits pris en eux-mêmes. La preuve la plus brillante en fut donnée après lui. Harvey, par ses expériences et ses raisonnements, avait été amené à admettre l'existence des vaisseaux capillaires dans l'intimité des organes. Il les avait devinés, car il ne les vit jamais. Ce ne fut que dix années après la mort de Harvey, que Malpighi donna une magnifique

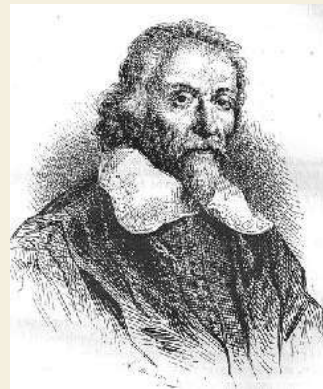


Figure 5 : Guillaume Harvey

confirmation à la doctrine de la circulation générale du sang, en découvrant les vaisseaux capillaires, et constatant *de visu* le passage direct du sang artériel dans le réseau capillaire, passage que Harvey avait proclamé comme certain sans

l'avoir vu. Le microscope, qui venait d'être construit en Hollande pour la première fois, avait permis à Malpighi de réaliser cette découverte fondamentale. Nous avons mis suffisamment en évidence le fait de la communication des extrémités des veines, dans l'intimité des tissus, avec le réseau capillaire artériel.

Aujourd'hui, la gloire de Harvey rayonne sans aucun nuage ; on ne lui dispute pas la juste admiration que méritent sa persévérance et son génie. On a d'ailleurs ajouté dans notre siècle peu de chose à ses découvertes.

Guillaume Harvey mourut à Londres, le 3 juin 1657. Le Collège royal des médecins de Londres lui fit élever une statue de marbre, dans la salle des actes. C'était un juste hommage rendu par ses contemporains à l'observateur et au savant qui avait opéré une révolution dans la physiologie générale. »

L'ouvrage de Louis Figuié « Notions de Physiologie » m'a été offert par mon directeur de thèse, Francis Goubel, lorsque j'obtins le premier prix de la Société de Biomécanique décerné en 1981. Depuis qu'avec Simon Bouisset je travaille à ce livret « Pionniers en Biomécanique », j'avais en tête de retranscrire cet article. La brutale disparition de Simon en mai dernier nous a laissés désemparés et c'est en pensant fortement à lui que je me suis attelée à cette retranscription.

Je laisse Valérie Deplano terminer ce chapitre en y ajoutant le regard d'un spécialiste du domaine de nos jours...

*Chantal Pérot, Professeur Émérite
UMR CNRS 7338 - UTC - Compiègne
novembre 2019*

Postface

En laissant Louis Figuié nous conter la découverte de la circulation sanguine, Chantal Pérot nous fait (re)découvrir les écrits d'un grand vulgarisateur de l'histoire des sciences. Elle nous fait également prendre conscience de l'importance capitale des travaux de William Harvey, rompant avec plusieurs siècles de théories erronées sur le système circulatoire. Les disciples de Galien pensaient ainsi jusqu'au XVII^e siècle que les ventricules gauche et droit du cœur communiquaient directement ! En cela, et c'est le titre de ce livret, Harvey est un véritable « pionnier » de la biomécanique, très tôt reconnu en tant que tel par certains de ses

contemporains, comme Descartes dans son Discours de la méthode.

La postérité scientifique de ses découvertes a été féconde. Une fois découvert le mécanisme général de la circulation sanguine, l'invention du microscope permettra à Malpighi de mettre en évidence l'existence de capillaires sanguins en 1661, ou encore à van Leeuwenhoek d'observer en 1674 les premiers globules rouges. Progressivement, la connaissance du système circulatoire s'est faite de plus en plus fine.

Les chercheurs tentent aujourd'hui encore d'améliorer notre compréhension de la circulation sanguine et des pathologies qui lui sont associées. Les travaux sont menés à l'échelle cellulaire, moléculaire, voire génétique et des modèles multi physiques sont mis en œuvre. Les avancées de l'imagerie médicale quantitative comme outils in vivo d'exploration non invasifs ouvrent maintenant la voie à l'optimisation de modélisations biomécaniques de plus en plus proches de la réalité physiopathologique.

Si l'on devait retenir un apport majeur de la démarche d'Harvey, ce serait l'importance jouée par l'expérimentation dans ses découvertes. En Angleterre, se tient d'ailleurs chaque année au Royal College of Physicians une *Harveian Oration*, instaurée par Harvey lui-même en 1656. Il s'agit d'une leçon solennelle invitant les membres du Collège à élucider « *les secrets de la nature par le biais de l'expérience* ».

C'est du reste ce que nous nous efforçons de faire chaque jour, avec des moyens scientifiques désormais bien plus puissants et précis. Cela explique également le dialogue constant entretenu entre chercheurs et cliniciens, tant en amont de la recherche, qu'en aval lorsqu'il s'agit de développer des applications concrètes de nouvelles découvertes, au service des patients. C'est ce que l'on appelle aujourd'hui la recherche translationnelle.

Post face écrite par Quentin PAUL, Sciences Po Paris & Valérie DEPLANO, IRPHE Marseille.



Chapitre 15 : **Léonard de VINCI**

Léonard naît en 1452 dans le village de Vinci (en Toscane, Italie), d'une union illégitime entre une paysanne et un notaire, ce qui lui interdit d'embrasser la carrière de notaire à son tour mais aussi de fréquenter une de ces écoles latines dans lesquelles est dispensé l'enseignement des lettres classiques et des humanités. Léonard grandit auprès de ses grands-parents paternels, et son grand-père Antonio, oisif passionné, lui transmet le goût de l'observation de la nature, lui répétant constamment « Po l'occhio ! (« Ouvre l'œil ! ») ». C'est seulement à l'âge de dix ans qu'il entre dans une *scuola d'abaco* (une école de mathématiques élémentaires) où il apprend les rudiments de lecture, d'écriture et surtout d'arithmétique. Son talent en dessin conduit son père à faire entrer Léonard en apprentissage dès 14 ans dans l'atelier d'Andrea Verrochio, artiste en vue de Florence, mais surtout véritable polymathe : orfèvre et forgeron de formation, il est également peintre, sculpteur mais aussi architecte et ingénieur. Dans cet atelier, Léonard de Vinci reçoit une formation multidisciplinaire qui réunit l'art, la science et la technique. En particulier, les techniques de dessin qui y sont enseignées sont couramment combinées avec l'étude de l'anatomie superficielle et la mécanique.

Méprisé par certains en raison de son absence de formation universitaire, Léonard de Vinci devient libre penseur, adversaire de la pensée

traditionnelle et se présente volontiers comme un disciple de l'expérience et de l'expérimentation. Marginal, distrait, homosexuel, gaucher et végétarien, il détonne dans un siècle encore très largement dominé par l'Église. Mais c'est surtout un travailleur infatigable dont le génie inventif fascine son époque : son talent, sa verve et sa beauté lui ont valu toute sa vie l'admiration des puissants et des grands mécènes de son temps (le duc Ludovic Sforza à Milan, le prince César Borgia dit Le Valentinois, Charles d'Amboise à Milan, Julien de Médicis à Rome et finalement le roi de France, François 1er à Amboise), lui donnant ainsi les moyens d'exercer son art. La très grande imagination de Léonard de Vinci semble toutefois avoir été inversement proportionnelle à sa capacité à concrétiser ses idées, à la fois en tant qu'artiste que comme ingénieur. Constamment distrait par ses mille et une recherches, on estime qu'il n'a réalisé au cours de sa vie qu'une vingtaine de peintures, la plupart jamais livrées et dont plusieurs sont restées inachevées.

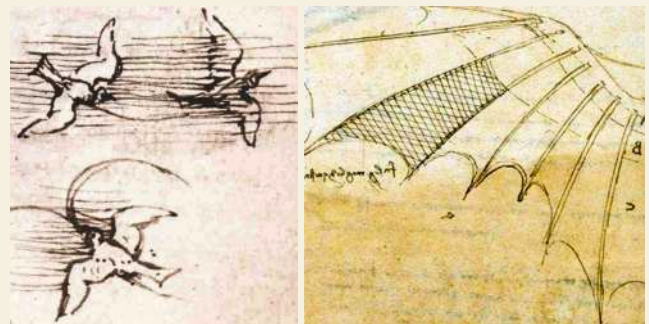
Il retouchera ainsi inlassablement Mona Lisa (La Joconde), portrait de la jeune Lisa Del Giocondo, jusqu'à sa mort survenue à Amboise (en France) en 1519. C'est l'œuvre d'art la plus visitée au monde, admirée tout à la fois pour son cadrage moderne et ses effets d'optique, que pour le sourire et le regard troublant de son sujet. En effet, dans ses peintures, Léonard de Vinci

cherche à dépasser l'imitation fidèle des formes extérieures au bénéfice d'une meilleure représentation des mouvements et des expressions faciales pour traduire les sentiments intérieurs de ses sujets. Dans ses notes, ses esquisses et ses peintures, Léonard de Vinci s'attache à « disséquer » les mouvements, produisant un ensemble impressionnant d'attitudes et de gestes. C'est aussi dans cet objectif qu'il met au point le *sfumato*, technique jouant sur le clair-obscur et donnant une impression de vague flou qui adoucit les contrastes et améliore le réalisme.

Mais Léonard de Vinci n'est pas seulement un peintre. Il maîtrise plusieurs disciplines comme la sculpture, la peinture, le dessin ou encore la musique. Pour lui, la peinture considérée au XVe siècle comme un simple travail manuel est au contraire au sommet des arts en ce sens qu'elle ne doit pas se limiter à une imitation de la nature (du sujet) : la compréhension scientifique du fonctionnement intime de la nature est essentielle à ses yeux afin de pouvoir la reproduire sur un tableau. Ses croquis encyclopédiques sur l'humain et la nature sous toutes ses formes traduisent bien sa quête incessante pour saisir les lois universelles qui régissent l'homme et l'univers.

Les centres d'intérêt de Léonard de Vinci sont extrêmement nombreux et très variés : optique, géologie, botanique, hydrodynamique, architecture, astronomie, acoustique, physiologie et bien sûr anatomie. En lien avec la biomécanique, Léonard de Vinci est en particulier fasciné par le mouvement. Par exemple, pour mieux rendre le mouvement des fluides et de l'air, il étudie les courants, au point de devenir un expert en hydrodynamique et de comprendre, deux siècles avant Newton, le rôle de la pression de l'air sur l'aile des oiseaux. Il rédige d'ailleurs vers 1505 un codex sur l'analyse du vol des oiseaux, contenant de nombreuses études où il décortique de manière

très méthodique le battement des ailes, la façon dont l'oiseau reste en équilibre, prend de l'altitude en étant face au vent, ou encore la façon dont il réalise un changement de direction. Il est ainsi le premier à noter que le centre de gravité d'un oiseau en vol ne coïncide pas avec son centre de pression. Pour cela, il passe de longues heures sur les collines des environs de Florence à observer le comportement des oiseaux en vol, il achète aussi souvent des oiseaux sur le marché et les libère après avoir étudié la structure de leurs ailes. Pionnier du biomimétisme, il couche également sur papier des dessins d'ailes mécaniques ou de machines volantes inspirés de ses observations ... Toutefois, il ne semble pas que l'aspect pratique de ses recherches soit prépondérant pour lui : Léonard de Vinci cherche avant tout à explorer de nouvelles possibilités, qu'elles soient réalisables ou non, porté par sa curiosité et son imagination.

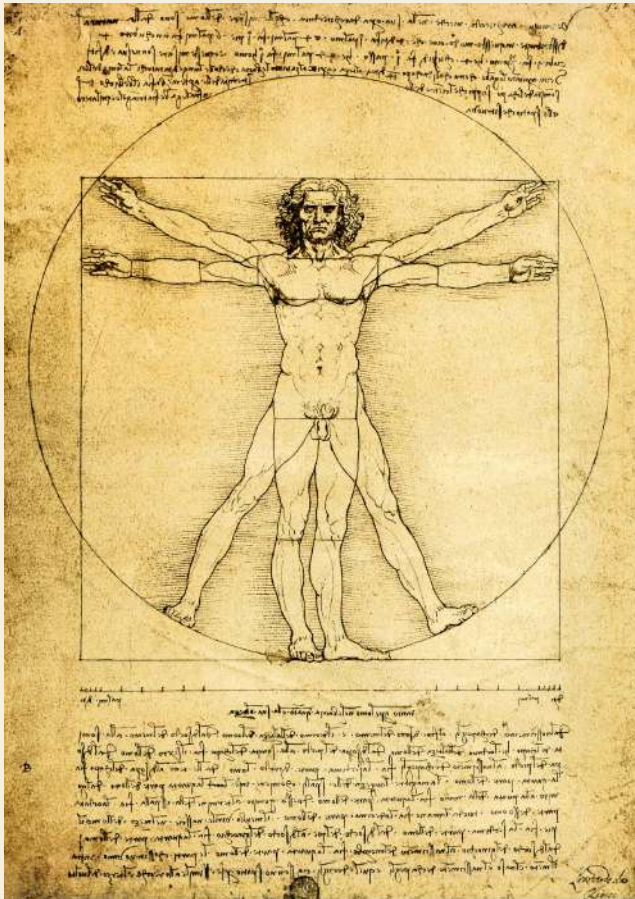


Du vol des oiseaux à la machine volante

Parmi ses innombrables centres d'intérêt, l'anatomie humaine constitue le domaine sur lequel il se penche avec le plus d'assiduité tout au long de sa carrière. En 1489, il prépare l'écriture d'un livre sur l'anatomie humaine qui s'intitule *De la figure humaine*. Il y étudie en particulier les différentes proportions du corps humain, réalisant pour cela de nombreuses mesures systématiques sur deux jeunes hommes. Les recherches empiriques de Léonard de Vinci

PIONNIERS EN BIOMÉCANIQUE - CHAP.15 - LÉONARD DE VINCI

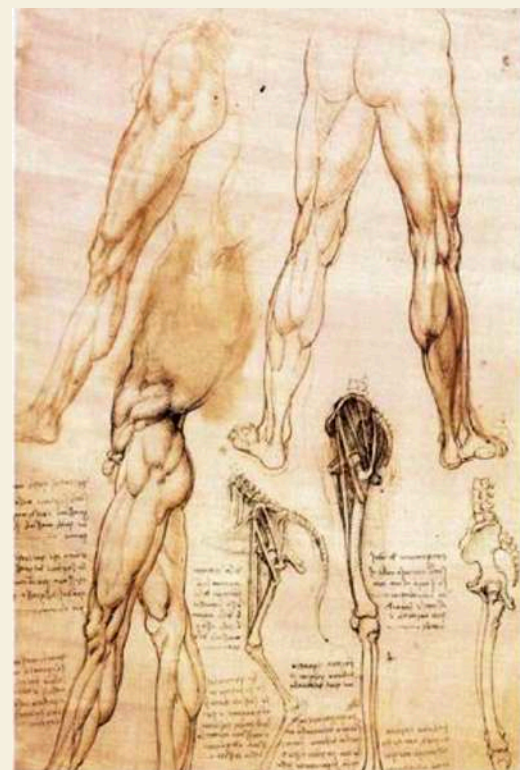
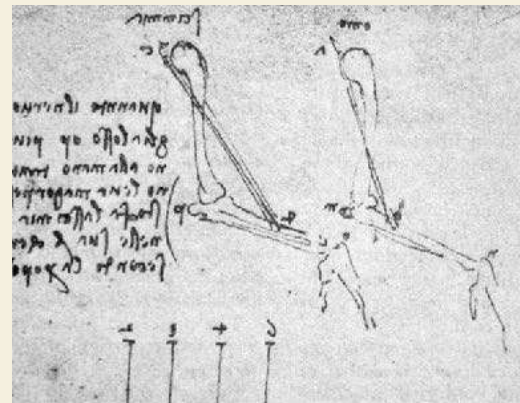
contredisent le canon produit par l'antique système métrologique. Ceci l'amène à produire *l'Homme de Vitruve* qu'il dessine sur base des écrits de l'architecte et écrivain romain Vitruve mais en corrigeant les mesures et en plaçant le centre de *l'homo ad circulum* (le cercle) au nombril et celui de *l'homo ad quadratum* (le carré) au-dessus du pubis.



L'Homme de Vitruve

Toujours dans le domaine de l'anatomie, Léonard de Vinci se rapproche de la conception médicale dans sa conduite des dissections, qu'il réalise avec l'esprit d'un ingénieur dans sa manière de considérer la fonction des organes ou l'étude du mouvement. Par exemple, Il est le premier à associer l'action musculaire aux contraintes subies par l'os. À l'aide de maquettes squelettiques, dans lesquelles des cordelettes remplacent les muscles, il cherche à comparer la

force musculaire entre l'homme et différents animaux, en utilisant la théorie du bras de levier.

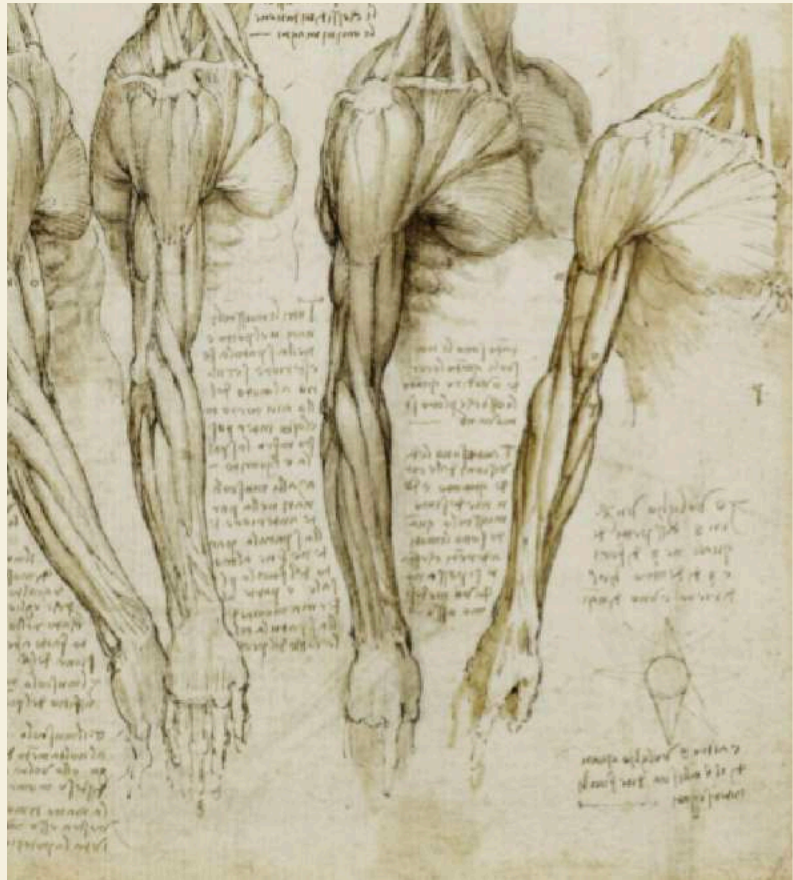


La théorie du bras de levier

(comparaisons homme/singe pour le membre supérieur - figure du haut - et homme/cheval pour le membre inférieur - figure du bas).

La multiplication de ses dessins sur le thème de la pronosupination du membre supérieur révèle aussi sa fascination pour le mécanisme d'orientation de la main dans l'espace sans que l'épaule soit obligée de se mouvoir.

Même s'il est loin d'avoir étudié tous les muscles, il en explique parfaitement les mécanismes physiologiques : l'équilibre des muscles antagonistes, les synergies fonctionnelles, la mécanique et le tonus musculaire. Pour lui, l'anatomie est surtout un outil lui permettant de mieux appréhender les volumes, les formes et la position des structures et des organes dans l'espace, la bonne coordination du mouvement des corps ou de ses parties. Représenter les muscles sous la peau exactement comme ils se présentent dans la réalité lors de l'exécution d'un mouvement donné n'est accessible qu'à quelques privilégiés, passionnés de l'exactitude anatomique, tels Michel Ange ou Léonard de Vinci.



Le mécanisme de pronation-supination

En résumé, tout le monde a entendu le nom de Léonard de Vinci, mais pour chacun, selon sa sensibilité et ses centres d'intérêt, se cache derrière ce nom un personnage différent : Un artiste et peintre virtuose, un théoricien de l'art ou encore un ingénieur, un inventeur visionnaire, un penseur ... En réalité, Léonard de Vinci représente une parfaite synthèse de toutes ces pratiques sublimement maîtrisées. Il incarne incontestablement le génie universel et humaniste de la Renaissance avec ses avancées dans le domaine artistique mais aussi celui des sciences et, avant tout, dans l'approche scientifique.

Eléments de bibliographie :

- https://fr.wikipedia.org/wiki/L%C3%A9onard_de_Vinci
- <https://www.ledevoir.com/culture/553103/leonard-de-vinci-le-curieux-insatiable>
- <https://www.ledevoir.com/culture/553102/artiste-ingenieur-inventeur-theoricien-ou-philosophe-de-quoi-leonard-de-vinci-est-il-le-nom>
- Le Nen D. (2005) Le mouvement chez Léonard de Vinci, « naissance de la biomécanique ». Ann. Orthop. Ouest - 2007 - 39 – p. 33 à 40

Pr Laurence CHEZE, Laboratoire de Biomécanique et Mécanique des Chocs (Université Lyon 1 / Université Gustave Eiffel)

Chapitre 16 :

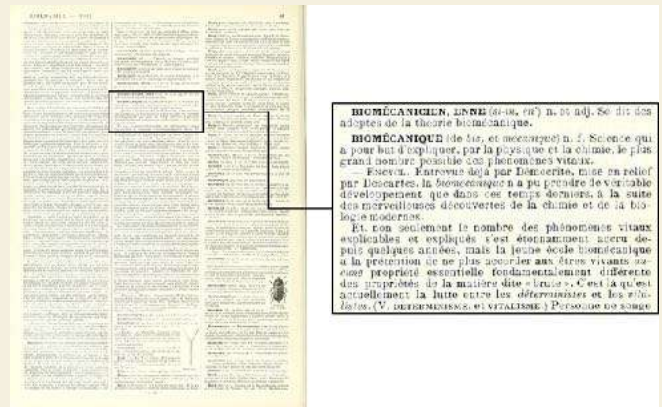
La Biomécanique aux débuts de l'Histoire



Papyrus mentionnant l'une des plus anciennes réflexions biomécaniques (vers 1600 avant J.C)

« Science qui a pour but d'expliquer, par la physique et la chimie, le plus grand nombre possible des phénomènes vitaux. » C'est ainsi qu'est définie la biomécanique, pour la première fois en langue française, dans le *Nouveau Larousse illustré, Dictionnaire universel encyclopédique* de 1898. La biomécanique a pour objectif de montrer que nombre de manifestations de la vie obéissent aux lois de la mécanique. Elle applique la science du mouvement et des forces pour décrire et expliquer certains événements et certaines structures des êtres vivants. La conception mécaniste pour comprendre le vivant naît chez René Descartes au XVII^{ème} siècle. Pour René Descartes, le mécanisme permettrait de comprendre la totalité des phénomènes naturels à partir de principes simples. Cette doctrine matérialiste stipule que tout phénomène, fût-il vivant, résulte d'interactions matérielles. L'essor du mécanisme cartésien, à la fin de la Renaissance, a permis le développement de la science classique. Il s'oppose alors au vitalisme, un courant philosophique qui considère que le vivant n'est pas réductible aux lois de la physique et de la chimie. Le vitalisme a notamment été défié par les expériences de Louis Pasteur sur les microbes et la génération spontanée.

Bien que la pensée mécaniste appliquée au monde vivant devint une doctrine après Descartes, elle fut présente chez certains



Biomécanique, Nouveau Larousse Illustré (1898) [https://archive.org/details/nouveaularoussei01laro]

philosophes de l'Antiquité. La conception mécaniste appréhende l'ensemble des phénomènes suivant le principe de causalité, qui affirme que la cause précède l'effet. Pour la biomécanicienne ou le biomécanicien, la causalité implique une dépendance logique due aux lois de la mécanique. Elle ne présuppose pas l'existence d'un dessein de la nature ou de l'humanité. La distinction entre cause et effet, dans le vivant, apparaît dans le papyrus égyptien Edwin Smith, écrit aux environs de 1600 avant J.C. Le papyrus Edwin Smith est le plus ancien document chirurgical connu, décrivant des blessures traumatiques et leur traitement. Son texte présente une approche rationnelle, et non magique ou divine, des symptômes. Il est par

exemple mentionné qu'un traumatisme cervical peut être la cause d'une tétraplégie. Le choc mécanique dû à une arme de guerre ou une chute, et non une manifestation magique, est à l'origine d'un symptôme. On peut détecter dans ce papyrus l'une des plus anciennes réflexions biomécaniques.



Planches VI et VII du papyrus Edwin Smith (vers 1600 av. J.-C.), livres rares de l'académie de médecine de New York.

Plusieurs philosophes, puis scientifiques, ont témoigné de leur intérêt pour la biomécanique depuis l'Antiquité jusqu'à la fin de la Renaissance. L'Antiquité est la première période de l'Histoire. Elle succède à la Préhistoire avec le développement de l'écriture, autour de 3500 avant notre ère. Dans les civilisations européenne et méditerranéenne, elle s'achève avec la chute de l'Empire romain d'Occident en 476. C'est durant l'Antiquité dite classique, avec l'essor de la civilisation grecque et de ses philosophes, que l'on peut dénoter les débuts de la biomécanique moderne. Le Moyen Âge succède à l'Antiquité et s'achève avec la Renaissance et les grandes découvertes des explorations maritimes, comme celle du continent américain par Christophe Colomb en 1492. Les idées préconçues sur le Moyen Âge, telle le mythe de la Terre plate, font qu'il est souvent présenté comme une époque d'ignorance et de superstition. Cette perception est notamment liée aux penseurs de la

Renaissance et des Lumières qui ont considéré le Moyen Âge comme une longue période de temps obscurs marquée par un déclin culturel et intellectuel, et un obscurantisme clérical. Les innovations médiévales majeures dans les domaines architecturaux, agricoles, artisanaux, et guerriers, préfigurent déjà la Renaissance. Une activité intellectuelle intense règne au sein du cléricalisme médiéval. C'est au Moyen Âge que naissent les premières universités d'Orient et d'Occident, où y sont enseignées la théologie, l'étude des textes sacrés, la philosophie, et les sciences. Durant cette période, la « science islamique » s'est épanouie pendant plusieurs siècles dans une vaste zone autour de la mer Méditerranée, couvrant un large éventail de domaines, en particulier les mathématiques, l'astronomie et la médecine. La médecine européenne s'est inspirée de nombreux textes médicaux rédigés en arabe lors de cet « âge d'or de la civilisation islamique » médiévale (VIIIe-XIIIe siècles) et traduits au cours du XIIe siècle.

Avec l'invention de l'imprimerie par Gutenberg et la chute de l'Empire byzantin s'achève le Moyen Âge et débute la Renaissance. La diffusion de l'information par l'imprimerie, puis la découverte de continents inconnus, ont profondément modifié la perception du monde par les hommes de cette époque. Le mouvement intellectuel européen de la Renaissance renoue avec celui de l'Antiquité. Originaire d'Italie au XV^e siècle, ce mouvement humaniste met l'accent sur l'anthropocentrisme, favorise l'esprit critique et le savoir, et permet de grandes avancées artistiques et scientifiques. La Renaissance n'a pas de fin marquée. Elle débouche sur le Siècle des Lumières, caractérisé par la remise en cause de la monarchie absolue de droit divin, et par la foi dans le progrès et la science expérimentale. Bien que la date de fin de la Renaissance soit sujette à débat parmi les historiens et les philosophes, elle est souvent

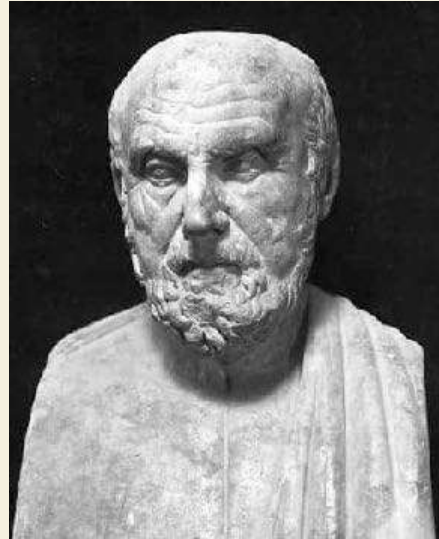
située au début du XVII^e siècle.

Au cours des différents courants de pensées occidentales, se sont démarqués plusieurs philosophes, médecins, et scientifiques, qui, par leurs écrits, ont relaté des phénomènes biomécaniques. Pourtant, la biomécanique n'est reconnue comme une discipline scientifique à part entière que depuis le XIX^e siècle. La raison en est qu'elle requiert un large éventail de connaissances médicales, biologiques, physiologiques, chimiques et physiques. Il n'existe alors pas de « père » ou « mère » stricto sensu pour la biomécanique, au même titre qu'Isaac Newton puisse être qualifié de père de la mécanique classique. On peut considérer, de manière subjective, que la biomécanique est née avec l'essor d'une pensée scientifique rationnelle, née dans la Grèce antique, sous l'impulsion de philosophes et de savants. En particulier, le développement de ce qui deviendra la biomécanique a été amorcé par un intérêt scientifique pour la compréhension du corps humain et de son anatomie. Sous cet angle, l'histoire de la biomécanique peut alors débiter avec Hippocrate.

Préludes biomécaniques de l'Antiquité

Hippocrate, né vers 460 avant J.-C. et mort en 377 avant J.-C., était un médecin et philosophe grec. Il fut précurseur d'une méthode d'observation clinique et d'une analyse logique des maladies, s'opposant à une médecine divine ou sacrée. Pour Hippocrate, les maladies sont causées naturellement, et non par la superstition et les dieux. Hippocrate distingue ainsi la médecine de la religion, pour en faire une profession à part entière. Il est à ce titre traditionnellement reconnu comme le père de la médecine. Faisant preuve de grand respect auprès du patient, il est le concepteur de règles éthiques pour les médecins, à travers le serment

d'Hippocrate. Hippocrate était regardé, par le célèbre philosophe Aristote, comme un « grand médecin » dans son ouvrage majeur *Politique*.



Buste d'Hippocrate (vers 460-377 av. J.-C.), musée du Capitole, Rome.

Avec Platon, dont il fut le disciple, **Aristote** (384-322 avant J.-C.) est l'un des plus influents penseurs du monde occidental. Il a abordé presque tous les champs de connaissance de son époque. Son ouvrage, *De Motu Animalium* [<https://editions.flammarion.com/le-mouvement-des-animaux-la-locomotion-des-animaux/9782081264229>], est un traité majeur sur la biologie. Aristote y énonce les principes généraux de la locomotion animale. Ce traité prélude à l'analyse moderne de la locomotion, par le biais de la biomécanique animale, et établit un lien entre la physiologie, la théorie du mouvement animal, et l'analyse de la locomotion. *De motu animalium* positionne Aristote au rang de pionnier de la kinésiologie, une discipline qui se penche sur les mouvements et postures du corps, humain ou animal, sous des angles biomécanique, articulaire et musculaire.

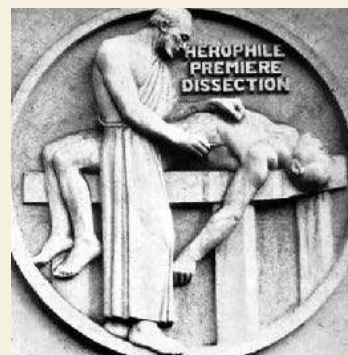


Buste d'Aristote. Copie romaine d'un original grec de Lysippe (vers 330 av. J.-C.). Ancienne collection Ludovisi.

La biomécanique appliquée à l'homme n'a pu se développer sans l'essor de la connaissance de l'anatomie humaine. Les premiers grands médecins et anatomistes grecs de l'Antiquité, se fondant en outre sur l'observation pour décrire des corps humains disséqués, cherchèrent à comprendre certains phénomènes naturels par le biais d'explications rationnelles. L'anatomie humaine débute avec Hippocrate, se développe plus largement avec Aristote, et connaît des avancées majeures avec **Hérophile** et **Érasistrate**. L'histoire de l'anatomie de l'Antiquité gréco-romaine se termine avec la contribution de **Galien**, considéré comme le dernier des grands médecins de cette époque.

Le médecin grec Hérophile (vers 325-vers 255 av. J.-C.) différencia les veines des artères du système circulatoire sur la base de l'épaisseur de leurs parois, constatant que les parois de ces dernières sont plus épaisses que celles des veines. Il comprit que le pouls est un phénomène physiologique normal et l'assimila, avec justesse, à la contraction et à la dilatation des artères. Il étudia la variation du pouls avec l'âge et en établit une classification diagnostique. Il ne fit néanmoins pas la relation avec les battements cardiaques. Érasistrate (vers 310-vers 250 av. J.-C.) fut le fondateur de l'école d'Alexandrie de médecine avec Hérophile. Il reconnut le rôle de

pompe que joue le cœur au centre du réseau vasculaire, et comprit que sa contraction était directement responsable de la dilatation artérielle. Érasistrate observa aussi que les contractions de l'œsophage et de l'estomac sont impliquées dans le mouvement des aliments. Il a mis ainsi en évidence le rôle du péristaltisme dans la propulsion de nourriture le long du système digestif. Quatre siècles plus tard, Galien (129-216), médecin grec ayant gagné sa renommée à Rome, procède à des expérimentations sur les animaux, et enrichit les connaissances issues de ses deux aînés anatomistes Hérophile et Érasistrate. Claude Galien a rédigé une somme considérable d'écrits pour y exposer ses larges découvertes anatomiques et physiologiques. Il a fortement contribué à la transmission du savoir du médecin Hippocrate. Il s'appuie sur de solides connaissances anatomiques pour la réduction des luxations et des fractures. Son influence fut telle que le galénisme, fondé sur la théorie des quatre humeurs issue d'Hippocrate, domina la pensée médicale jusqu'à la fin de la Renaissance. Le galénisme prit fin après la publication du traité d'anatomie *De humani corporis fabrica*, ouvrage fondateur de l'anatomie moderne par le médecin flamand **André Vésale** (1514-1564), qui corrigea plus de deux cents erreurs de Galien et révolutionna l'anatomie et l'étude du corps humain.



Hérophile (vers 325-255 av. J.-C.), relief en pierre devant l'entrée principale de la Nouvelle Faculté de Médecine de Paris, de François-Paul Nicolausse.



Érasistrate (vers 310-250 av. J.-C.), gravure de Jean-Charles le Vasseur, d'après une peinture de Collin de Vermont. [https://catalogue.wellcomelibrary.org/record=b1180039].



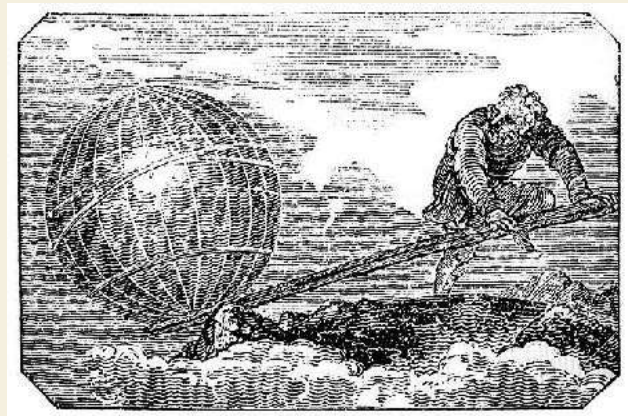
Galien (129-216), gravure de Georg Paul Busch [Karaberopoulos, D., Karamanou, M., & Androutsos, G. (2012). The theriac in antiquity. The Lancet, 379(9830), 1942-1943].

Les fondements anatomiques et physiologiques étaient posés dès le début de l'Antiquité. Le chemin vers la biomécanique se concrétise avec la naissance de la mécanique en la personne d'**Archimède** (287-212 avant J.-C.). Bien qu'il semble ne pas s'être penché sur la biomécanique, telle qu'elle est définie au début de ce chapitre, Archimède y a fortement contribué par ses découvertes scientifiques majeures. Mathématicien et géomètre de Sicile, alors colonie grecque, il est reconnu comme l'un des principaux scientifiques de l'antiquité classique. Il fut l'un des premiers à mettre les mathématiques au service des phénomènes physiques. Il a fondé l'hydrostatique et la mécanique statique, jetant ainsi les bases pour une biomécanique théorique. Son *Traité des corps flottants* est le premier ouvrage connu sur l'hydrostatique. Il y décrit en particulier la poussée hydrostatique, qui est maintenant connue comme le principe d'Archimède [doi : 10.1051/jphystap:0189100100043700]. Dans son traité *Sur l'équilibre des plans*, Archimède a

également fourni une explication du principe du levier. Le levier est un mécanisme simple, constitué d'une tige rigide actionnée par une force, et pivotant autour d'un point d'appui, pour amplifier un mouvement. Sont notamment concernés en physiologie, les os longs, les muscles squelettiques, et les articulations synoviales. Le levier mécanique forme l'outil théorique de base pour aborder l'étude biomécanique du mouvement.



Archimède (287-212 av. J.-C.). Gauche, par Domenico Fetti, 1620, Musée Alte Meister, Dresde, Allemagne.



Archimède - gravure tirée du Mechanics Magazine, publié à Londres en 1824.

Sciences médicales et mécaniques dans le monde islamique médiéval

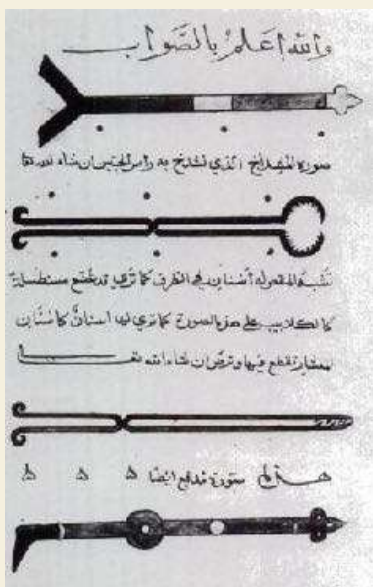
Les sciences arabes se sont largement développées au Moyen Âge, durant l'« âge d'or islamique », dans un contexte culturel et religieux de l'expansion de l'Islam. Les

traductions des nombreux ouvrages de la « médecine arabe » ont fortement influencé la médecine médiévale de l'Europe occidentale. Bien que les scientifiques n'étaient pas tous arabes, la plupart des documents ont été rédigés en arabe, d'où cette terminologie trompeuse. Dans un court chapitre mettant en avant quelques pionniers de la biomécanique, on ne peut citer, subjectivement, que certains scientifiques.

Ibn Sina ou **Avicenne** (980-1037) était un philosophe et médecin persan. L'une de ses contributions majeures fut le « canon de la médecine » (*Qanûn*), qui est devenu un manuel de médecine de référence dans de nombreuses universités médiévales du monde islamique et d'Europe jusqu'au XVIIIe siècle. Cet ouvrage considérable [https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/btv1b84061787] a inspiré nombre d'auteurs médicaux médiévaux. Parmi ceux-ci, **Ibn Al Nafis** (1213-1288) était un médecin et théologien arabe syrien qui a contribué de manière importante aux connaissances hémodynamiques. Il a été le premier à remettre en question la thèse ancienne galénique selon laquelle le sang pouvait passer à travers le septum interventriculaire du cœur. Dans cette optique, il pensait avec justesse que tout le sang qui atteignait le ventricule gauche passait par les poumons. Ibn Al Nafis est ainsi connu pour avoir été le premier à décrire la circulation pulmonaire. Il a également avancé qu'il devait exister de petites communications entre les artères et les veines pulmonaires, une hypothèse qui a précédé de 400 ans la découverte des capillaires pulmonaires par le médecin et naturaliste italien Marcello Malpighi (1628-1694). **Abu Al-Qasim** ou **Aboulcassis**

(940-1013), médecin et chirurgien arabe andalou, fut aussi l'auteur d'une œuvre majeure (*Al-Tasrif*) qui aura des répercussions significatives en Occident durant le Moyen Âge et la Renaissance. Abu Al-Qasim est considéré comme le plus grand chirurgien du Moyen Âge, voire le père de la chirurgie moderne. Dans son ouvrage *Al-Tasrif*, il expose de nombreuses procédures et outils chirurgicaux, [https://www.biusante.parisdescartes.fr/histoire/medica/resultats/index.php?do=page&cote=30707], dont certains furent avant-gardistes. Il décrit notamment comment ligaturer des vaisseaux sanguins, technique qui influencera, des siècles plus tard, Ambroise Paré (1510-1590) chirurgien et anatomiste français.

Dans notre contexte biomécanique, outre les avancées médicales, anatomiques et chirurgicales, le monde islamique médiéval s'est aussi marqué par des progrès théoriques en mécanique. Les théories d'**Ibn Bajja** ou **Avempace** (1080-1138), relayées par le grand philosophe **Averroès** musulman andalou (1126-1198), ont inspiré astronomes et physiciens ultérieurs de la civilisation islamique et de l'Europe de la Renaissance, incluant Galilée (1564-1642) [doi.org/10.1353%2Fjhi.2004.0004]. Il a proposé que pour chaque force, il existe toujours une force de réaction, proposant ainsi une première version de la troisième loi du mouvement de Newton. Adeptes des enseignements d'Avicenne, qui a entre autres affirmé que le mouvement d'un projectile dans le vide ne cesserait pas, **Al-Baghdadi** ou **Baruch ben Malka** (1080-1164), philosophe et physicien musulman d'origine juive, s'est aussi penché sur la théorie du mouvement



Instruments chirurgicaux dessinés dans l'encyclopédie médicale *Al-Tasrif* du médecin musulman médiéval Aboulcassis (940-1013).



Avicenne (980-1037) a influencé la médecine musulmane et occidentale jusqu'au XVIe siècle par son ouvrage majeur le *Qanūn*.



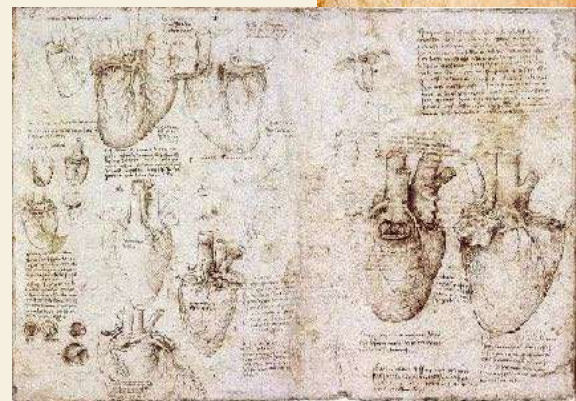
Ibn Al Nafis (1213-1288) [Niman, M. T. (2014). *Ibn Al Nafis: his seminal contributions to cardiology. Pediatric cardiology*, 35(7), 1088-1090.].

Vers la biomécanique comme science à part entière durant la Renaissance italienne

Après les contributions majeures de l'anatomiste Galien de la fin de l'Antiquité et du chirurgien Aboulcassis de la civilisation islamique, il nous faut atteindre l'époque de la Renaissance italienne, pour aller à la rencontre d'un autre précurseur de la biomécanique. **Léonard de Vinci** (1450-1519), l'illustre créateur toscan de la Joconde, de la Cène, et de l'homme de Vitruve, a également consacré sa vie à la science et à l'ingénierie, et s'est adonné à l'étude du corps humain et à son fonctionnement. Un chapitre est entièrement consacré à son génie dans ce livre. Au contraire de ses prédécesseurs, Léonard de Vinci peut être considéré comme un réel biomécanicien, voire le premier. Il adopta en effet une approche mécanique pour analyser le

corps humain. Léonard de Vinci s'est aventuré dans différentes branches de la médecine, incluant l'ostéologie, le système cardio-vasculaire, les appareils respiratoire et digestif, et le système génito-urinaire. Comme le révèlent ses nombreuses planches anatomiques, il étudia notamment l'action des muscles et la fonction des articulations, et décrivit le squelette et la colonne vertébrale de manière très détaillée. Il a analysé en profondeur la relation entre les forces musculaires et les fonctions articulaires. Les racines de ce travail anatomique d'envergure se trouvent dans son intérêt artistique pour l'exploration du corps humain et de son fonctionnement.

Outre l'anatomie humaine et ses fonctions, Léonard de Vinci a également étudié la biomécanique animale et le biomimétisme. Il a ainsi tenté de reproduire certaines caractéristiques animales dans des machines. Le principal moyen d'énergie mécanique de l'époque étant le cheval, il a analysé son système musculaire pour concevoir des machines qui tireraient le meilleur parti des forces appliquées par cet animal. Il a aussi étudié le vol des oiseaux pour trouver un moyen de faire voler les humains. Les contributions de Léonard de Vinci à la biomécanique couvrent un large éventail.



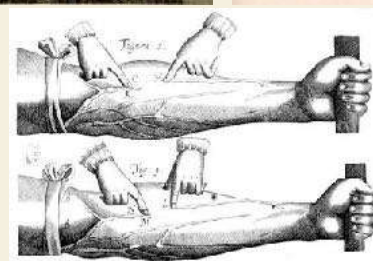
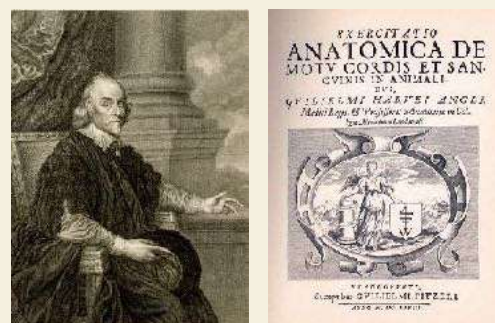
Léonard de Vinci (1452-1519), autoportrait (vers 1515). Cœur et vaisseaux coronaires, vers 1511-1513

Dans le même pays, **Galilée** (1564-1642), originaire de Pise, est essentiellement connu pour ses avancées majeures en astronomie, grâce à la lunette astronomique qu'il perfectionna, et pour ses descriptions relativistes en mécanique classique, avec ce qui deviendra le référentiel galiléen. Sa plus grande contribution est probablement la loi de la chute des corps, qui a ensuite inspiré Isaac Newton pour sa loi universelle de la gravitation. Inspiré par les réflexions du XIIe siècle d'Ibn Bajja, Galilée stipule que, dans le vide, tous les corps, indépendamment de leur poids et de leur forme, sont uniformément accélérés, et que la distance parcourue est proportionnelle au carré du temps écoulé. Fort de ses connaissances en mécanique, Galilée se pencha aussi sur quelques sujets biomécaniques. Dans son *Discours concernant deux sciences nouvelles*, édité en 1638, il utilise ce que l'on appelle aujourd'hui la théorie de la résistance des matériaux, et en particulier celle des poutres, pour montrer comment la gravité impose une limite au gigantisme des créatures terrestres. Il y explique que les forces endurées par la structure squelettique ne varient pas proportionnellement à la taille du corps, la résistance des corps très petits étant alors plus grande. À titre d'exemple, il mentionne qu'un petit chien pourrait porter sur son dos deux ou trois chiens de même taille, tandis qu'un cheval ne pourrait supporter un seul cheval. Galilée invente ainsi l'allométrie, discipline qui étudie la relation entre la taille ou le poids d'une partie du corps, avec ceux du corps dans son ensemble.



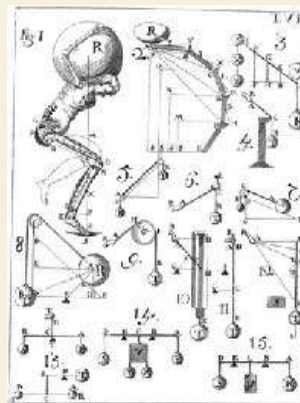
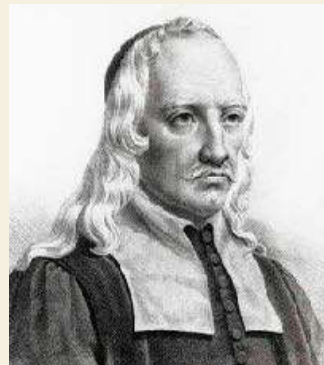
Galilée (1564-1642), par Justus Sustermans (1636). Extrait de *Discorsi e dimostrazioni matematiche* (1638) [<https://www.pourlascience.fr/sd/biophysique/des-geants-trop-grands-9770.php>]

William Harvey (1578-1657), médecin anglais déjà évoqué dans cet ouvrage parmi les pionniers en biomécanique, remet en question les croyances traditionnelles sur le cœur et la circulation, qui remontaient à Galien, 1500 ans auparavant. Sa méthode scientifique rigoureuse permit à Harvey de révolutionner les connaissances sur le système cardiovasculaire. Il a fourni une description complète de la circulation sanguine générale dans son ouvrage *Exercitatio Anatomica de Motu Cordis et Sanguinis in Animalibus*. Il a recours à une analyse détaillée et quantitative de la structure cardiaque et de sa capacité pulsatile. En conflit avec la version galénique, il démontre, chez l'Homme, que le sang veineux ne peut être produit par le foie. Il prouve, par le biais de vivisections animales, que le réseau sanguin forme un système fermé. Il confirma cette observation chez l'humain en utilisant un garrot. Harvey différençia également le rôle des artères et des veines. Ne possédant pas de microscope, il ne put observer les capillaires. Pour Harvey, le sang se diffusait dans la chair, puis était réabsorbé par les veines.



William Harvey (1578-1657), gravure de John Hall (1766) d'après une peinture de Cornelius Johnson (1593-1661), British Museum [https://www.britishmuseum.org/collection/object/P_P-3-184]. Couverture et extrait de *Exercitatio Anatomica de Motu Cordis et Sanguinis in Animalibus* (1628).

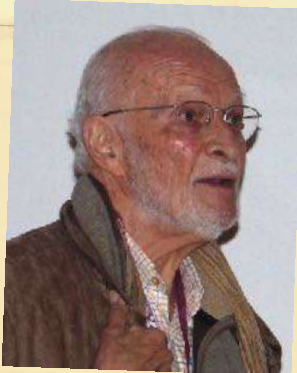
Pour conclure ce panorama subjectif et non exhaustif des grands noms ayant contribué à la naissance et à l'essor de la biomécanique, terminons ce chapitre avec celui qui est perçu par certains comme le père de la biomécanique moderne. On peut considérer que la biomécanique commence voler à de ses propres ailes depuis **Giovanni Alfonso Borelli** (1608-1779), physicien et mathématicien italien, auquel était consacré l'un des premiers chapitres du livret sur les pionniers en biomécanique. Borelli travailla avec Marcello Malpighi, fondateur de l'anatomie microscopique. Ses principales contributions scientifiques sont essentiellement centrées sur ses recherches en biomécanique. Borelli est l'auteur d'une œuvre majeure rédigée en deux parties, *De Motu Animalium*, qui emprunte son titre au premier grand traité de biologie écrit par Aristote. Dans la lignée du courant philosophique mécaniste de René Descartes, il y établit un lien entre les animaux et les machines, et fait appel aux mathématiques pour étayer ses théories. Il étend ainsi à la physiologie animale et humaine, les méthodes analytiques rigoureuses auparavant établies par Galilée dans le domaine de la mécanique. Il calcule par exemple la force que doivent exercer certains muscles squelettiques pour fournir un effort statique. Il met en évidence que la contraction des muscles induit leur mouvement, et analyse l'action coordonnée des muscles fléchisseurs et extenseurs. Borelli étudie aussi le mouvement de manière approfondie, incluant la nage et le vol de certains animaux, et s'intéresse au système cardiovasculaire. Il compare notamment l'action contractile du cœur à celle d'un piston et explique le rôle capacitif des artères. Celles-ci se distendent et emmagasinent du sang durant la contraction cardiaque, pour le restituer par la suite lorsque le cœur se remplit.



Giovanni Alfonso Borelli (1608-1679). Couverture et extrait de *De Motu Animalium* (1653).

Pour certains historiens, la Renaissance française s'achève avec l'assassinat d'Henri IV (1610) ou avec la promulgation de l'édit de Nantes par ce dernier (1598). S'ensuivent le règne de Louis XIV et la révolution française, qui laissent place à l'époque dite contemporaine marquée par l'abolition de la monarchie constitutionnelle et la création de la République française (1792). Comme le révèle ce livre, inspirés par les précurseurs de la science biomécanique, qui a vu le jour dans l'Antiquité, de nombreux biomécaniciens émergeront au XIXe siècle. Ils se pencheront, par le biais des lois de la physique et de la chimie, à une large panoplie de phénomènes vitaux. Le terme « biomécanique » prendra alors sa place officielle, et définitive, dans le *Nouveau Larousse*.

Damien GARCIA
Chercheur INSERM
CREATIS - INSA
Villeurbanne



Simon Bouisset, lors du congrès SB en 2015 à Paris. Simon y relatait l'histoire de la SB à l'occasion des 40 ans de la Société de Biomécanique.

Chapitre 17 : Simon Bouisset et la Biomécanique du Mouvement

Après le décès de Simon Bouisset, en mai 2019, la SB a décidé que l'un des prochains articles de ce livret « pionniers en biomécanique » rendrait hommage à celui à qui notre Société doit tant. L'idée s'est vite imposée de confier cet article à ceux qui ont si longtemps travaillé avec Simon et l'on accompagné jusqu'à la fin : Serge Le Bozec et Manh-Cuong Do.

Simon Bouisset et la Biomécanique du Mouvement : Quand il s'agit d'articuler les principes et concepts de la Mécanique avec ceux de la Physiologie et des Sciences Cognitives.

Aspects et bases de la méthode électromyographique

L'électromyographie est, au sens étymologique, l'enregistrement des phénomènes électriques qui ont lieu dans les muscles. Tout au long du XVIII^e siècle la question des phénomènes physiques et chimiques œuvrant dans le mouvement musculaire a été largement débattue chez les naturalistes. C'est la découverte de la bouteille de Leyde, en 1745, qui fait surgir la question, de l'action possible du "fluide électrique" sur les corps vivants. En effet, les décharges de la bouteille de Leyde provoquant de fortes contractions musculaires et des sensations inattendues, la question s'est posée de son action pour la guérison des paralysies et d'autres maladies ?

Dès la fin du XVIII^e siècle les machines électriques se multiplient dans les hôpitaux, et de nombreuses guérisons par l'électricité sont annoncées dans les journaux. Parallèlement, l'électricité médicale est également pratiquée par des hommes qui ne sont ni médecins ni physiciens et des démonstrateurs d'électricité amusante se font électriciens guérisseurs. Mais la réalité des guérisons observées est très discutée par plusieurs savants et la "science électrique" apparaît dans le domaine de la physiologie animale. C'est ainsi qu'en 1756, à Padoue, Caldani étudie les effets de la décharge électrique sur le cœur et sur divers muscles, la grenouille se révélant alors être l'animal le plus sensible pour mettre en évidence l'action de l'électricité sur les nerfs.

L'idée d'une analogie entre fluide nerveux et fluide électrique fait son chemin, et les premiers fondements d'une base physiologique de l'électromyographie sont évoqués dès 1791 dans l'ouvrage de Galvani « De Viribus Electricitatis in Motu Musculari Commentarius » (« *commentaire sur les forces électriques dans le mouvement musculaire* »). Les expériences du physiologiste Emil Heinrich du Bois Reymond, réalisées après sa thèse soutenue en 1843, viennent confirmer l'idée de Galvani, en démontrant que le courant développé par la contraction d'un muscle peut déterminer la contraction d'un autre muscle par l'intermédiaire de son nerf. Ce n'est qu'au début du XX^e siècle que Willem Einthoven crée le galvanomètre à cordes capable de détecter et

d'enregistrer les faibles courants électriques produits par le cœur humain. Cet appareil innovant est l'équivalent du premier électrocardiographe et lui permet de mettre en évidence sur le tracé électro-cardiographique cinq ondes qu'il nomme respectivement P, Q, R, S, T, correspondant aux diverses phases de contraction du muscle.

L'approche physiologique

Le premier à avoir exprimé la nécessité d'une coopération plus ou moins complexe des muscles pour mouvoir une partie du corps semble être Winslow en 1732. Néanmoins, c'est à Duchenne de Boulogne (1867) que nous devons les premières descriptions de certaines fonctions motrices qui sous-tendent l'exécution de mouvements (Fig.1). En effet, en étudiant les contractions musculaires produites par des stimulations électriques, il put déterminer l'action de différents muscles ou groupes musculaires.

Fig. 1 : Duchenne de Boulogne (1806-1875) et son patient.



Dès lors, les premiers enregistrements effectués par Piper en 1912, sur les muscles épitrochléens, et l'analyse électrophysiologique du réflexe monosynaptique par Hoffmann en 1910 (nommé réflexe H en référence à la lettre initiale de son nom) vont faire évoluer les techniques. Aujourd'hui, la détection, l'enregistrement et le traitement du signal électromyographique constituent, de fait, trois aspects intimement liés de la technique électromyographique.

La période de l'entre-deux-guerres est marquée par des progrès techniques considérables. Liddell et Sir Charles Sherrington proposent en 1925 le terme d'unité motrice pour représenter l'ensemble des fibres musculaires innervées par le même motoneurone et l'électromyographie progresse grâce notamment à l'introduction de l'électrode concentrique par Adrian et Bronk en 1929. Leurs premiers travaux concernent la gradation de la contraction volontaire dans le triceps humain avec l'augmentation de fréquence des potentiels individualisés, puis l'apparition de potentiels de plus en plus nombreux caractérisant le début de l'électromyographie élémentaire.

Les différentes modalités de l'électromyographie

Ce n'est qu'avec les premiers enregistrements électromyographiques de Wachholder (1923) et Wachholder et Altenburger (1925, 1926) qu'une analyse des mouvements volontaires simples et l'étude des synergies musculaires qui les sous-tendent furent effectuées. En effet, entre 1923 et 1927, Kurt Wachholder et son collaborateur Hans Altenburger publient plusieurs articles concernant les études électrophysiologiques et cinématiques sur les mouvements humains volontaires. Le nom de Wachholder apparaît comme un pionnier de l'électromyographie même si ses études sont restées largement inaperçues, car écrites en allemand. Il a été en effet le premier à signaler le pattern triphasique dans les mouvements simples et rythmiques (Wachholder et Altenburger, 1926). Par la suite, grâce au perfectionnement des conditions d'amplification et d'enregistrement, notamment les travaux de Matthews, Offner, Schmidt et Tönnies, des progrès considérables ont lieu, et aboutissent

aux premiers travaux d'électromyographie élémentaire en pathologie neuromusculaire. C'est ainsi qu'en 1938, Denny Brown et Pennybacker publient dans *Brain* un rapport original sur les potentiels de fibrillation et de fasciculation qui sera suivi ultérieurement par d'autres études décrivant la plupart des changements électriques nécessaires pour effectuer et interpréter l'électromyogramme (EMG). En 1941, paraît le premier travail montrant l'intérêt de l'électromyographie élémentaire dans la pathologie neuromusculaire, signé par Fritz Buchthal et Svend Clemmesen, sur la différenciation de l'atrophie musculaire par électromyographie. Au cours des années qui suivent la seconde guerre mondiale, l'électromyographie clinique poursuit son développement avec notamment les travaux de Kukelberg, et prend sa place parmi les explorations fonctionnelles avec aujourd'hui l'EMG ou l'ENMG pour, entre-autres, les recherches d'atteintes du système nerveux périphérique et des symptômes associés.

Depuis lors, et grâce notamment au développement des techniques électromyographiques, l'étude de l'EMG élémentaire et les mécanismes de gradation de la contraction évoluent. L'utilisation de l'électromyographie de surface intervient dans ce contexte et répond à deux objectifs : identifier les muscles actifs et tenter d'évaluer la force exercée par chaque muscle.

Approche des mécanismes du contrôle du mouvement

Les premiers travaux sur les mécanismes du contrôle du mouvement concernent la coordination musculaire et l'organisation nerveuse qui détermine les modalités selon lesquelles les muscles vont être excités. D'après ces travaux, il semblerait que la coordination musculaire puisse se caractériser

par une grande plasticité ou, au contraire, par une grande stabilité selon les conditions périphériques d'exécution du mouvement. La notion de plasticité musculaire a été particulièrement bien mise en évidence dans le cas de la synergie entre les muscles fléchisseurs des doigts et les muscles extenseurs de la main par Fessard et al. (1950), Livingston et al. (1951), Tournay et Paillard (1952). La neurophysiologie française, qui avait pris un retard considérable entre les deux guerres mondiales, doit à Fessard une impulsion salutaire. Les stages qu'il effectue dans les années 1930 à Cambridge (Royaume-Uni) et les voyages d'études qu'il fait après la Seconde Guerre mondiale aux États-Unis le poussent à développer en France l'utilisation des méthodes électrophysiologiques. C'est pourquoi, au-delà de ses deux pôles d'intérêt personnel, il œuvre pour qu'une large place soit donnée à des investigations électrophysiologiques pour l'analyse de divers aspects fonctionnels du système nerveux central.

L'arrivée de Simon Bouisset en 1954 au Laboratoire de Physiologie du Travail du CNAM, et sa nomination comme Professeur de Physiologie animale à l'Université de Lille I en 1959, sont à l'origine des enseignements de base rigoureux de physiologie qui ont permis l'essor de l'Ergonomie et les nombreuses recherches qui en ont découlées. Par la suite, dès 1975 ses propositions au sein du Laboratoire de Physiologie du Mouvement à Orsay ont permis de croiser la Biomécanique, non seulement avec l'Anatomie, comme il est usuel de le faire, mais aussi avec les Neurosciences cognitives, en l'occurrence la Neurophysiologie et la Psychologie expérimentale. En adoptant un tel cadre conceptuel Simon Bouisset a pu intégrer les données de l'observation à celles de l'expérimentation dans une cohérence scientifique, pour étudier les mouvements du corps et de ses parties, grâce

à la plate-forme de force créée au laboratoire (Fig. 2 et Fig.3).



Fig. 2 : Laboratoire de Physiologie du Travail du CNAM créé par Camille Soula (1888-1963) et Centre d'Etudes Scientifiques de l'Homme du CNRS en 1958 : le piézodynamographe.

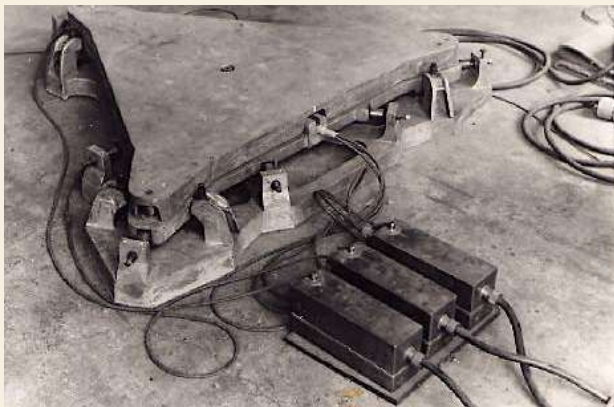
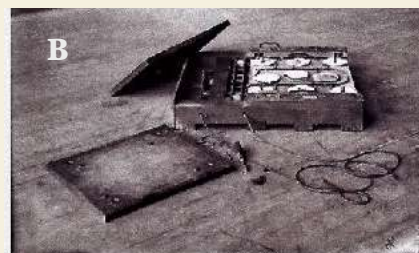
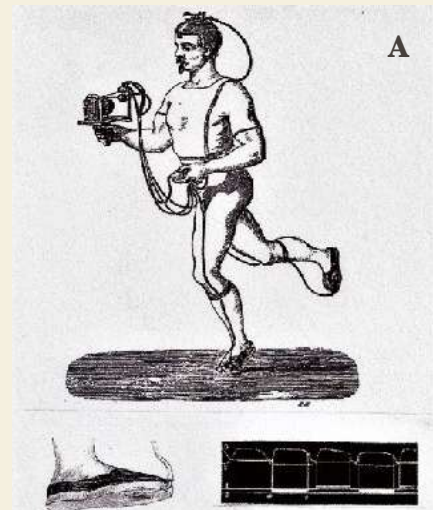


Fig. 3 : Plate-forme de force (Centre d'Etudes Scientifiques de l'Homme du CNRS).

Simon Bouisset s'est beaucoup appuyé sur Etienne Jules Marey qui a mis au point les premières méthodes biomécaniques, et a conçu et réalisé la première plateforme de force de l'histoire de la biomécanique, la « table dynamométrique » (E.J. Marey, 1883) voir Fig.4. C'est lui qui a fait ressortir l'ambiguïté entre tâche et mouvement, en s'appuyant sur l'exemple des mouvements sportifs, professionnels et pathologiques. Il s'est également appuyé sur les travaux de Nikolai Aleksandrovitch Bernstein (1896-1966) qui apparaît comme le père de la Biomécanique

moderne : la « Biomécanique cognitive », consacrée notamment à la compréhension des processus de commande du mouvement.

La méthode graphique (1878)



La plate-forme Marey, C.R. Acad. Sci, (1883)

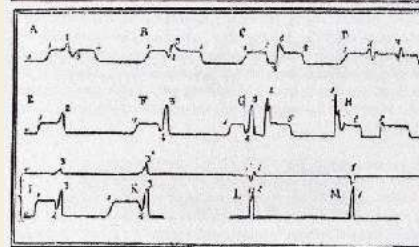


Fig. 4 A et B : E.J. Marey et la dynamique.

Au total, l'étude du mouvement qu'il a abordé par la suite lui a permis d'associer la Physiologie et la Biomécanique, en s'intéressant tant à l'aspect fondamental qu'aux applications médicales, ergonomiques et sportives. Son thème de recherche : les relations entre posture équilibre et mouvement, s'inscrit dans la continuité des nombreux travaux qu'il a mené sur les ajustements posturaux anticipateurs et les synergies musculaires.

Les processus de commande de l'EMG élémentaire et les mécanismes de gradation de la contraction.

Les modalités d'analyse des résultats peuvent être très différents selon que l'on considère l'EMG élémentaire ou l'EMG global. Une très importante littérature concernant les différents types d'électrodes ainsi que les modes de dérivation et, de façon plus générale, les questions de technique, a été analysée dans la thèse de Maton (1970). Il faut distinguer les électrodes utilisées en électromyographie intramusculaire, électrodes aiguilles ou électrodes-fils et celles utilisées en électromyographie de surface, électrodes cutanées ou sous-cutanées. L'électrode multiple, originalement conçue par Buchthal et al. (1957), puis modifiée par Ekstedt et Stålberg (1970) était principalement destinée à déterminer le volume de propagation de l'unité motrice ou le potentiel d'action de fibre musculaire unique. La seule technique d'électromyographie intramusculaire utilisable au cours du mouvement est celle des électrodes-fils. Ces électrodes sont constituées par un ou deux fils métalliques souples, introduits dans le muscle à l'aide d'une aiguille hypodermique, qui est ensuite retirée. Cette méthode a bien été décrite par Basmajian et Stecko (1962), Basmajian et al (1966) et dans la thèse de Maton (1970). Des variantes de la technique de Basmajian ont été proposées ensuite par Maton et al (1969) et Maton (1977) pour étudier l'activité des unités motrices pendant des contractions d'intensité élevée ou pendant le mouvement. Au cours de cette période, les phénomènes du recrutement spatial et du recrutement temporel des unités motrices dans les différentes modalités de la contraction volontaire et au cours de la fatigue

ont été très étudiés. Ils ont donné lieu à de nombreuses publications, Maton (1976, 1977, 1980, 1981), Maton et Bouisset (1972, 1975, 1977), Maton et Gamet (1989), Le Bozec et Maton (1987).

Les processus d'élaboration de la coordination musculaire

L'étude des plans de coopération musculaire ainsi que les différentes interprétations des mécanismes neurophysiologistes qui les sous-tendent débutent à partir des années 1950 avec Fessard et al. (1950), Livingston et al. (1951), Tournay et Paillard (1951). L'intérêt très large porté à ces mouvements monoarticulés provient de l'hypothèse selon laquelle la commande de ce mouvement simple pourrait constituer l'unité de coordination musculaire.

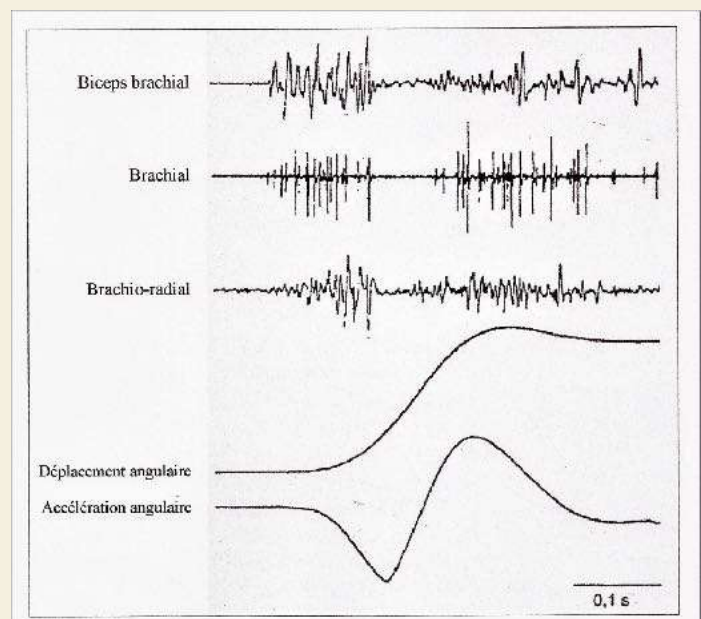


Fig. 5 : Enregistrement des EMG des muscles fléchisseurs du coude : Bouisset et al. (1977).

On doit à Bouisset (1973) le concept de muscle équivalent qui correspond à la réduction d'un système musculo-squelettique complexe à un plus simple. Il permet le calcul de la force exercée par un groupe musculaire au cours d'un

mouvement monoarticulé et est confirmé par les travaux de Hallet et al (1975), Maton et Bouisset (1977), Bouisset et al (1977), Lestienne (1979) sur la synergie des muscles fléchisseurs et extenseurs du coude (Fig. 5). Ces travaux montrent que celle-ci est caractérisée par une grande stabilité dans la mesure où la chronologie des activités ne change pas lorsque les conditions externes du mouvement (vitesse, inertie) varient. On doit toutefois remarquer que cette synergie des muscles fléchisseurs peut-être aussi plastique dans la mesure où le niveau d'excitation des ces muscles se modifie lorsque les conditions posturales d'exécution du mouvement (pronation-supination) varient (Maton et Bouisset, 1977).

Admettre l'existence d'un rapport constant entre le couple exercé par le muscle équivalent et le couple externe implique que le couple exercé par le muscle équivalent est proportionnel, ou bien à la résultante des couples exercés par l'ensemble des autres muscles, ou bien par chacun de ces muscles en particulier. Le concept de muscle équivalent repose donc nécessairement sur une hypothèse concernant la mise en jeu des différents muscles, c'est-à-dire des modalités de la commande. La plus simple d'entre elles consiste dans l'excitation simultanée et proportionnelle des pools de motoneurones des différents muscles. Ce mode de recrutement des différents pools de motoneurones permettrait une simplification de la commande et a été proposée par Le Bozec (1986), à partir des études réalisées sur la synergie des muscles extenseurs du coude Le Bozec et al (1980, 1985, 1987), Duchateau et al (1986), Maton et al 1980, Le Bozec et Maton (1980, 1982, 1987).

En l'absence d'apprentissage, la co-contraction agonistes-antagonistes semble être la règle, dès qu'intervient une exigence de précision. C'est seulement après apprentissage

qu'une activité alternée se manifeste (Person, 1960), et se conserve même en l'absence d'activité fusoriale (Sanes et Jennings, 1984). Cependant même si la première bouffée agoniste n'est généralement pas affectée par le feed-back périphérique, en revanche les activités musculaires antagoniste et agoniste qui suivent sont alors modifiées (Wadman et al. 1979).

Relations entre posture, équilibre et mouvement segmentaire

L'étude de l'organisation de la commande du mouvement volontaire chez l'Homme s'appuie sur l'analyse des coordinations musculaires qui caractérisent le mouvement lui-même, mais aussi sur celles des ajustements posturaux qui précèdent, accompagnent et suivent le mouvement. Après sa nomination comme Professeur de Physiologie du Travail à l'Université Paris-Sud en 1975, Simon Bouisset s'est intéressé aux relations entre posture, équilibre et mouvement, dans le cas de mouvements segmentaires, ceux pour lesquels la préservation de l'équilibre postural constitue une consigne implicite.

Les recherches menées au Laboratoire de Biomécanique et Physiologie du Mouvement ont porté à la fois sur des modèles expérimentaux « Lever du bras » (S Bouisset et M Zattara), « Initiation de la Marche » (Y Brenière), et « Réactions à une chute » (M-C Do). Par ailleurs, les travaux sur les ajustements posturaux anticipateurs menés par Bouisset et Zattara (1981, 1983, 1987), Zattara et Bouisset (1986, 1988), Lino (1995), Teyssedre et al (2000) ont amené à poser l'hypothèse selon laquelle le mouvement étant source de déséquilibre postural, son exécution nécessitait le maintien d'une posture compatible avec l'équilibre général du corps et impliquait des ajustements posturaux qui, du fait des lois

de la Mécanique, ne pouvaient s'organiser que par rapport aux appuis.

L'analyse des forces de réaction appliquées au niveau de l'épaule au tout début du mouvement intentionnel a permis de constater qu'elles avaient une direction opposée à celle enregistrée au niveau du centre de gravité du corps. Il a donc été proposé que les ajustements posturaux anticipateurs (APA) auraient pour effet de créer, dans le reste du corps, des forces d'inertie qui équilibreraient, le moment venu, les forces d'inertie dues au mouvement intentionnel, qui sont perturbatrices de l'équilibre postural. Dans la mesure où les APA sont programmés, il a été avancé l'hypothèse suivante : la programmation serait établie à partir d'une évaluation cognitive des effets perturbateurs que le mouvement volontaire projeté va avoir sur l'équilibre postural (Fig. 6).

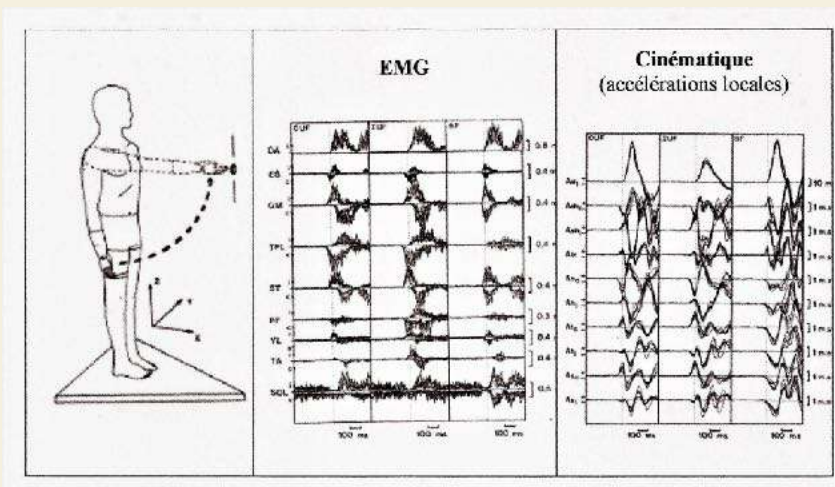


Fig. 6 : Activités des muscles des membres inférieurs et du bassin et accélérations locales associées au mouvement d'élévation du membre supérieur. Zattara et Bouisset, (1988).

Ces diverses propositions situent le cadre dans lequel les travaux expérimentaux de Simon Bouisset ont été menés. Ceux-ci s'appuient sur une méthodologie, qui est fondée sur la caractérisation biomécanique de la performance et l'enregistrement des phénomènes

électromyographiques et biomécaniques qui constituent les expressions périphériques du mouvement.

Ajustements posturaux et plan de coopération entre muscles posturaux et focaux associés à un effort isométrique de poussée en absence et en présence de fatigue.

La perturbation de l'équilibre du corps peut être statique, comme dans le port d'une charge, ou dynamique comme dans un mouvement de pointage. Dans le cas d'une perturbation dynamique, on peut supposer qu'elle ne puisse être compensée que par une contre-perturbation, dynamique également, et que la performance (vitesse ou force maximales, par exemple) doit être d'autant plus élevée que les segments posturaux sont plus accélérés. Si l'hypothèse de

la Capacité Posturo-Cinétique a une portée générale, elle devrait s'appliquer aussi à la montée de force isométrique au cours de laquelle la force exercée augmente à chaque instant.

C'est la catégorie d'activité motrice que se sont proposés d'appréhender à partir des années 1995, Simon Bouisset et Serge Le Bozec, avec pour perspective d'étudier la programmation des ajustements posturaux associés à un effort isométrique, en l'absence et en présence de fatigue. Ce thème de recherche a

nécessité la mise en place de divers moyens instrumentaux et a utilisé le siège capteur de force 3D mis au point au laboratoire et décrit dans la thèse de Lino (1995), qui permet la mesure des forces de réactions aux appuis et du déplacement du centre des pressions.

Les observations rapportées dans ce travail montrent que le corps est le siège de phénomènes posturaux dynamiques d'intensité croissante lors d'efforts isométriques d'intensité également croissante, et que la réduction de l'aire de contact a pour effet de favoriser la dynamique posturale, c'est à dire la Capacité Posturo-Cinétique et d'augmenter la performance.

D'un point de vue biomécanique, un acte moteur isométrique implique l'absence de mouvement focal au sens usuel du terme, c'est-à-dire de déplacement de la chaîne focale. Il correspond généralement, à un effort exercé par les membres supérieurs sur un objet fixe. La chaîne corporelle est, alors, fermée à ses deux extrémités : au niveau de l'objet et des appuis (Bouisset et al., 2002).

Gaughran et Dempster (1956) ont été les premiers à établir le bilan des forces extérieures au corps, et à montrer que la « force maximale volontaire synthétique », plus précisément, l'effort maximal qu'un sujet pouvait maintenir quelques secondes, en l'absence de fatigue était proportionnel à la distance horizontale qui séparait le centre de gravité du centre des pressions. Etant donné que la position du centre

de gravité variait peu dans les diverses postures considérées, l'action musculaire avait pour effet principal de déplacer le centre des pressions et donc de faire varier la force de poussée (Fig. 7). Ces considérations ont été confirmées lors de l'analyse de montée de force maximale effectuée au cours d'une tâche de poussée, c'est-à-dire durant un effort isométrique anisotonique. (Le Bozec et al 1996, 1997, 1999), Bouisset et Le Bozec 1999, 2002, Bouisset et al 2002).

Des phénomènes dynamiques sont donc systématiquement associés aux montées de force isométriques. La mobilité de la chaîne articulaire posturale renforce la Capacité Posturo-Cinétique, et favorise la performance, aussi bien en condition isométrique qu'en condition anisométrique.

Les analyses biomécaniques ont permis de mettre en évidence des phénomènes dynamiques posturaux eux-mêmes d'intensité croissante, en fonction de la force produite. Ils siégeaient sur l'ensemble de la chaîne posturale et provenaient de l'activité phasique des muscles posturaux et focaux (Le Bozec et Bouisset 2004, Le Bozec et al 1997, Kantor et al 2001).

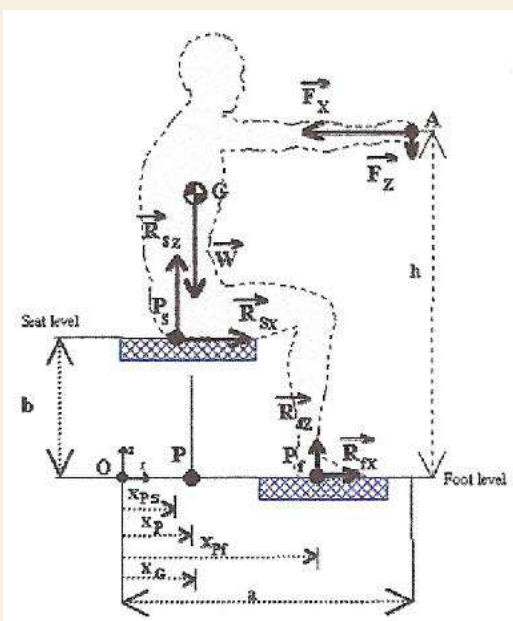


Fig. 7 : Modèle biomécanique de la poussée : Bouisset et al. (2002)

Forces extérieures au corps dues à un effort isométrique de poussée. Le siège est composé d'une assise et de deux demi repose-pieds réglables en hauteur et en profondeur (Bouisset et al. 2002). Les trois surfaces d'appui sont chacune instrumentées avec des capteurs de force tridimensionnels.

Composantes antéro-postérieure (R_{sx}) et verticale (R_{sz}) de la résultante des forces de réactions et coordonnée du centre des pressions le long de l'axe antéro-postérieur (X_{ps}) pour la plate-forme assise.

Composantes antéro-postérieure (R_{fx}) et verticale (R_{fz}) de la résultante des forces de réactions et coordonnée du centre des pressions le long de l'axe antéro-postérieur (X_{pf}) pour la plate-forme repose-pied.

Composantes antéro-postérieure (R_x) et verticale (R_z) de la résultante des forces, et coordonnée du centre des pressions le long de l'axe antéro-postérieur (X_p) pour l'ensemble des trois plate-formes.

h : hauteur du point d'application de la force F_x . - G : centre de gravité du corps.

W : poids du sujet - P : point d'application de R_z - O : origine des axes

$$m\ddot{x}_G = F_x + R_x \qquad m\ddot{z}_G = (R_z - W) + F_z$$

$$R_x = R_{sx} + R_{fx} \qquad R_z = R_{sz} + R_{fz}$$

$$X_p = X_{ps} + (R_{sz}/R_z) + X_{pf} (R_{fx}/R_z)$$

Un plan de coopération entre muscles focaux et muscles posturaux a été aussi mis en évidence lors de montées de force isométriques. La chronologie des activités musculaires est en faveur d'une mise en jeu disto-proximale progressant à partir des appuis podaux (Fig. 8). La diminution de l'appui ischio-fémoral, qui entraîne une augmentation du niveau d'excitation des muscles posturaux, se traduit par une force maximale de poussée plus importante. En conclusion, ces données montrent que les mêmes principes biomécaniques s'appliquent pour des efforts isométriques en présence ou en absence de fatigue. Ainsi, l'existence d'une dynamique anticipatrice se trouve attestée, et les ajustements posturaux suivent une gradation bien définie, même en présence de fatigue ou lors de l'adaptation respiratoire (Bouisset et al 2000,

2002), Bouisset et Le Bozec (2002), Le Bozec et Bouisset (2001, 2004), Le Bozec et al (2001, 2002), Kantor et al (2001). Par ailleurs, les résultats supportent le point de vue que le système nerveux central a la capacité d'adapter la dynamique posturale, en ajustant le rapport d'adhérence, en fonction du coefficient de frottement statique (COFs) et donc de contrôler le risque de glissement.

Ainsi, le rapport d'adhérence apparaît être une variable essentielle dans l'ajustement de la dynamique posturale avec une influence prioritaire par rapport aux effets engendrés par la réduction de l'aire de contact avec l'assise (Gaudez et al 2004, Bouisset et al 2006, Hamaoui et al 2007, Le Bozec et al 2008, Le Bozec et Bouisset 2009).

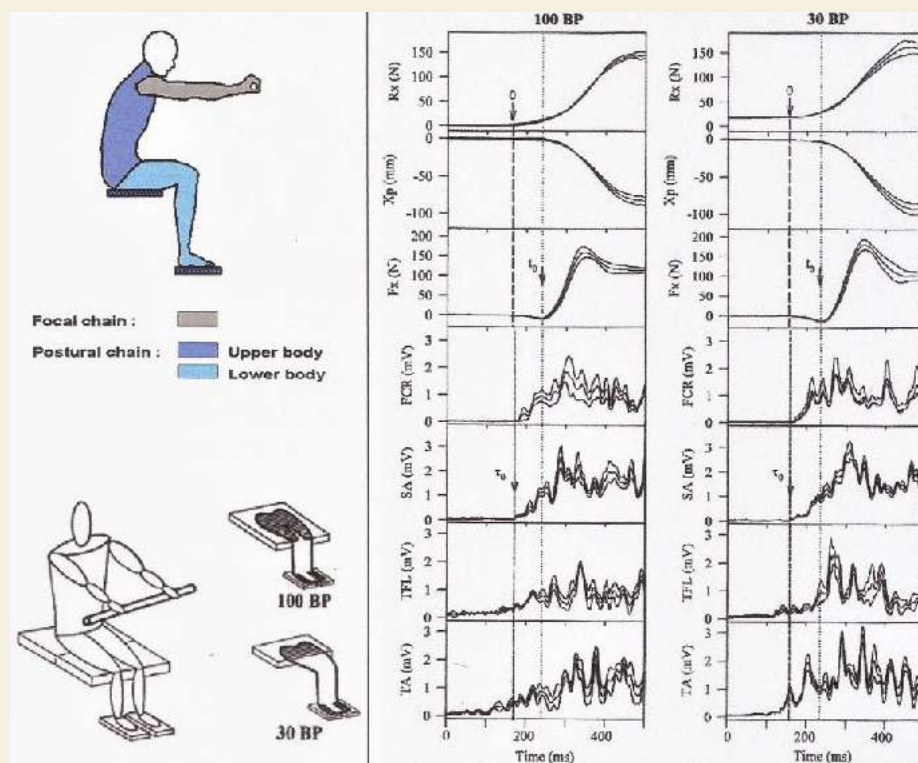


Fig. 8 : Activités EMG lors d'un effort isométrique maximal de poussée horizontale, exercé des deux mains sur une barre munie de capteurs de force. Deux conditions posturales ont été étudiées : 100% (100BP) et 30% (30BP) de la surface ischio-fémorale sont en contact avec l'assise (Le Bozec et Bouisset, 2004)

Les coordinations musculaires et les ajustements posturaux associés à l'initiation du premier pas ou à la locomotion.

Le mouvement qui consiste à se déplacer d'un endroit à un autre en marchant implique la participation de l'ensemble du corps, mettant ainsi en jeu un grand nombre de degrés de liberté du système et, par voie de conséquence, un nombre élevé de muscles impliqués dans les synergies qui sous-tendent les mouvements. Si marcher semble simple et facile (hors handicap), le mouvement de la marche correspond à un perpétuel état d'instabilité au cours duquel alternent des phases de perte et de rattrapage de l'équilibre. L'initiation de la marche correspond à la phase transitoire comprise entre deux états stables, la posture initiale et la marche stationnaire, période au cours de laquelle la synergie posturale s'efface et la synergie locomotrice se met en place, Brenière et Do (1987), Brenière et al. (1987), Do et al. (1991), Brenière (1996).

Il est maintenant acquis que pour créer les forces nécessaires à l'initiation du premier pas le système nerveux « se débrouille » pour créer un couple de déséquilibre par le jeu de décalage entre le centre de gravité (qui est très « inertielle ») et le centre de pression (point d'application des forces, point sans inertie). Pour créer les forces de progression vers l'avant, le sujet active les fléchisseurs dorsaux (Tibialis Anterior) qui font reculer le centre des pressions (la base posturale se rétrécit) créant un décalage entre centre des pressions et centre de gravité. Il en résulte alors un couple de déséquilibre vers l'avant. Le même principe concerne le passage de l'appui bipodal à unipodal. Pour se mettre sur le pied droit, le sujet fait déplacer le centre des pressions vers le pied gauche, le couple de déséquilibre sera dirigé vers la droite (le centre de gravité va se placer du côté du pied droit). Ces phénomènes se déroulent avant l'exécution du pas, et sont appelés Ajustements Posturaux Anticipateurs. Ajustements : parce que les caractéristiques de

ces phénomènes dépendent de celles du pas (vitesse, amplitude ...).

Depuis lors, un nouvel aspect de ces études a été développé, et porte sur les Ajustements Posturaux Consécutifs (CPA) qui se produisent après la fin d'un mouvement volontaire. Les CPA peuvent être considérés comme un moyen d'atteindre un nouvel équilibre postural « statique » dès que possible après le contact du pied, et d'obtenir une posture stable pour prévenir le risque de chute. Mémari et al. (2013), Fourcade et al (2018).

En conclusion, les coordinations musculaires dans ces deux activités primordiales que sont la posture et la locomotion mettent en jeu un nombre important de muscles, et s'inscrivent dans la continuité des nombreux travaux que Simon Bouisset a mené tout au long de sa carrière sur les ajustements posturaux. Les activités posturales comprennent le maintien d'une attitude corporelle donnée, mais aussi la stabilisation de celles-ci, c'est-à-dire le rétablissement de l'équilibre lors d'une perturbation, externe ou interne, comme l'exécution d'un mouvement intentionnel. Dans la locomotion, à l'activité alternante des membres inférieurs qui assurent la progression, s'ajoutent les nécessités de la stabilisation posturale, sollicitant l'activité des muscles du tronc et des membres supérieurs. Les travaux de Simon Bouisset sur la posture et les adaptations posturales font d'ailleurs référence dans le monde scientifique et en font un chercheur reconnu au niveau international.

Serge Le Bozec, PREM

Manh-Cuong Do, PREM

*Unité de recherche CIAMS
Université Paris-Saclay*



Yuan-Cheng Fung (1919-2019) - Shu Chien (1931-)

Chapitre 18 :

Deux pionniers de la biomécanique cellulaire : Yuan-Cheng Fung et Shu Chien

Préambule

La biomécanique cellulaire est une discipline récente qui s'est développée à l'initiative de plusieurs chercheurs mais il n'est pas facile de citer un seul pionnier dans cette aventure. En remontant aux années 60, on ne peut qu'être impressionné par les premiers travaux de S. Chien (92 ans) sur la viscosité du sang [1-3], qu'il relie à la forme et aux propriétés mécaniques des cellules individuelles, i.e. les globules rouges. Mais on ne saurait aborder ce thème sans parler du travail essentiel de Y. C. Fung (décédé à l'âge de 100 ans en 2019) qui a travaillé de longues années à faire le lien entre l'échelle cellulaire et l'échelle tissulaire, ceci illustré dans de nombreux ouvrages [4-5] et travaux de recherche. Plus récemment, E. Evans, D. Ingber ou J. Fredberg ont apporté des contributions importantes aussi bien portant sur la caractérisation que sur la modélisation en biomécanique cellulaire.

Introduction

Shu Chien est né à Beijing en 1931. Sa famille est de descendance royale et la plupart de ses parents ont eu des carrières importantes. Après avoir étudié à Beijing et Taïwan, S. Chien obtient un PhD en 1957 à Columbia University et un doctorat de médecine du NTU [6]. Il publie trois papiers fondamentaux dans la revue *Science* sur

la viscosité du sang. Ce travail est très original, car il explique les propriétés macroscopiques du sang (viscosité), avec un éclairage physique nouveau reposant sur la déformabilité des globules rouges (GRs), qui s'allongent, adhèrent et forment des rouleaux (agrégation) en fonction du gradient de cisaillement. En particulier, S. Chien propose une expérience originale pour mesurer la capacité des GRs [1,2] à se déformer au travers de capillaires (Fig. 1, tailles $\sim 2-7\mu\text{m}$, plus petits que le diamètre des érythrocytes $\sim 8\mu\text{m}$) : c'est une première en microfluidique ! En outre, S. Chien et ses collègues proposent une explication microscopique des effets non-Newtoniens (de viscosité) observés, en lien avec l'adhérence, l'agrégation et l'effet de la concentration en fibrinogène [3].

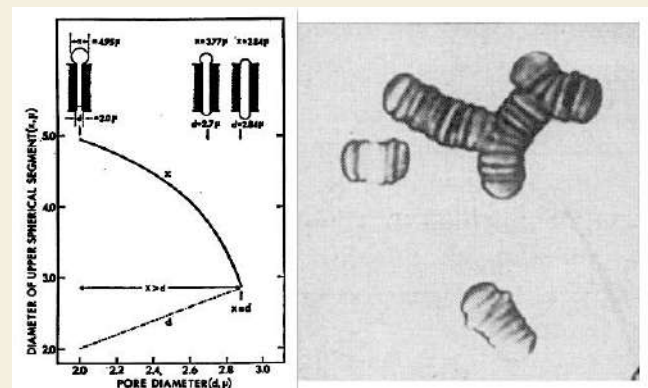


Figure 1. À gauche, filtration de GRs au travers de tamis de diamètres différents [1] et évolution de la dimension amont du GR en fonction du diamètre du pore (μm). À droite, agrégation de GRs avec formation de rouleaux [3].

En définitive, ce travail permet de montrer comment les propriétés à l'échelle microscopique peuvent se révéler essentielles pour la compréhension de phénomènes aux échelles supérieures.

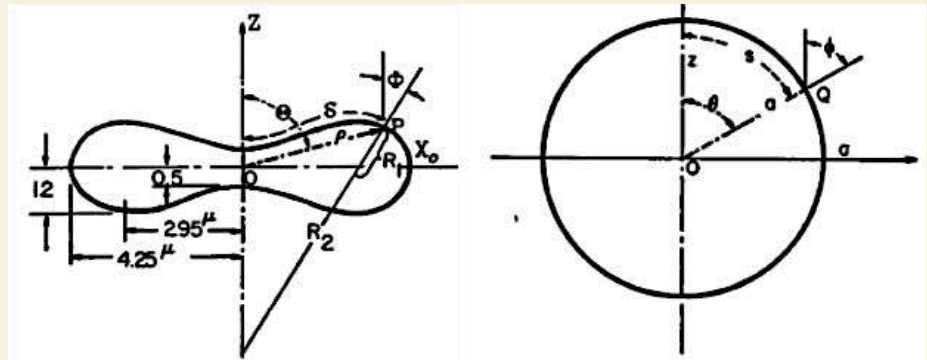


Figure 2. Modélisation du globule rouge, un fluide visqueux entouré d'une membrane 2D élastique dont la rigidité varie le long de la surface [7].

Par la suite S. Chien sera nommé Professeur de physiologie et biophysique à l'Université de Columbia. Il devient ensuite Professeur à l'Université de Californie à San Diego (UCSD) où il dirigera le département de Bioingénierie jusqu'en 2005. Il a reçu de nombreuses récompenses au cours de sa carrière (Chinese Academy, Academy of Sciences, USA, National Medal Of Science, The White House, Benjamin Franklin Medal in Mechanical Engineering, etc.)

Yuan-Cheng Fung est aussi un précurseur dans le domaine des approches biomécaniques pour le vivant. Né en 1919, il étudie à l'Université de Chine jusqu'en 1943. Puis il émigre aux Etats Unis où il obtient un PhD à Caltech en 1948 en aéronautique et mathématiques. Sa première carrière est en aéroélasticité, domaine auquel il se consacrera pendant 20 ans ! Pendant cette période, il écrit des ouvrages en mécanique des solides et des milieux continus. En 1958, il décide de se consacrer à la biomécanique qui est alors une science nouvelle. Quelques années plus tard, il initie en 1966 un programme en bioingénierie à l'université de Californie à San Diego (UCSD). Il se consacre alors à la circulation sanguine, et à la biomécanique des tissus vivants. Il est le précurseur de la modélisation rhéologique des globules rouges d'un point de vue continu, et il a notamment proposé des modélisations pertinentes du globule rouge en prenant en compte à la fois la membrane et la partie interne de la cellule, i.e. le cytoplasme (Fig. 2).

Dans les années 80, Y.-C. Fung a rédigé de nombreux ouvrages pionniers du domaine, qui sont aujourd'hui considérés comme des références [5-6], aussi bien par les biomécaniciens et physiciens que par les biologistes. Il part des propriétés microscopiques pour aller vers le continu, domaine de la mécanique qu'il maîtrise parfaitement. Dans la période plus récente, il s'est consacré à la compréhension des lois de croissance tissulaire et du processus de vieillissement.

Il a reçu de nombreuses récompenses ou a été élu dans des sociétés prestigieuses (Caltech, Jap. Society of Mechanical Eng., National Acad. Eng., Institute of Medicine 1991, Natl. Acad. Sci, 1992, Chinese Acad. Sci., Academia Sinica, Taïpe).

Si les travaux de S. Chien et Y.-C. Fung restent assez simples de part leurs applications aux GRs, il n'en reste pas moins qu'ils ont apporté des réponses essentielles en se plaçant à des échelles microniques, afin de mieux appréhender la mécanique à l'échelle cellulaire. Le concept de biomécanique cellulaire s'est ainsi développé constamment depuis cette époque, et au cours des 50 dernières années ; cela a aussi révélé que les approches multi-échelles - certes difficiles à mettre en œuvre - sont les seules qui permettent de faire émerger des mécanismes de

fonctionnement biologiques. Mais voyons tout d'abord comment ces travaux pionniers ont permis d'améliorer la compréhension du vivant et de stimuler de nouvelles approches.

Des globules rouges aux cellules eucaryotes

Les premiers travaux, comme indiqués précédemment, ont beaucoup porté sur le globule rouge, qui est l'objet cellulaire le plus facile à étudier. Cependant les cellules eucaryotes ne sont pas uniquement dotées d'une membrane entourant un fluide ; elles possèdent un noyau, un cytoplasme, des organites et tout un réseau de filaments interconnectés appelé cytosquelette. En outre, certaines protéines du cytoplasme sont capables de se lier à des protéines transmembranaires pour créer des sites adhésifs permettant aux cellules de se déplacer et/ou d'adhérer à d'autres cellules ou substrats. Néanmoins de nombreux travaux sont restés un temps focalisés sur les GRs, ce qui a permis de développer de nouvelles méthodes de mesures mécaniques. E. Evans a proposé d'utiliser des micropipettes [8] afin d'aspirer des GRs au travers d'une pipette au sein de laquelle la pression est contrôlée. Ainsi, des modèles basés sur les études de Y.-C. Fung ont pu être développés permettant d'améliorer le modèle du GR, par exemple en tenant compte du cytosquelette de spectrine sous-jacent. Ces études se sont développées ensuite dans le cadre d'autres cellules vivantes possédant un noyau, comme les globules blancs. Dans ce contexte, les modèles de capsules [9-10] ou vésicules, ainsi que le modèle de goutte composite (une enveloppe, la membrane entourant un cytoplasme visqueux et un noyau visqueux ou élastique) ont été proposés, afin d'améliorer les approches précédentes.

Dans les années 90, D.E. Ingber, à partir d'idées originales venant des structures en génie civil, propose de modéliser la cellule

grâce au modèle de ténacité, qui prend en compte les efforts internes de traction et de compression [11]. Cette étude sera importante car elle va permettre des développements en lien avec les nouvelles techniques émergentes de microscopie de fluorescence qui donnent accès aux divers filaments du cytosquelette (filaments d'actine, microtubules, filaments intermédiaires). C'est une illustration du fait que le changement d'échelle doit s'appuyer aussi sur ce qui se passe au niveau des nanostructures cellulaires. On descend encore d'une échelle.

Grâce aux différents modèles explicités ci-dessus, après ajustement expérimental des données mécaniques, on va pouvoir prédire la déformabilité des cellules en conditions physio-pathologiques : circulation, roulement des cellules circulantes tels les globules blancs ou les cellules tumorales [12], près de la paroi vasculaire, interactions cellule-paroi, transmigration, migration sur substrat 2D ou 3D dans un réseau de fibres, etc

La biomécanique cellulaire de nos jours

Bien sûr, les modèles décrivant les cellules ne sont pas parfaits, c'est pourquoi de nouvelles techniques instrumentales sont maintenant de plus en plus développées pour appréhender le comportement complexe cellulaire. Comme vu précédemment, certains éléments de la cellule ont un comportement élastique, visqueux, voire viscoélastique.

Dans cette optique, des expériences originales modernes ont été proposées : pinces optiques, pinces magnétiques, microfluidique, Microscopie à Force Atomique (AFM), microplaques, suivi de particules intracellulaire, pour les *mesures locales* sur cellules isolées [13]. Une des questions qui se pose est de savoir s'il faut tester une cellule isolée (en suspension dans un fluide) ou adhérente, ce qui donne parfois un comportement très différent.

De même, les propriétés mécaniques cellulaires dépendent de l'environnement car les cellules sont mécano-sensibles, il est donc primordial de tester des cellules sur (ou dans) un substrat proche de l'environnement réel : en effet, des myocytes ne réagissent pas de la même manière que des neurones au contact d'un substrat [14].

Dans ces expériences de mécanique cellulaire, une autre question importante qui se pose est de savoir quel est le niveau de contrainte à appliquer sur la cellule [15]. Ce niveau de contrainte/force dépend à la fois de la technique utilisée mais aussi du choix de la sonde mécanique utilisée, de sa taille et de sa rigidité. Le protocole expérimental de chargement mécanique est également très important.

Au niveau des *mesures globales*, les chambres d'écoulement, la rhéométrie, la magnétocytométrie, les systèmes d'étirement de substrat sont des méthodes qui portent sur le comportement d'un ensemble de cellules, permettant ensuite de moyenniser les comportements, ce qui est utile pour obtenir des données statistiques significatives.

Grâce à ces nouveaux outils, la mesure de la déformabilité proposée par S. Chien devient de plus en plus précise et les comportements étudiés (viscoélasticité, poroélasticité) deviennent accessibles pour comprendre les phénomènes physio-pathologiques, en particulier la migration cellulaire. Dans le cancer en particulier, la diminution des propriétés élastiques va de pair avec la malignité ou l'invasivité des cellules [16]. Outre ces études, le cytosquelette de la cellule est devenu le centre d'intérêt avec le développement de concepts visant l'activité cellulaire (acto-myosine), la stabilité des filaments cellulaires, la dynamique cellulaire, et J.J. Fredberg a proposé le concept de rhéologie vitreuse qui donne lieu à des comportements rhéologiques en loi puissance [17]. Les études ont largement porté sur les cellules en adhérence en 2D, et maintenant en 3D. La

mécano-transduction (conversion d'un signal mécanique en signal chimique et inversement) a aussi été mise en évidence. Quelques méthodes originales récentes en biomécanique cellulaire sont :

- la microscopie à force de traction (TFM) qui permet de mesurer les forces exercées par les cellules sur leur environnement [18], tel un substrat ou un milieu fibreux 3D. Elle trouve notamment beaucoup d'intérêt pour la compréhension des mécanismes en jeu dans la migration des fibroblastes ou des cellules musculaires [19].

- la mesure de l'adhésion cellule-cellule [20] et cellule-substrat par AFM et micropipettes. C'était aussi l'une des observations de Chien en 1967 qui a permis la compréhension du mécanisme de formation des rouleaux.

- la migration individuelle [21] ou collective [22] de cellules, utilisant les techniques de PIV (Vélocimétrie par Imagerie de Particules) modernes dans le contexte des déformations d'une monocouche de cellules (épithéliales par exemple).

- la compréhension des forces issues de mécanismes actifs, au niveau des cellules musculaires [23] et dans la dynamique de l'acto-myosine au cours de la migration cellulaire [24].

Ce sont donc ces nouvelles approches, qui aujourd'hui permettent d'étudier le comportement de la cellule dans un environnement complexe, grâce à des modèles biomécaniques, prenant en compte à la fois la complexité interne de la cellule, mais aussi les couplages avec les interfaces (matrice extra-cellulaire ou autres cellules).

Les applications aux échelles supérieures semblent maintenant possibles et s'orientent vers les modèles biologiques d'organoïdes, au sein desquels les propriétés mécaniques cellulaires jouent un rôle essentiel. Ici, un des enjeux reste encore de comprendre comment passer d'un système microscopique (la cellule) à un système

complexe macroscopique (le tissu), à l'instar de ce qu'a proposé Y.-C. Fung dans ses travaux pionniers.

Conclusion

La biomécanique cellulaire est omniprésente aujourd'hui. Les enjeux ont aussi beaucoup évolué grâce au développement de techniques avancées en microscopie de fluorescence (confocale, STED, etc.) ou rayonnements X, permettant le marquage et la reconnaissance des constituants cellulaires en 3D. Ceci donne des informations microscopiques précieuses permettant d'élaborer ou affiner des lois de comportement basées sur la réalité intracellulaire. Shu Chien et Yuan-Cheng Fung ont amené un éclairage essentiel qui a permis des avancées significatives, dont la plupart inspire encore les chercheurs en biomécanique cellulaire. Les progrès actuels laissent espérer que les nouveaux outils expérimentaux et de modélisation permettront encore de grands progrès, afin de mieux comprendre la dynamique spatio-temporelle cellulaire.

Références

- [1] Gregersen, M.I., Bryant, C.A., Hammerle, W. E., Usami, S. & Chien, S. Flow Characteristics of Human Erythrocytes through Polycarbonate Sieves, *Science*, **157**, 825-827 (1967)
- [2] Chien, S., Usami, S., Dellenback, R.J. & Gregersen, M.I. Blood viscosity: influence of erythrocyte deformation, *Science*, **157**, 827-829 (1967)
- [3] Chien, S., Usami, S., Dellenback, R.J., Gregersen, M.I., Nanninga, L.B. & Mason-Guest, M., Blood viscosity: influence of erythrocyte aggregation, *Science*, **157**, 829-831 (1967)
- [4] Fung Y.-C., *Biomechanics. Mechanical properties of living tissues*, 2nd Edition, Springer (1993)
- [5] Fung Y.-C., *Biomechanics. Circulation*, 2nd Edition, Springer (1996)
- [6] https://en.wikipedia.org/wiki/Shu_Chien
- [7] Fung Y.-C. & Tong. P., Theory of the sphering of red blood cells, *Biophys. J.* **8**, 175-198 (1968)
- [8] Evans, E. & Yeung, A., Apparent viscosity and cortical tension of blood granulocytes determined by micropipette aspiration, *Biophys. J.*, **56**, 151-160 (1989)
- [9] Secomb, T.W., Skalak, R., Ozkaya, N. & Gross, J.-F., Flow of axisymmetric red blood cells in narrow capillaries, *J. Fluid Mech.*, **163**, 405-423 (1986)
- [10] Barthès-Biesel, D. & Rallison, J.M. The time-dependent deformation of a capsule freely suspended in a linear shear flow, *J. Fluid Mech.*, **113**, 251-267 (1981)
- [11] Ingber, D.E., Cellular tensigrity: defining new rules of biological design that govern the cytoskeleton, *J. Cell Sci.* **104**, 613-627 (1993)
- [12] Dembo, M., Torney, D.C., Saxman, K.D. The reaction-limited kinetics of membrane-to-surface adhesion and detachment, *Proc. R. Soc. Lond. B*, **234**, 55-83 (1988)
- [13] Verdier, C., Rheological properties of living materials. From cells to tissues. *J. Theor. Medicine*, **5**, 67-91 (2003)
- [14] Discher, D.E., Janmey, P., Wang, Y.-L., Tissue cells feel and respond to the stiffness of their substrate. *Science*, **310**, 1139-1143 (2005)
- [15] Laurent V.M., Hénon S., Planus E., Fodil R., Balland M., Isabey D. & Gallet F., Assessment of mechanical properties of adherent living cells by bead micromanipulation: comparison of magnetic twisting cytometry vs optical tweezers. *J Biomech Eng.*, **124**, 408-421 (2002)
- [16] Lekka, M., Laidler, P., Gil, D., Lekki, J., Stachura, Z. & Hryniewicz, A.Z. Elasticity of normal and cancerous human bladder cells studied by scanning force microscopy. *Eur. Biophys. J.* **28**, 312-316 (1999).

- [17] Bursac, P., Lenormand, G., Fabry, B., Oliver, M., Weitz, D.A., Viasnoff, V., Butler, J.P. & Fredberg J.J., Cytoskeletal remodelling and slow dynamics in the living cell. *Nat. Mater.*, **4**, 557-561 (2005)
- [18] Dembo, M., Wang Y. L. Stresses at the cell-to-substrate interface during locomotion of fibroblasts. *Biophys J.*, **76**, 2307-2316 (1999)
- [19] Tracqui, P., Ohayon, J. & Boudou, T. Theoretical analysis of the adaptive contractile behaviour of a single cardiomyocyte cultured on elastic substrates with varying stiffness. *J. Theor. Biol.*, **255**, 92-105 (2008)
- [20] Benoit, M., Gabriel, D., Gerisch, G. & Gaub, H.E. Discrete interactions in cell adhesion measured by single-molecule force spectroscopy. *Nat. Cell Biol.*, **2**, 313-317 (2000)
- [21] Di Milla, P.A., Barbee, K. & Lauffenburger, D.A. Mathematical model for the effects of adhesion and mechanics on cell speed. *Biophys. J.*, **60**, 15-37 (1991)
- [22] Petitjean, L., Reffay, M., Grasland-Mongrain, E., Poujade, M., Ladoux, B., Buguin, A. & Silberzan P. Velocity fields in a collectively migrating epithelium. *Biophys. J.*, **98**, 1790-1800 (2010)
- [23] Harris, D.E. & Warshaw, D.M., Length vs. Active force relationship in single isolated smooth muscle cells, *Am. J. Physiol.*, **29**, C1104-C1112 (1991)
- [24] Pollard, T.D., Borisy, G.G. Cellular motility driven by assembly and disassembly of actin filaments. *Cell*, **112**, 453-465 (2003)

Claude VERDIER* (DR CNRS)

claud.verdier@univ-grenoble-alpes.fr

Valérie M. LAURENT* (MCF UGA)

valerie.laurent@univ-grenoble-alpes.fr

*Equipe Migration des Cellules en Milieu Complexe (MC2), Laboratoire Interdisciplinaire de Physique, UMR 5588, 140 rue de la physique, 38400 Saint Martin d'Hères



*Le cœur et ses vaisseaux
par Léonard de Vinci*

Le système cardiovasculaire a pour fonction de transporter le sang pour acheminer l'oxygène, les nutriments, les hormones et d'autres substances essentielles, vers les différentes parties du corps. Il se charge également d'éliminer les déchets métaboliques et le dioxyde de carbone. Le système cardiovasculaire comprend trois composants principaux : le cœur, les vaisseaux sanguins et le sang. Le cœur, la pompe centrale du système cardiovasculaire, propulse le sang dans tout le corps en le faisant circuler dans les vaisseaux sanguins. Ces derniers forment un réseau en boucle qui transportent le sang du cœur vers les poumons et les tissus du corps, et le ramènent au cœur. Ils se divisent en artères et en veines, ainsi qu'en capillaires, de minuscules vaisseaux sanguins au niveau desquels se font les échanges de substances entre le sang et les tissus cellulaires. Le sang est composé de cellules (globules rouges, globules blancs et plaquettes) et de plasma (un liquide contenant de l'eau, des électrolytes, des nutriments, des hormones et d'autres composés). Il transporte l'oxygène des poumons et les nutriments des organes digestifs vers les tissus, et joue un rôle crucial dans la régulation de la température corporelle, l'immunité, et la coagulation. L'exploration du système cardiovasculaire s'est étalée sur plusieurs siècles durant lesquels quelques pionniers ont tracé la voie de la biomécanique cardiovasculaire

Chapitre 19 : **La biomécanique cardiovasculaire de l'Antiquité à l'ère moderne**

moderne. Cette quête de compréhension a connu des avancées majeures avec l'avènement de trois approches méthodologiques : la dissection, la microscopie, et la mécanique.

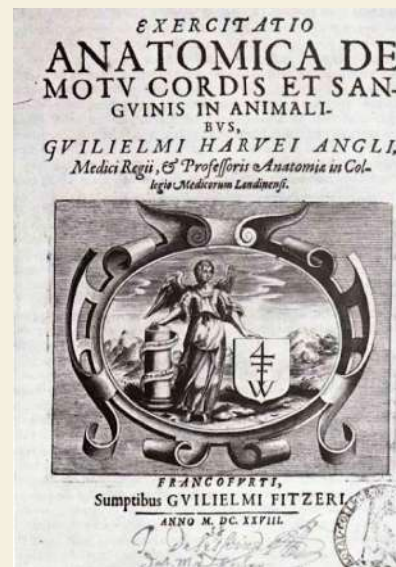
L'Ère de la Dissection, de l'Antiquité à la Renaissance

La dissection, en tant que méthode d'exploration anatomique, a joué un rôle essentiel dans les premières découvertes majeures sur le fonctionnement du système cardiovasculaire. La pratique de la dissection humaine remonte à l'Antiquité. Les Égyptiens, les Grecs et les Romains ont tous pratiqué la dissection humaine, bien que de façon limitée, contraints qu'ils étaient par des interdits religieux ou culturels. Les Égyptiens de l'Antiquité utilisaient la dissection dans le cadre de leur processus d'embaumement, une pratique qui visait à préserver les corps des défunts pour l'au-delà. Ils ont développé une connaissance considérable de l'anatomie humaine grâce à cette pratique. Les Grecs anciens, tels que **Hippocrate** et **Aristote**, ont également réalisé des dissections animales pour mieux comprendre l'anatomie. La dissection humaine était moins courante chez les Grecs en raison d'anciens tabous qui entouraient le traitement des cadavres dans la plupart des villes, à l'exception d'Alexandrie dont l'école était réputée pour la dissection de corps humains.

Bénéficiant de cette rupture idéologique, le médecin grec **Hérophile** (vers 325-vers 255 av. J.-C.) réussit à différencier les veines des artères du système circulatoire et comprit que le pouls est un phénomène physiologique associé à la contraction et à la dilatation des artères. Cependant, c'est son contemporain **Érasistrate** (vers 310-vers 250 av. J.-C.) qui établit le lien avec les battements cardiaques, après avoir identifié la fonction du cœur de diffuser le « pneuma » dans le corps via les artères [Wilson LG. *Erasistratus, Galen, and the "Pneuma"*. Bulletin of the History of Medicine. 1959;33:293-314]. Le « pneuma » est lié étymologiquement à sa racine grecque qui signifie « respirer » ou « souffler ». Il signifie « air en mouvement », ou « souffle » dans le sens de quelque chose nécessaire à la vie (*Oxford Classical Dictionary*). Contrairement au système cardiovasculaire d'Érasistrate, les artères de celui de **Galien** (129-216) contiennent du sang, pas seulement de l'air. Galien a également expliqué que le sang dans les artères arrive directement du ventricule droit vers le gauche, à travers des pores invisibles dans le cœur. Cela signifie qu'il n'existe pas de circuit pulmonaire.

Jusqu'à la Renaissance, les connaissances sur le cœur étaient principalement fondées sur les nombreux écrits de Galien. Sa doctrine, le galiénisme, domina la pensée médicale et l'anatomie galénique a été largement acceptée pendant des siècles. Grand polymathe de la Renaissance, **Léonard de Vinci** (1452-1512) a été l'un des premiers Occidentaux à s'opposer aux dogmes de Galien. Contrairement à celui-ci, Léonard de Vinci considère les oreillettes comme des chambres cardiaques. Il illustre ses observations par des dessins anatomiques, de grande précision, du cœur et de ses valves. Toutefois, de Vinci reste influencé par la thèse galénique qui stipule que le sang passe du cœur droit au gauche ; il y dessine des pores invisibles permettant le passage du sang du ventricule droit

au ventricule gauche. C'est au médecin flamand **André Vésale** (1514-1564) que revient la démonstration de l'imperméabilité du septum cardiaque. Ses analyses ont jeté les bases de la redécouverte de la circulation pulmonaire (bien après **Ibn Al Nafis** du XIIIème siècle, cf. Chapitre *Débuts de l'Histoire*) par son collègue padouan **Realdo Colombo** en 1559, et de la découverte ultérieure de la circulation systémique par William Harvey au siècle suivant.



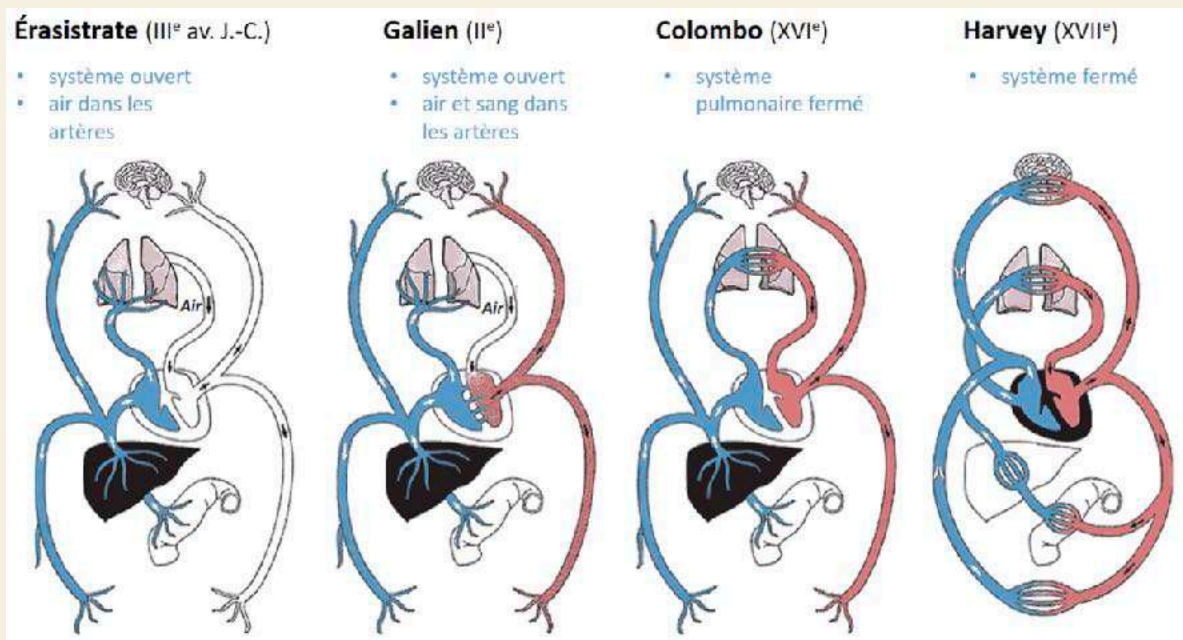
L'ouvrage du médecin anglais William Harvey (1578-1657), « *Exercitatio Anatomica de Motu Cordis et Sanguinis in Animalibus* » (*Exercice anatomique sur le mouvement du cœur et du sang chez les animaux*), publié pour la première fois en 1628, a révolutionné la compréhension de la circulation sanguine. [Traduction anglaise et annotée : <https://www.biodiversitylibrary.org/item/28796#page/1/mode/1up>]

William Harvey (1578-1657) remet totalement en question le dogme galénique du cœur et de la circulation. Influencé par la rigueur logique Galiléenne, il utilisa une méthode scientifique minutieuse, appuyée par des formulations d'hypothèses issues de ses observations et validées par des expériences répétitives et ciblées. En ce sens, il fut le précurseur de la physiologie moderne [Schultz SG. *William Harvey and the circulation of the blood: the birth of a scientific revolution and modern physiology*. *Physiology*. 2002;17:175-80].

Il a fourni une analyse détaillée de la circulation sanguine, qu'il a décrite dans son ouvrage de référence *Exercitatio Anatomica de Motu Cordis et Sanguinis in Animalibus*, publié en 1628. Dans son œuvre monographique, Harvey fait une contribution significative en avançant l'idée fondamentale que le sang circule dans un circuit fermé. Il unifie les systèmes artériel et veineux, créant alors un nouveau paradigme, et fournit une explication mécanique de l'activité cardiaque en comparant le cœur à une pompe qui propulse le sang. Sans microscope, Harvey ne put néanmoins observer les capillaires qui relient les deux réseaux. Il conclut que le sang se diffusait dans la chair, puis était réabsorbé par les veines. C'est en 1661, quatre ans après la mort de William Harvey, que Marcello Malpighi, aidé de la microscopie, observa que le sang se déplace dans les capillaires et fournit ainsi le chaînon manquant de la preuve de la circulation sanguine apportée par Harvey.

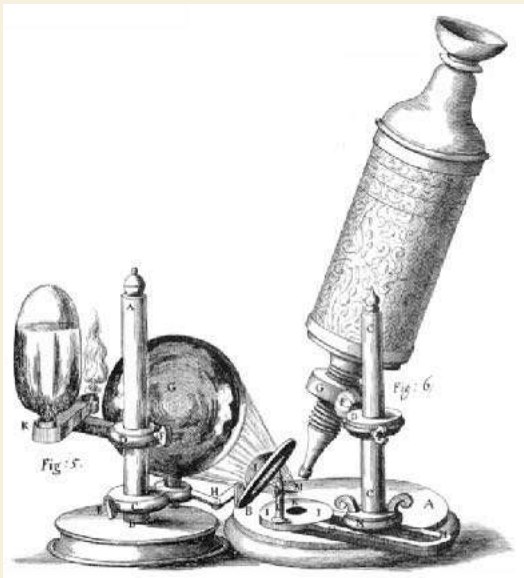
Apport de la microscopie de la Renaissance à nos jours

Un microscope est un instrument essentiel pour observer des objets trop petits pour être vus à l'œil nu, particulièrement en biologie et médecine. En particulier, la microscopie optique utilise des lentilles pour récupérer des images d'objets éclairés par une source lumineuse. La lentille de Nimrud, également connue sous le nom de lentille de Layard, pourrait être le plus ancien dispositif optique grossissant [https://fr.wikipedia.org/wiki/Lentille_de_Nimrud]. Cette lentille de quartz incolore aurait été réalisée entre le 1er millénaire av. J.-C. et le VII^{ème} siècle av. J.-C. Mais c'est à la fin du XVI^{ème} siècle et à partir du XVII^{ème} que débute l'ère de la microscopie [Bradbury S. *The evolution of the microscope*. Revised edition. 368 p. Elsevier, 2014].



Évolution du système cardiovasculaire de l'Antiquité à la Renaissance. *Érasistrate pensait que les artères et les veines étaient distinctes, les veines transportant le sang et les artères transportant de l'air. Galien a montré que les artères contiennent en réalité du sang. Colombo a décrit le circuit pulmonaire mais a maintenu que le foie restait la source de la circulation. Harvey a découvert que le sang circule dans tout le corps grâce au mécanisme cardiaque, mettant fin à la notion d'un circuit ouvert.* (Aird WC. *Discovery of the cardiovascular system: from Galen to William Harvey*. Journal of Thrombosis and Haemostasis. 2011;9:118-29.)

C'est aux hollandais Janssen que reviendrait la première fabrication du microscope composé, à deux lentilles, en 1595. Un autre prétendant au titre d'inventeur du microscope est Galilée qui a développé, en 1609, l'*occholino*, un microscope composé d'une lentille convexe et d'une autre concave. Cet instrument novateur offre une perspective inédite sur le monde du vivant, permettant une étude approfondie de l'anatomie et de la métamorphose des insectes, de la structure des végétaux, et la découverte de microorganismes et d'organes microscopiques.



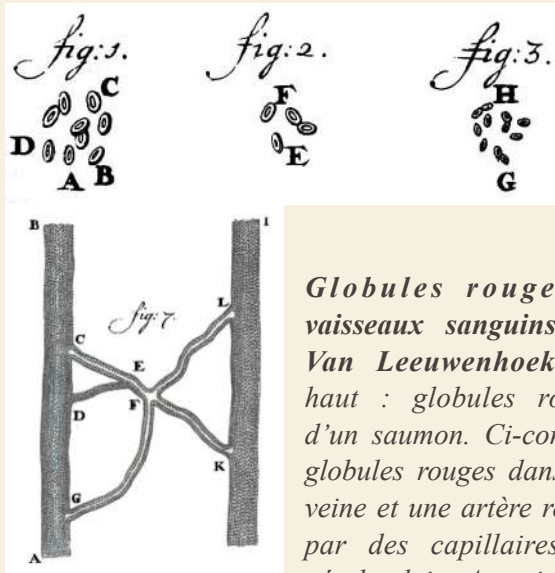
Microscope de Robert Hooke. Une planche de son ouvrage « Micrographia », publié en 1665, premier livre avec illustrations d'insectes et de plantes tels qu'ils apparaissent à travers un microscope.

Parmi les précurseurs de l'utilisation du microscope, **Marcello Malpighi** (1628-1694), médecin et biologiste italien, est considéré comme le fondateur de l'anatomie microscopique (histologie). Il a notamment établi des corrélations entre des maladies et des changements anatomiques macroscopiques et microscopiques, jetant ainsi les fondements de la physiopathologie moderne. En 1661, il observa pour la première fois le sang circulant à travers un réseau de petits tubes à la surface du poumon et dans la vessie de la grenouille. Il émit

l'hypothèse que ces capillaires représentaient le lien entre les artères et les veines, permettant ainsi au sang de retourner vers le cœur. Cela complétait la théorie sur la circulation sanguine initialement avancée par William Harvey. Cinq ans plus tard, son ouvrage intitulé « *De polypo cordis* » (1666) constitue une contribution significative à la compréhension du sang, de sa composition et de sa coagulation [Forrester JM. *Malpighi's De polypo cordis: an annotated translation*. Med Hist. 1995;39:477-92]. Dans cette monographie, les globules rouges ne sont mentionnés que fortuitement, Malpighi n'en donnant aucune illustration et ne caractérisant ni leur taille ni leur forme. Le Néerlandais **Jan Swammerdam** (1637-1680) est quant à lui crédité de la description de « globules rougeâtres ». Cependant, Swammerdam ne fit que mentionner leur présence dans le sang et douta que les vaisseaux sanguins puissent en contenir [Davis IM. "Round, red globules floating in a crystalline fluid"—Antoni van Leeuwenhoek's observations of red blood cells and hemocytes. *Micron*. 2022;157:103249].

C'est à un autre microscopiste néerlandais, **Antonie van Leeuwenhoek** (1632-1723), que l'on doit les premières descriptions détaillées des globules rouges autour de 1675. Il en décrivit notamment la taille et la forme biconcave. Contrairement à Malpighi et Swammerdam dont les observations furent succinctes et incomplètes, celles de van Leeuwenhoek ont couvert une grande partie de sa vie. Ses descriptions surpassaient celles de ses contemporains en raison de son expertise, qu'il garda secrètement, dans la fabrication de lentilles de haute qualité et de grossissement inégalé, lui permettant d'observer des détails de l'ordre du micromètre. Après cet avènement des microscopistes, il apparut que le sang est une suspension très concentrée de globules rouges (45% en volume) qui déterminent ses propriétés rhéologiques. Il s'est écoulé plus de 150 ans avant que ne soient identifiés les globules blancs, beaucoup moins fréquents. Van Leeuwenhoek les avait observés

en utilisant ses microscopes monoculaires, mais ne les avait pas reconnus comme une catégorie distincte.

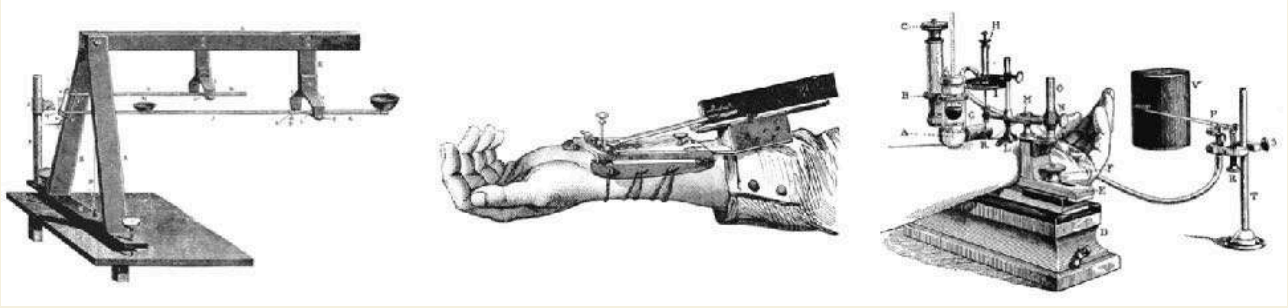


Globules rouges et vaisseaux sanguins par Van Leeuwenhoek. En haut : globules rouges d'un saumon. Ci-contre : globules rouges dans une veine et une artère reliées par des capillaires. Le néerlandais Antonie van

Leeuwenhoek (1632-1723) a construit ses propres microscopes et a pu étudier le monde microscopique avec bien plus de détails que ses contemporains. Images extraites de la Lettre 128 adressée à Hans Sloane (9 juillet 1700). (Source : Digitale Bibliotheek voor de Nederlandse Letteren, https://www.dbnl.org/tekst/leeu027alle13_01/leeu027alle13_01_0011.php.)

Après l'apport de la dissection et de la microscopie, l'histoire de la biomécanique cardiovasculaire a connu un nouvel essor sous l'influence de la doctrine mécaniste chère à René Descartes (XVII^{ème} siècle). C'est essentiellement à partir du XIX^{ème} siècle que le mécanisme cartésien imprime son empreinte sur la médecine. La médecine mécaniste connaît alors un essor marqué, en affirmant sa capacité à décrypter la complexité du corps humain de la même manière qu'on analyse le fonctionnement d'une machine. Une ère moderne s'ouvre avec l'application de la mécanique et des mathématiques à l'étude du système circulatoire. Au-delà de la simple observation, le système cardiovasculaire et sa pompe cardiaque sont mesurés, quantifiés et modélisés, pour en affiner sa compréhension.

Le prêtre anglican et scientifique britannique **Stephen Hales** (1677-1761) reporta, en 1733, dans ses « *Statical Essays containing Hæmastatics* » [<https://www.biodiversitylibrary.org/item/188045>], les premières mesures de la pression sanguine artérielle, sur une jument, à l'aide d'un tube de verre de plus de deux mètres [Booth J. *A short history of blood pressure measurement*. Proc. Roy. Soc. Med. 1977:793-799]. Dans cet ouvrage, Hales s'est également penché sur plusieurs questions relatives à l'écoulement cardiovasculaire. Il a notamment souligné le rôle important joué par les vaisseaux périphériques dans le maintien de la pression sanguine. La prochaine avancée significative dans l'étude de la circulation est survenue au siècle suivant, lorsque le physicien et médecin français **Jean-Léonard-Marie Poiseuille** (1797-1869) a présenté son « hémodynamomètre » dans sa thèse de doctorat en médecine soutenue en 1828 [https://archive.org/details/BIUSante_TPAR1828x166]. Poiseuille a répété certaines des expériences de pression sanguine de Hales, mais en utilisant un manomètre au mercure comportant un liquide anticoagulant pour assurer la connexion avec le sang artériel. À l'aide de cet instrument, il a en outre démontré que la pression sanguine augmente et diminue pendant l'expiration et l'inspiration. C'est à la fin du XIX^{ème} siècle qu'il devint possible d'enregistrer graphiquement, et de manière non intrusive, les variations du pouls avec l'invention du sphygmographe – le terme grec « *sphygmos* » signifie « pouls » – par le médecin allemand **Karl von Vierordt** (1818-1884) en 1854. L'instrument médical conçu par von Vierordt utilisait un système de leviers pour amplifier le pouls radial. Le sphygmographe a connu par la suite de nombreuses versions, dont celle du médecin et inventeur français **Étienne-Jules Marey** (1830-1904) qui s'adonna ensuite à l'étude biomécanique du mouvement par la chronophotographie (cf. chapitre intitulé *La locomotion du cheval*), ainsi que les appareils



Sphygmographes. Comparativement aux techniques antérieures qui nécessitaient l'insertion d'un tube dans une artère pour mesurer la pression sanguine, le sphygmographe inventé par Karl von Vierordt en 1854 a permis de suivre le pouls humain de manière non invasive. De gauche à droite : Karl von Vierordt (1854), Étienne-Jules Marey (1859), Samuel von Basch (1880). (Sources : 1) Major RH. Karl Vierordt. *Annals of Medical History*. 1938;10:463. 2) Barnett R. Hypertension. *Lancet*. 2017;389:2365. 3) Soto-Perez-de-Celis E. Karl Samuel Ritter von Basch: the sphygmomanometer and the Empire. *Journal of Hypertension*. 2007;25:1507.)

des médecins autrichien **Samuel von Basch** (1837-1905) et italien **Scipione Riva-Rocci** (1863-1937). Ces versions, beaucoup plus précises que les dispositifs précédents, sont considérées comme les ancêtres du sphygmomanomètre moderne [Major RH. *The history of taking the blood pressure*. *Annals of Medical History*. 1930;2:47].

L'ère moderne des modèles mécaniques et mathématiques

Parallèlement au développement d'appareils médicaux permettant de mesurer la pression artérielle, certains physiologistes se sont intéressés à l'étude du fonctionnement de la pompe cardiaque responsable de cette pression. C'est ainsi que fut proposée la loi dite de Frank-Starling décrivant la contraction cardiaque. Celle-ci indique que plus les fibres musculaires cardiaques sont étirées, en raison d'un retour veineux accru, plus le cœur se contracte avec force. Elle relie ainsi la diastole et la systole, c'est-à-dire le remplissage cardiaque et l'éjection sanguine, et contribue à réguler le débit cardiaque pour répondre aux besoins changeants du corps. La loi de Frank-Starling tire ses racines de résultats alors connus sur les muscles squelettiques [Katz AM. *Ernest Henry Starling, his*

predecessors, and the "Law of the Heart". *Circulation*. 2002;106:2986-92], ainsi que de travaux du physiologiste italien **Dario Maestrini** (1886-1975) qui formula sa loi « *legge del cuore* » après avoir mené des expériences sur la longueur et le fonctionnement des fibres cardiaques [Maestrini D. *The law of the heart in biology and clinical medicine*. Minerva Medica. 1951;42:857-864]. La loi cardiaque de Frank-Starling doit son nom aux physiologistes allemand et britannique **Otto Frank** (1865-1944) et **Ernest Henry Starling** (1866-1927). Bien que les travaux de Frank aient précédé ceux, indépendants, de Starling, les deux sont crédités d'avoir jeté les bases de cette loi. La loi de Frank-Starling peut être considérée comme la première loi de comportement mécanique du cœur, valable pour un myocarde sain et dans certaines limites physiologiques.

Otto Frank s'est également penché sur le couplage cœur – artères. Il a étudié les concepts de base de la pulsation artérielle et de la propagation de l'onde de pression et a formulé une relation mathématique entre sa vitesse et la rigidité des artères [Middeke M. *The pioneer in hemodynamics and pulse-wave analysis, Otto Frank*. *Journal of the American Society of Hypertension*. 2016;10:290-6]. En 1899, Frank a aussi perfectionné le concept de l'effet Windkessel en fournissant une base mathématique. L'effet Windkessel, nommé d'après le terme allemand

signifiant « chambre à air », fait référence au phénomène physiologique par lequel les grosses artères, telle que l'aorte, stockent et régulent le flux sanguin afin de maintenir une pression artérielle relativement constante malgré les pulsations du cœur [Sagawa K. *Translation of Otto Frank's paper "The basic shape of the arterial pulse. First treatise: mathematical analysis"*. J. Mol. Cell. Cardiol. 1990; 22:253-277]. Le modèle d'Otto Frank est parfois appelé Windkessel à deux éléments pour le distinguer des modèles Windkessel plus élaborés. Dans un même registre hémodynamique, le mathématicien et informaticien britannique **John Ronald Womersley** (1907-1958) explicita la théorie des écoulements pulsés dans des tubes cylindriques rigides [Womersley JR. *Method for the calculation of velocity, rate of flow and viscous drag in arteries when the pressure gradient is known*. The Journal of Physiology 1955;127:553] et élastiques [Womersley JR. *An elastic tube theory of pulse transmission and oscillatory flow in mammalian arteries*. Wright Air Development Center, 1957]. Il décrivit, dans son article de 1955, un paramètre sans dimension reliant la fréquence d'un écoulement pulsé aux forces visqueuses, paramètre aujourd'hui nommé « nombre de Womersley ». Ces modèles ou leurs variantes sont aujourd'hui couramment couplés à des simulations de flux sanguins localisés, par volumes finis par exemple, pour définir des conditions aux limites ou initiales appropriées. Ces simulations requièrent, dans nombre de cas, de modéliser correctement le comportement dynamique du sang, notamment sa viscosité.

Le médecin suédois **Robin Fåhræus** (1888-1968) fut l'un des pionniers de la rhéologie sanguine. Fåhræus et son assistant et compatriote **Torsten Lindqvist** (1906-2007) ont entrepris des expériences d'écoulements sanguins dans des tubes en verre de très petit diamètre. Ils ont découvert, en 1931, que la viscosité relative du sang diminuait lorsque le diamètre du vaisseau était inférieur à 0,3 mm [Fåhræus R, Lindqvist T. *The viscosity of the blood in narrow capillary tubes*. Am J Physiol 1931;96:562-568].



Les physiologistes allemand Otto Frank (en haut à gauche) et britannique Ernest Henry Starling (en haut à droite) ont relié le volume de fin de diastole et le volume d'éjection, relation connue sous le nom de loi de Frank-Starling. Le médecin suédois Robin Fåhræus (en bas à gauche) est l'un des pionniers de l'hémorhéologie, avec la loi de Fåhræus-Lindqvist. Le mathématicien et informaticien britannique John Ronald Womersley (en bas à droite) décrivit mathématiquement les écoulements pulsés dans les artères.

(Sources : 1) doi : 10.1055/s-0032-1327362, 2) <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=32524608>, 3) <https://digitaltmuseum.se/011014030761/professor-robin-fahraeus-i-hemmet-uppsala-maj-1952>, 4) doi : DOI:10.1109/MAHC.2014.25)

La résistance à l'écoulement du sang dans les artérioles est par conséquent moindre que ce qui serait observé si celui-ci suivait la loi de Poiseuille. Ce phénomène de dépendance au diamètre du vaisseau est dû à la concentration plus élevée des érythrocytes vers le centre du vaisseau, laissant une zone plasmatique, dépourvue de globules rouges, près des parois.

Cet effet est désormais connu sous le nom de « Fåhræus-Lindqvist ». Près de 250 ans après l'observation détaillée des globules rouges par Antonie van Leeuwenhoek, l'hémorhéologie, essentiellement dictée par le comportement de ces globules, voit ainsi le jour.

L'hémorhéologie vise à élucider la biomécanique circulatoire sanguine dans notre organisme. Elle explore les interactions entre le sang et les vaisseaux sanguins, et analyse comment la forme, les contacts, et le déplacement des cellules sanguines peuvent affecter ces processus. Cette discipline allie ainsi les interactions biomécaniques à des niveaux microscopique et macroscopique. Elle revêt une importance cruciale dans la compréhension de divers aspects des maladies cardiovasculaires et de certains troubles liés à la circulation sanguine.

Les pionniers de la biomécanique cardiovasculaire mentionnés dans ce chapitre ont contribué à notre compréhension des mécanismes qui régissent le fonctionnement du système circulatoire. En explorant les échelles microscopiques à macroscopiques, ils ont posé les bases essentielles de nos connaissances actuelles et ouvert la voie à des avancées significatives en médecine et en recherche cardiovasculaires. Cette diversité d'approches, alliant la finesse de l'observation expérimentale à la compréhension théorique des phénomènes, continue d'inspirer et de guider les chercheurs et les praticiens.

Damien GARCIA
Chercheur INSERM
CREATIS - INSA
Villeurbanne