

L'erreur méréologique en neuroscience : de l'antiquité à nos jours

*Histoire des personnages qui ont façonné la compréhension
de l'action intégrative du système nerveux
— de l'Égypte pharaonique aux neurosciences contemporaines —*

Revue de littérature

Document source principal :

*M. R. Bennett et P. M. S. Hacker,
« The motor system in neuroscience: a history and analysis of conceptual developments »,
Progress in Neurobiology, 2002*

Rédaction de la revue en français : Mr Eugenio VALENTE.

Directeur Scientifique de Bionic France et Directeur d'édition de Bionic Academy

BIONIC Academy

8 septembre 2026

Résumé

Ce rapport reconstitue, personnage par personnage, l'histoire de la réflexion sur l'action intégrative du système nerveux et la naissance de la neurobiologie et des neurosciences modernes.

Il prend pour trame l'essai de M. R. Bennett et P. M. S. Hacker consacré au système moteur dans les neurosciences [1], dont il suit fidèlement le développement — d'Aristote à Sherrington, à ses contemporains et à ses élèves — et qu'il enrichit de deux façons.

D'une part, il remonte en amont d'Aristote, jusqu'au papyrus Edwin Smith, à Alcméon de Crotone et à la tradition hippocratique, et en aval de 1950, périodes absentes de l'essai source.

D'autre part, il restitue pour chaque acteur une notice de vie et d'œuvre appuyée sur des sources académiques vérifiables, et comble certains chaînons manquants, en particulier l'école d'Alexandrie (Hérophile et Érasistrate) et la première mesure de l'activité électrique cérébrale (Caton, Beck, Berger).

Soixante-cinq personnages sont ainsi présentés, des plus décisifs — Aristote, Galien, Némésius, Descartes, Willis, Marshall Hall, Broca, Sherrington — aux figures secondaires qui ont néanmoins déplacé la question.

Le rapport se déploie en trois temps : un rappel historique détaillé, un état de la situation actuelle, puis les évolutions prévisibles.

Il montre que la question posée par Aristote — de quoi, exactement, la perception, la mémoire et la volonté sont-elles les attributs ? — n'a jamais été résolue mais seulement déplacée : des ventricules à l'esprit immatériel, puis de l'esprit au cerveau.

La conclusion relie explicitement la conception aristotélicienne de la psychè aux débats contemporains sur l'erreur méréologique, la cognition incarnée et la connectomique.

Mots-clés : *histoire des neurosciences ; action intégrative ; doctrine ventriculaire ; réflexe ; localisation corticale ; dualisme cartésien ; erreur méréologique ; psychè aristotélicienne.*

Table des matières

Résumé	2
Table des matières.....	3
1. Introduction.....	8
1.1. Contexte et question de revue	8
1.2. Objectifs et lecteur visé.....	8
1.3. Périmètre et exclusions	9
1.4. Méthode et sources	9
1.5. Organisation du rapport	10
2. Avant Aristote	13
2.1. Le papyrus Edwin Smith et la médecine égyptienne (v. 1600 av. J.-C.).....	13
2.2. Alcméon de Croton (v. 500 av. J.-C.).....	13
2.3. Empédocle et Démocrite (Ve siècle av. J.-C.).....	14
2.4. Hippocrate et la tradition hippocratique (v. 460-370 av. J.-C.).....	14
2.5. Platon (v. 428-348 av. J.-C.).....	15
3. Aristote et l'Antiquité : la psychè, le pneuma et les ventricules.....	16
3.1. Aristote (384-324 av. J.-C.).....	16
Vie et œuvre générale	16
La psychè : ni substance, ni fantôme	16
La hiérarchie des âmes et le « <i>sensus communis</i> ».....	17
Le cardio-centrisme et le pneuma	18
Contribution.....	19
3.2. Hérophile et Érasistrate : le chaînon alexandrin (IIIe siècle av. J.-C.)	19
3.3. Cicéron (106-43 av. J.-C.)	20
3.4. Galien de Pergame (129-v. 216)	20
Vie et œuvre générale	20
Nerfs moteurs et nerfs sensitifs.....	20
L'âme rationnelle dans les ventricules	21
Contribution.....	21
3.5. Némésius d'Émèse (v. 390) : la doctrine ventriculaire constituée.....	22
3.6. Mille ans de doctrine ventriculaire : Avicenne et Guainerio	23
4. La Renaissance : l'anatomie exacte contre la doctrine héritée.....	25
4.1. Léonard de Vinci (1452-1519).....	25
Vie et œuvre générale	25

Contribution.....	25
4.2. Jean Fernel (1497-1558) et l'invention de la physiologie.....	27
Vie et œuvre générale	27
Contribution.....	27
4.3. André Vésale (1514-1564).....	28
Vie et œuvre générale	28
Contribution.....	28
4.4. Thomas d'Aquin (1225-1274).....	30
5. Le XVIIe siècle : la fin de la doctrine ventriculaire.....	31
5.1. René Descartes (1596-1650)	31
Vie et œuvre générale	31
Les quatre ruptures	31
Les esprits animaux et la glande pinéale	32
L'avertissement de Descartes et la critique de Bennett et Hacker	33
Contribution.....	33
5.2. William Harvey (1578-1657).....	36
5.3. Thomas Willis (1621-1675)	36
Vie et œuvre générale	36
L'âme corporelle et l'âme rationnelle	36
Le réflexe et le point de contact.....	37
Contribution.....	37
5.4. Christopher Wren, Bauhin, Sylvius, Wepfer et Malpighi	38
6. Le XVIIIe siècle : la moelle épinière, l'âme spinale et l'idée de réflexe.....	40
6.1. Domenico Mistichelli (1675-1715)	40
6.2. François Pourfour du Petit (1664-1741).....	41
Vie et œuvre.....	41
Contribution.....	41
6.3. Alexander Stuart (1673-1742).....	43
6.4. Stephen Hales (1677-1761)	43
6.5. Robert Whytt (1714-1766).....	43
Vie et œuvre générale	43
Contribution.....	44
6.6. Emanuel Swedenborg (1688-1772).....	44
6.7. Jiří (Georg) Prochaska (1749-1820)	45

Vie et œuvre générale	45
Contribution.....	45
6.8. Luigi Galvani (1737-1798).....	46
Vie et œuvre générale	46
Contribution.....	47
6.9. John Taylor (1703-1772).....	47
7. Le XIXe siècle : les racines spinales, le réflexe et la localisation corticale.....	48
7.1. Charles Bell (1774-1842)	48
Vie et œuvre générale	48
Contribution.....	48
7.2. François Magendie (1783-1855).....	49
Vie et œuvre générale	49
Contribution.....	49
7.3. Marshall Hall (1790-1857)	50
Vie et œuvre générale	50
Contribution.....	50
7.4. Johannes Müller (1801-1858)	52
7.5. Marie-Jean-Pierre Flourens (1794-1867).....	52
Vie et œuvre générale	52
Contribution.....	52
7.6. Eduard Pflüger, Claude Bernard et Alfred Vulpian : la fin de l'âme spinale	53
7.7. Ivan Setchenov (1829-1905)	53
Vie et œuvre générale	53
Contribution.....	54
7.8. Michael Foster (1836-1907) et la persistance de l'âme spinale.....	55
7.9. Ivan Pavlov (1849-1936).....	56
7.10. Paul Broca (1824-1880)	56
Vie et œuvre générale	56
Contribution.....	56
7.11. Gustav Fritsch (1838-1927) et Eduard Hitzig (1838-1907)	57
Vie et œuvre	57
Contribution.....	57
7.12. John Hughlings Jackson (1835-1911).....	58
Vie et œuvre générale	58

Contribution.....	58
7.13. David Ferrier (1843-1928)	59
Vie et œuvre générale	59
Contribution.....	59
7.15. Friedrich Goltz (1834-1902)	60
7.16. Richard Caton (1842-1926) et Adolf Beck (1863-1942)	60
8. Sherrington, ses contemporains et ses élèves	61
8.1. Charles Scott Sherrington (1857-1952)	61
Vie et œuvre générale	61
L'action intégrative de la moelle épinière	61
Les quatre principes	62
La cartographie somatotopique du cortex moteur.....	63
Sherrington devant le problème de l'esprit.....	63
8.2. Edgar Douglas Adrian (1889-1977)	66
Vie et œuvre générale	66
Contribution.....	66
8.3. John Carew Eccles (1903-1997)	67
Vie et œuvre générale	67
Contribution scientifique.....	67
Le dualisme interactionniste	67
8.4. Wilder Penfield (1891-1976).....	68
Vie et œuvre générale	68
Contribution.....	69
La dérive néo-cartésienne.....	69
8.5.Cajal, Río-Hortega, Foerster, Milner, Sperry, Kornhuber.....	72
9. Situation actuelle : où en sommes-nous depuis 1950 ?	73
9.1. Ce qui est établi.....	73
9.2. Ce qui reste contesté.....	73
9.3. Ce qui n'est pas résolu : l'erreur méréologique.....	74
9.4. Le retour d'un cadre aristotélicien	75
10. Évolutions futures	76
10.1. Ce qui est publié et va se poursuivre.....	76
10.2. Tendances prospectives	76
10.3. Ce qu'il faudrait démontrer.....	77

11. Discussion et synthèse critique.....	78
11.1. Ce que révèle la mise en série des personnages.....	78
11.2. Forces et limites du corpus mobilisé.....	80
11.3. Limites de la présente revue.....	80
12. Conclusion : d'Aristote à la situation présente.....	81
13. Annexes.....	83
13.1. Note sur deux divergences de datation.....	83
13.2. Note sur les formules et la typographie.....	83
Bibliographie.....	84

1. Introduction

1.1. Contexte et question de revue

Pendant plus de deux mille ans, la réflexion sur l'action intégrative du système nerveux a été dominée par la considération du système moteur.

C'est la thèse centrale de l'essai que Maxwell Bennett, neurobiologiste à l'université de Sydney, et Peter Hacker, philosophe à St John's College (Oxford), ont publié en 2002 dans *Progress in Neurobiology* [1].

Cet essai n'est pas une chronique : c'est une histoire analytique.

Il retrace les découvertes majeures concernant la moelle épinière et le cortex, mais il les replace systématiquement dans le cadre philosophique qui, à chaque époque, en a rendu l'interprétation possible — ou l'a rendue confuse.

Sa conclusion est polémique : les neuroscientifiques d'aujourd'hui, y compris ceux qui se déclarent affranchis de Descartes, **restent tributaires du cadre cartésien**.

Ces mêmes auteurs posent aussi le cadre de définition de l'erreur « méréologique », qui consiste à attribuer à une partie d'un « tout » des propriétés ou des actions qui ne conviennent logiquement qu'à l'organisme entier.

Penser, décider ou analyser sont des actions psychologiques et comportementales qui s'appliquent à un **être humain entier** (une personne), et non à un organe isolé comme le cerveau.

Le cerveau permet ou soutient la pensée, mais il ne pense pas par lui-même

Le présent rapport prend cet essai pour trame et le suit dans l'ordre de son développement.

La question qui l'organise tient en une phrase : de quelle manière chaque acteur de cette histoire a-t-il déplacé la question de savoir à quoi, au juste, sont attribuables la perception, la mémoire, la sensation et la volonté — et **que reste-t-il aujourd'hui de la réponse aristotélicienne** ?

1.2. Objectifs et lecteur visé

Le rapport vise trois objectifs.

1. D'abord, restituer à chaque personnage sa figure propre : une vie, un contexte institutionnel, une œuvre, et une contribution identifiable au problème de l'intégration nerveuse.
2. Ensuite, rendre visible l'enchaînement conceptuel qui relie ces contributions, de sorte que le lecteur ne perçoive pas une accumulation de découvertes mais une suite de déplacements de problème.
3. Enfin, mettre le lecteur en position de juger par lui-même de la thèse de Bennett et Hacker sur la persistance du paradigme cartésien et la consistance de l'erreur méréologique.

Le lecteur visé est un scientifique ou un enseignant non spécialiste de l'histoire des sciences, capable de suivre un raisonnement anatomique et physiologique, mais qui n'a pas nécessairement fréquenté les textes de la tradition philosophique.

Les termes techniques anglais et latins sont donnés entre parenthèses à leur première occurrence.

Après lecture, ce lecteur doit pouvoir situer n'importe lequel des personnages cités dans la chaîne conceptuelle, et distinguer, dans un énoncé neuroscientifique contemporain, ce qui relève d'un résultat empirique de ce qui relève d'un choix de vocabulaire hérité.

1.3. Périmètre et exclusions

Le périmètre est celui du document source, augmenté en amont.

Sont traités : la question du siège des facultés psychologiques, la découverte et l'interprétation des nerfs, la doctrine ventriculaire, la naissance et la maturation du concept de réflexe, la localisation des fonctions dans le cortex, et l'élaboration de la notion d'action intégrative.

Sont explicitement hors périmètre : la neurochimie et la neurobiologie moléculaire postérieures à 1950 considérées pour elles-mêmes ; l'histoire de la psychiatrie et des thérapeutiques ; l'histoire de la neurochirurgie en dehors de ce qu'elle a apporté à la cartographie fonctionnelle ; la phrénologie de Franz Joseph Gall, qui n'apparaît ici que comme la doctrine contre laquelle Flourens a construit sa méthode. La théorie du neurone et la controverse Golgi-Cajal ne sont abordées que dans la mesure où elles conditionnent la notion sherringtonienne de synapse.

1.4. Méthode et sources

Le corpus se compose de trois strates.

La première est le document source lui-même [1], dont l'appareil de références fournit l'accès aux sources primaires : les traités d'Aristote, les œuvres de Galien dans les traductions de Daremberg et de May, le « *De humani corporis fabrica* » de Vésale, le « *Traité de l'homme* » de Descartes, le « *Cerebri anatome* » de Willis, les mémoires de Bell, Magendie et Marshall Hall dans les « *Philosophical Transactions* », et les grands textes de Sherrington.

La deuxième strate est constituée des sources secondaires académiques identifiées par recherche documentaire, assistée par IA (CLAUDE IA) et retenues sur trois critères : publication dans une revue à comité de lecture ou chez un éditeur universitaire, identification vérifiable par un DOI ou une référence d'éditeur, et pertinence directe pour l'un des personnages traités.

La troisième strate couvre la période antérieure à Aristote et les développements postérieurs à 1950, absents du document d'origine.

Une règle a été appliquée sans exception : aucune référence, aucune date et aucun chiffre n'ont été introduits sans être adossés à une source effectivement consultée.

Lorsqu'un passage n'a été lu qu'à travers le document source — ce qui est le cas de la plupart des citations d'auteurs antiques et modernes — la mention « cité d'après [1] » figure dans la notice bibliographique.

Deux divergences de datation entre l'essai socle et la littérature de référence sont signalées en note dans les chapitres concernés plutôt que reproduites silencieusement.

1.5. Organisation du rapport

Le rapport se déploie en trois temps.

1. Le premier, de loin le plus étendu, est le rappel historique : il présente les personnages par ordre chronologique, regroupés en sept parties correspondant aux grandes configurations doctrinales.

Les figures majeures y reçoivent un chapitre développé — vie, œuvre générale, contribution spécifique ; les figures secondaires, une notice plus brève, qui ne signale pas une moindre importance mais une moindre densité de sources disponibles.
2. Le deuxième temps décrit la situation actuelle : ce que sont devenues ces questions depuis 1950 et où se situe le débat.
3. Le troisième expose les évolutions prévisibles, en distinguant strictement ce qui est publié de ce qui est prospectif. Suivent une discussion critique, une conclusion qui relie Aristote à la situation présente, et la bibliographie.

Les deux figures qui suivent donnent la carte générale du parcours.

La figure 1 couvre de l'Égypte pharaonique à la rupture cartésienne, la figure 2 de la découverte des racines spinales aux neurosciences contemporaines.

Frise chronologique (1/2) — de l'Égypte pharaonique à la rupture cartésienne

Antiquité pré-aristotélicienne

- v. 1600 av. J.-C. ● Papyrus Edwin Smith — première mention écrite du cerveau, des méninges et du liquide céphalo-rachidien
- v. 500 av. J.-C. ● Alcmeon de Croton — le cerveau, siège de la sensation et de l'intelligence
- v. 450 av. J.-C. ● Empédocle et Démocrite — le sang du cœur / les atomes de l'âme
- v. 420 av. J.-C. ● Hippocrate, De la maladie sacrée — « c'est par le cerveau que nous pensons »
- v. 380 av. J.-C. ● Platon — l'âme tripartite, la partie rationnelle dans la tête

Aristote et la doctrine ventriculaire

- v. 350 av. J.-C. ● ARISTOTE — la psuchè, forme du corps vivant ; sensorium commun dans le cœur**
- v. 280 av. J.-C. ● Hérophile et Érasistrate — découverte des nerfs, des ventricules, nerfs sensitifs et moteurs
- v. 170 ● GALIEN — pneuma psychique, nerfs durs et mous, âme rationnelle dans l'encéphale**
- v. 390 ● NÉMÉSIOUS D'ÉMÈSE — les facultés mentales assignées aux trois ventricules**
- v. 1020 ● Avicenne — le sensus communis dans le ventricule antérieur
- 1481 ● Antonio Guainerio — la mémoire altérée par un excès de flegme dans le ventricule postérieur

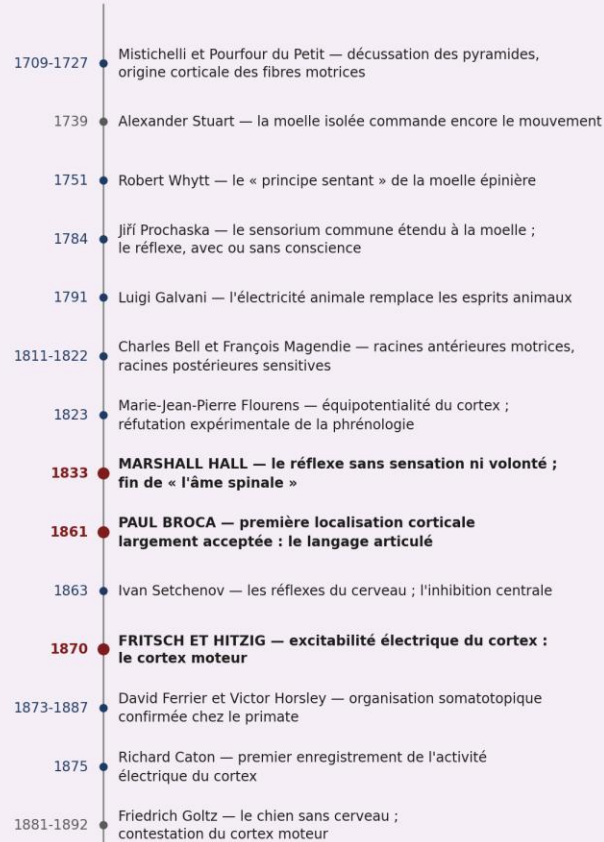
Renaissance et rupture cartésienne

- v. 1506 ● Léonard de Vinci — moulage à la cire des ventricules du bœuf
- 1542 ● Jean Fernel — premier emploi du mot « physiologie » ; l'acte moteur sans volonté
- 1543 ● André Vésale — anatomie exacte des ventricules, scepticisme sur leur rôle mental
- 1637-1649 ● DESCARTES — dualisme des substances, esprits animaux, glande pinéale, animal-machine**
- 1664-1672 ● THOMAS WILLIS — les fonctions psychologiques passent des ventricules au cortex**

Figure 1 — Frise chronologique (1/2) — de l'Égypte pharaonique à la rupture cartésienne

Frise chronologique (2/2) — de la moelle épinière aux neurosciences contemporaines

Moelle épinière, réflexe et localisation corticale



Action intégrative et neurosciences contemporaines



Figure 2 — Frise chronologique (2/2) — de la moelle épinière aux neurosciences contemporaines

2. Avant Aristote

L'essai de Bennett et Hacker s'ouvre sur Aristote, présenté comme « le premier grand biologiste dont les traités et les données d'observation nous sont parvenus » [1].

La formule est exacte, mais elle laisse dans l'ombre plus d'un millénaire de réflexion sur le cerveau.

Or cette période importe pour comprendre Aristote lui-même : sa position cardio-centriste n'est pas un préjugé naïf, c'est une prise de position argumentée contre une doctrine encéphalo-centriste déjà constituée.

Cette partie, entièrement construite à partir de sources extérieures au document source, restitue ce que ce dernier suppose sans le dire.

2.1. Le papyrus Edwin Smith et la médecine égyptienne (v. 1600 av. J.-C.)

Le papyrus dit Edwin Smith, du nom de l'antiquaire américain qui l'acquit à Louxor en 1862, est le plus ancien traité chirurgical connu.

Le manuscrit conservé date d'environ 1600 avant notre ère, mais son style et sa langue indiquent qu'il copie un original nettement plus ancien, que la tradition attribue parfois à **Imhotep**, architecte et médecin de la IIIe dynastie.

Le texte est remarquable par sa méthode : quarante-huit cas cliniques exposés selon une structure invariable — titre, examen, diagnostic, verdict thérapeutique, traitement — sans recours à la magie, à la différence de la plupart des papyrus médicaux égyptiens.

Son intérêt pour l'histoire des neurosciences tient à ce qu'il contient la première mention écrite du cerveau.

Le scribe emploie un terme spécifique pour désigner l'organe, décrit ses circonvolutions en les comparant aux scories de cuivre en fusion, mentionne les méninges et le liquide qui les baigne. Plusieurs cas de traumatismes crâniens associent une lésion de la tête à des troubles contralatéraux du mouvement et de la parole [2].

Il ne s'agit pas encore d'une théorie de la fonction cérébrale : l'observation est consignée sans être expliquée, et la médecine égyptienne restait par ailleurs cardio-centriste. Mais le lien entre une lésion localisée du crâne et un déficit fonctionnel identifiable y est établi trois millénaires avant Broca.

2.2. Alcméon de Crotone (v. 500 av. J.-C.)

Alcméon, médecin et philosophe de la cité grecque de Crotone, en Calabre (Italie méridionale), appartient à l'entourage pythagoricien sans qu'on puisse en faire un disciple orthodoxe de Pythagore.

Son œuvre n'est connue que par des fragments et par les témoignages de Théophraste, d'Aetius et de Caelius. Il est traditionnellement crédité d'avoir pratiqué des dissections animales à des fins d'étude, ce qui ferait de lui le premier expérimentateur connu du système nerveux.

Sa contribution est double.

1. Il soutient d'abord que le **cerveau**, et non le cœur, est le siège de la sensation et de l'intelligence : « toutes les sensations aboutissent d'une certaine manière au cerveau », et c'est là que se fait la synthèse de ce que les organes des sens recueillent.
2. Il postule ensuite **l'existence de canaux** ou conduits (« *poroi* ») reliant les yeux, les oreilles, les narines et la langue à l'encéphale [3], il anticipe donc les concepts anatomiques de « nerf et de système nerveux ».

La tradition lui attribue la découverte du nerf optique, ou du moins l'identification d'une structure reliant l'œil au cerveau. Il aurait également observé qu'une commotion cérébrale abolit la sensation, argument empirique en faveur de sa thèse.

Alcméon fonde ainsi la position « *encéphalo-centriste* ou *cérébro-centriste* » que la médecine hippocratique reprendra, et qu'Aristote rejettera, et qu'ensuite Galien rétablira [4].

Le geste conceptuel décisif n'est pas la localisation elle-même (cérébro, viscéro ou cardio-centriste), mais l'idée que la diversité des sensations doit être ramenée à un point de convergence unique : c'est le premier énoncé du problème de l'intégration, celui-là même que Sherrington nommera vingt-quatre siècles plus tard « action intégrative ».

2.3. Empédocle et Démocrite (Ve siècle av. J.-C.)

Empédocle d'Agrigente (v. 494-434 av. J.-C.), médecin, poète et philosophe, propose la doctrine des quatre éléments — terre, eau, air, feu — combinés par l'Amour et séparés par la Haine.

Il défend une position cardio-centriste : la pensée réside dans le sang qui entoure le cœur, où les quatre éléments sont le mieux mélangés.

Aristote retiendra sa physique élémentaire tout en lui ajoutant un cinquième corps, l'éther [1].

Sa théorie de la perception par « effluves » émis par les objets et pénétrant les pores des organes des sens marque durablement les théories grecques de la sensation [5].

Démocrite d'Abdère (v. 460-370 av. J.-C.), fondateur avec Leucippe de l'atomisme, propose une solution radicalement matérialiste : l'âme est composée d'atomes sphériques, lisses et mobiles, de même nature que ceux du feu, répandus dans tout le corps.

La perception résulte de l'impact d'images matérielles (*eidôla*) émanant des objets. Il distingue le siège de la pensée, dans la tête, de celui de la colère, dans le cœur, et du désir, dans le foie — répartition tripartite que Platon reprendra sous une autre forme.

2.4. Hippocrate et la tradition hippocratique (v. 460-370 av. J.-C.)

Le Corpus hippocratique rassemble une soixantaine de traités d'auteurs et d'époques divers, dont aucun ne peut être attribué avec certitude à **Hippocrate de Cos** lui-même. Sa doctrine générale repose sur l'équilibre des humeurs et sur l'idée que la **maladie relève de causes naturelles accessibles à l'observation**.

Le traité « *De la maladie sacrée* » contient le passage le plus explicite de toute la littérature grecque sur la fonction du cerveau. Le document source le cite en note, avec une nuance qui mérite d'être relevée : c'est l'un des rares points où Aristote s'écarte de la tradition hippocratique [1]. Le texte affirme :

« Il faut savoir que c'est de là, du cerveau, et de nulle part ailleurs, que naissent nos plaisirs, nos joies, nos rires et nos plaisanteries, aussi bien que nos chagrins, nos douleurs, nos angoisses et nos larmes. C'est par lui en particulier que nous pensons, que nous voyons, que nous entendons, et que nous distinguons le laid du beau, le mal du bien, l'agréable du désagréable. [...] C'est encore le cerveau qui est le siège de la folie et du délire, des frayeurs et des terreurs qui nous assaillent, souvent la nuit, parfois même le jour. »

L'énoncé est saisissant, et Bennett et Hacker le qualifient eux-mêmes de « merveilleux », tout en notant que le raisonnement physiologique qui l'accompagne n'est pas moins erroné que celui d'Aristote [1]. Le Corpus contient par ailleurs des observations anatomiques précises tirées de la dissection animale : description des méninges, de la structure de la moelle, et de l'hémiplégie controlatérale aux lésions crâniennes [3]. La tradition hippocratique lègue ainsi à la postérité une thèse juste sur le siège des fonctions psychologiques, mais dépourvue du mécanisme qui l'aurait rendue démonstrative.

2.5. Platon (v. 428-348 av. J.-C.)

Platon occupe dans cette histoire une position paradoxale : il n'a rien apporté à la connaissance du système nerveux, et il a pourtant déterminé le cadre dans lequel la question serait posée pendant deux millénaires. Sa doctrine de l'âme, exposée dans le « *Phédon* », la « *République* » et le « *Timée* », en fait une entité distincte du corps, préexistante à lui et lui survivant. L'âme est tripartite : la partie rationnelle (logistikón) siège dans la tête, l'irascible (thymoeides) dans la poitrine, la concupiscible (epithymetikon) dans l'abdomen.

Bennett et Hacker soulignent l'écart décisif entre Platon et son élève : « la conception d'Aristote était tout à fait différente de celle de son maître Platon, qui concevait bien l'âme comme une entité séparée du corps » [1]. C'est le dualisme platonicien, et non l'hylémorphisme aristotélicien, qui informera le néoplatonisme, puis, par saint Augustin, la pensée chrétienne, et qui rendra possible la formulation cartésienne. Le problème insoluble de la relation entre deux substances — **comment l'immatériel agit-il sur le matériel ?** — naît ici, et il ne se posera plus jamais dans les termes qu'Aristote lui avait donnés.

3. Aristote et l'Antiquité : la psychè, le pneuma et les ventricules

3.1. Aristote (384-324 av. J.-C.)

Vie et œuvre générale

Aristote naît à Stagire, en Chalcidique, fils de Nicomaque, médecin du roi de Macédoine Amyntas III.

Ce milieu familial explique probablement son intérêt durable pour l'étude de la nature. À dix-sept ans, il entre à l'Académie de Platon, où il demeure vingt ans, jusqu'à la mort de son maître.

Il séjourne ensuite à Assos puis à Lesbos, où il conduit les observations zoologiques et marines qui nourrissent « l'Histoire des animaux ».

En 343, Philippe II le charge de l'éducation du jeune Alexandre.

En 335, il fonde à Athènes le Lycée.

À la mort d'Alexandre, en 323, la réaction anti-macédonienne le contraint à l'exil ; il meurt l'année suivante à Chalcis.

Son œuvre conservée couvre la logique, la physique, la métaphysique, la biologie, l'éthique, la politique, la rhétorique et la poétique.

Pour notre propos, les textes décisifs sont le « De Anima » (De l'âme), les « Parva Naturalia » — dont le De Sensu, le De Memoria et le De Somno —, les « Parties des animaux » et la « Génération des animaux » [6,7].

Sa vision du monde a structuré la pensée européenne jusqu'à la révolution scientifique du XVIIe siècle, et, sur certains points, au-delà.

La psychè : ni substance, ni fantôme

Aristote attribue à tout organisme vivant une psychè.

Le mot est traditionnellement traduit par « âme », traduction que Bennett et Hacker jugent nécessaire mais dangereuse : la psychè aristotélicienne n'a aucune des connotations religieuses ou éthiques du terme moderne, elle n'est pas non plus l'« esprit », puisqu'elle est associée à la croissance, à la nutrition et à la reproduction, qui caractérisent toutes les formes de vie, y compris végétale.

C'est un concept biologique, non religieux [1].

La définition technique est la suivante : la psychè est la forme d'un corps naturel qui a la vie en puissance, ou encore la première actualité d'un corps naturel pourvu d'organes (DA 412a20 ; DA 412b5-6).

Pour la saisir, il faut comprendre la distinction de la matière et de la forme, introduite par Aristote pour rendre compte de la persistance à travers le changement.

La matière est ce qui a une capacité de changement substantiel ; la forme est ce qui fait d'une certaine matière la sorte de substance qu'elle est.

Ni l'une ni l'autre n'est une partie de la chose : la matière ne peut exister sans forme, ni la forme sans matière [8].

Aristote propose deux analogies. La matière d'une hache est le bois et le fer dont elle est faite ; sa forme est sa capacité de couper. Cette capacité ne peut exister indépendamment de la matière, mais elle n'est pas non plus une partie de la hache.

De même, si l'œil était un animal, sa psychè serait la vue (DA 412b18). Un œil aveugle n'est pas plus un œil qu'un œil peint, comme un cadavre n'est pas plus un animal qu'une statue. « Avoir une âme » ne signifie donc pas posséder quelque chose, ni être relié à quelque chose [1].

Cette architecture conceptuelle a une conséquence que Bennett et Hacker placent au centre de tout leur essai. Précisément parce que Aristote ne conçoit pas l'âme comme une entité séparée mais comme l'ensemble des puissances de l'être vivant, il ne commet pas l'erreur d'attribuer à l'âme l'exercice des capacités de la créature dont elle est l'âme. Il l'écrit explicitement :

« Dire que l'âme s'irrite, c'est comme si l'on disait que l'âme tisse ou qu'elle bâtit. Il vaut mieux assurément ne pas dire que l'âme a pitié, qu'elle apprend ou qu'elle pense, mais que l'homme fait ces choses avec son âme. » (DA 408b12-15)

Ce passage, disent les auteurs, marque une division décisive avec la conception cartésienne ultérieure, qui attribuera toutes les fonctions psychologiques à l'esprit, et une division non moins décisive avec les conceptions contemporaines, qui attribuent une multitude de fonctions cognitives et volitionnelles au cerveau. Dans les deux cas, on attribue à une partie de l'animal des attributs qui n'ont de sens que rapportés à l'animal entier [1].

Il s'agit d'une vision holistique, et pas réductionniste ou méréologique (méréos = part).

La hiérarchie des âmes et le « *sensus communis* »

Aristote distingue trois sortes d'âmes emboîtées.

1. L'âme nutritive, principe le plus élémentaire et le plus répandu, comporte les puissances de croissance, de nutrition et de reproduction : les plantes n'ont qu'elle.
2. L'âme sensitive ajoute la perception, le désir et la locomotion : les animaux la possèdent, et sa possession présuppose celle de l'âme nutritive, sans réciproque.
3. L'âme rationnelle, **propre à l'homme**, ajoute la pensée et la volition [9].

Dans son analyse de la perception, Aristote distingue les cinq sens et leurs organes.

Les objets propres à un seul sens — la couleur pour la vue, les sons pour l'ouïe — se distinguent des « sens communes », perçus par plusieurs sens : le mouvement, la figure, la grandeur, le nombre, l'unité.

C'est notamment pour rendre compte de ce fait qu'Aristote postule une faculté perceptive primaire, qu'il nomme parfois « sens commun » (aisthesis koine) et que les auteurs postérieurs, jusqu'au XVIII^e siècle, désigneront par « *sensus communis* » [7].

Trois arguments en établissent la nécessité.

1. D'abord, nous ne voyons pas que nous voyons et n'entendons pas que nous entendons, et pourtant nous percevons que nous voyons ou entendons : c'est l'une des fonctions du sens commun.
2. Ensuite, par la vue nous discriminons le blanc du rouge, par le goût le doux de l'amer ; mais nous discriminons aussi le blanc du doux, et cela ni par la vue ni par le goût : il faut donc une faculté maîtresse.
3. Enfin, le sommeil affecte toutes les facultés sensorielles simultanément, ce qui suppose un organe unifié et contrôlant [1].

Aristote lui attribue en outre l'appréhension du temps, la formation d'images par l'imagination (*phantasia*), la mémoire et le rêve. Ces trois dernières fonctions supposent une perception antérieure mais n'exigent aucun usage actuel d'un organe perceptif : ce sont, pour ainsi dire, des processus de « sens captés », ou, comme nous dirions, des traces cérébrales.

Le cardio-centrisme et le pneuma

L'erreur factuelle d'Aristote est célèbre : il place le « sensorium » dans le cœur et non dans le cerveau, dont il fait un *organe de refroidissement*.

Les raisons en sont exposées dans les « Parties des animaux » : le cœur est central, chaud, sanguin, il est le premier organe à se former et le dernier à cesser de fonctionner, alors que le cerveau est froid, exsangue et insensible à la stimulation [10]. L'animal ne perçoit effectivement, écrit-il, que lorsque les impulsions initiées par l'impact sur un organe des sens sont transmises par le sang au sensorium central du cœur [1].

Bennett et Hacker qualifient cette caractérisation du cœur comme « organe sensoriel de contrôle » d'erreur non seulement empirique mais conceptuelle : nous ne percevons pas avec un sensorium — que ce soit le cœur ou le cerveau — au sens où nous voyons avec nos yeux et entendons avec nos oreilles, et le sensorium n'est pas un organe des sens au sens où les yeux et les oreilles le sont [1]. La remarque vaudra aussi, plus tard, pour le cerveau.

Deux points complètent le tableau.

1. Aristote ajoute aux quatre éléments sublunaires d'Empédocle un cinquième corps, l'éther, dont sont constitués les corps célestes. Dans la « Génération des animaux », il évoque un principe analogue à l'élément des astres, présent dans le souffle (*pneuma*) contenu dans la semence, responsable de la génération et de la « chaleur vitale ». Le cœur convertit ce *pneuma* en *pneuma* vital, conduit ensuite aux muscles par les vaisseaux sanguins pour en produire la contraction [11].

Cette notion de *pneuma* traversera toute l'Antiquité et le Moyen Âge, et Descartes encore devra la remplacer explicitement.

2. Second point, directement pertinent pour le débat du XVIII^e siècle sur l'âme spinale : Aristote observe que certains insectes coupés en segments continuent de vivre. Il en conclut que chaque segment possède une âme identique en espèce, quoique non en nombre, puisque les deux segments conservent un temps le pouvoir de sensation et de mouvement local (DA 411a17 sq.). Il ne soutient pas pour autant que l'insecte entier consisterait en une « âme maîtresse » flanquée de deux âmes supplémentaires : l'insecte entier possède un certain répertoire de capacités, et s'il est

coupé, les deux moitiés en possèdent chacune une, mais plus limité [1]. La nuance sera perdue de vue pendant deux mille ans.

Contribution

La contribution d'Aristote au problème de l'intégration nerveuse est presque entièrement conceptuelle.

Sa connaissance du système nerveux était quasi nulle, et sa physiologie du sensorium cardiaque est fautive de part en part.

Mais il a posé la question dans les termes qui restent les siens : **quelles capacités définissent un être vivant, à quoi se rapportent-elles, et comment leur exercice unifié est-il possible ?**

Il a fourni, avec le « *sensus communis* », la première formulation de ce que les neuroscientifiques contemporains nomment le **problème du liage** (*binding problem*) — mais sans la confusion cartésienne et lockéenne consistant à supposer que le sensorium doit produire une image ou une représentation interne [1,12].

Et il a établi une règle de grammaire conceptuelle — **les prédicats psychologiques s'appliquent à l'animal entier** (vision holistique) — dont la violation réductionniste traversera, selon Bennett et Hacker, « comme un chancre » toute l'histoire ultérieure des neurosciences.

3.2. Hérophile et Érasistrate : le chaînon alexandrin (III^e siècle av. J.-C.)

Le document source passe directement d'Aristote à Galien, laissant un intervalle de cinq siècles pendant lequel s'est pourtant produit l'événement décisif : **la découverte des nerfs**. Cette section comble ce chaînon à partir de sources extérieures.

Hérophile de Chalcédoine (v. 330-260 av. J.-C.) et **Érasistrate de Céos** (v. 304-250 av. J.-C.) exercent à Alexandrie sous les premiers Ptolémées, dans le cadre exceptionnel — et brièvement toléré — de la dissection systématique du corps humain.

Hérophile identifie les nerfs crâniens, décrit les ventricules cérébraux, le plexus choroïde, le confluent des sinus veineux qui porte encore son nom (*torcular Herophili*) et le *calamus scriptorius* au plancher du quatrième ventricule. Surtout, il distingue les nerfs des tendons et des vaisseaux, et sépare les nerfs sensitifs des nerfs moteurs [3].

Érasistrate, de son côté, rapporte les circonvolutions cérébrales à la capacité intellectuelle — anticipation frappante d'une idée que Galien rejettera et que Willis reprendra vingt siècles plus tard [13].

L'importance de ce moment tient à ce **qu'il rend caduque la physiologie aristotélicienne** : à partir du moment où l'on sait que des nerfs relient les organes des sens et les muscles à l'encéphale et à la moelle, le cœur ne peut plus être le sensorium.

C'est cette découverte, et non un argument philosophique, qui contraindra Galien à réviser Aristote.

3.3. Cicéron (106-43 av. J.-C.)

Marcus Tullius Cicero n'a pas contribué à la connaissance du système nerveux, mais il joue dans cette histoire le rôle de témoin et de transmetteur.

Dans les « Tusculanes », écrivant des siècles plus tard sur la base d'œuvres d'Aristote aujourd'hui perdues, il rapporte que le Stagirite aurait reconnu « une cinquième nature, dont l'esprit est fait », introduite sous le nom « d'*endelecheia* », « une sorte de mouvement continu et éternel ».

Bennett et Hacker relèvent que Cicéron se trompe certainement en attribuant à Aristote l'idée que l'âme serait faite de quelque chose, mais son témoignage atteste la difficulté qu'éprouvaient déjà les Anciens à saisir la conception hylémorphique [1].

3.4. Galien de Pergame (129-v. 216)

Vie et œuvre générale

Claude Galien naît à Pergame, en Asie Mineure, dans une famille aisée ; son père, architecte, lui donne une éducation philosophique soignée avant de l'orienter vers la médecine.

Il étudie à Pergame, à Smyrne, à Corinthe puis à Alexandrie, où subsiste la tradition anatomique d'Hérophile.

De retour à Pergame vers 157, il devient médecin de l'école de gladiateurs, poste qui lui donne accès à des blessures profondes et à leurs conséquences fonctionnelles.

Il s'installe à Rome en 162 et devient le médecin de Marc Aurèle. Son œuvre, immense, couvre l'anatomie, la physiologie, la pharmacologie, la logique et la philosophie.

Elle exercera une autorité quasi absolue pendant plus d'un millénaire [1].

Nerfs moteurs et nerfs sensitifs

Galien et ses élèves établissent, aux II^e et III^e siècles, que les **nerfs issus du cerveau et de la moelle sont nécessaires à l'initiation de la contraction musculaire**.

Ils modifient en conséquence le schéma aristotélicien : le pneuma vital est délivré par les vaisseaux sanguins au cerveau, où il est converti en pneuma psychique, ensuite conduit le long des nerfs jusqu'aux muscles, qu'il fait se contracter probablement en les gonflant.

« Les nerfs, écrit Galien, jouissent par conséquent du rôle de conduits, portent aux muscles les forces qu'ils tirent du cerveau comme d'une source » [14].

Ses expériences de section médullaire sont d'une remarquable précision. Il décrit qu'une incision transverse complète de la moelle prive de sensation et de mouvement toutes les parties situées au-dessous du niveau lésé ; qu'une hémisection ne paralyse que les parties directement sous-jacentes du côté correspondant ; et qu'une section longitudinale médiane n'entraîne aucune paralysie [15,16].

Il précise même que la section à différents niveaux vertébraux permet de prédire quels muscles seront paralysés, et rattache le nerf laryngé récurrent à la voix.

De ses observations sur les gladiateurs blessés, Galien tire la distinction entre **nerfs sensitifs et nerfs moteurs**, fondée sur leur « dureté » relative : les nerfs moteurs sont durs, les sensitifs sont mous.

« Les durs sont à considérer comme les mieux adaptés au mouvement et les plus impropres à la sensation ; à l'inverse, les mous ont une bonne constitution pour l'exactitude de la sensation, mais sont faibles pour la force du mouvement » [14].

Les nerfs durs proviennent de la moelle, les mous du cerveau, les nerfs mixtes d'une position intermédiaire. Il en conclut à l'existence d'une « âme motrice » et d'une « âme sensitive », qu'il faut entendre au sens aristotélicien de deux principes d'activité et non de deux entités distinctes.

L'âme rationnelle dans les ventricules

L'association des nerfs sensitifs purs avec le cerveau, et le fait que ces nerfs soient très mous, conduit Galien à une conclusion lourde de conséquences.

Puisque le cerveau doit recevoir toutes les sensations, imaginer les fantasmes et concevoir tous les concepts, il doit être la substance la plus aisément modifiable — donc la plus molle.

Contrairement à Aristote, Galien fait de l'encéphale, et non du cœur, l'organe principal de la perception. Mais il ne distingue pas le rôle du cortex de celui des ventricules [17].

Ayant observé qu'un âne, animal peu réputé (à tort) pour son intelligence, possède un cerveau fortement circonvolué, il conclut que les circonvolutions cérébrales ne peuvent être associées à l'intelligence.

Il identifie donc les ventricules comme source des facultés supérieures : « dans ces commentaires, j'ai donné les démonstrations prouvant que l'âme rationnelle est logée dans l'encéphale ; que c'est la partie avec laquelle nous raisonnons ; qu'une très grande quantité de pneuma psychique y est contenue » [18].

Ses observations cliniques vont dans le même sens : quand la portion antérieure du cerveau est atteinte, la langue reste intacte tandis que d'autres parties de la face perdent leur fonction sensorielle et motrice ; si l'ensemble de la partie antérieure est lésé, le ventricule supérieur l'est nécessairement aussi et les fonctions intellectuelles sont endommagées [16].

Contribution

Galien est le premier à **fonder une physiologie du système nerveux sur l'expérimentation**.

La section médullaire étagée est, au sens plein, un protocole. Il établit la nécessité des nerfs pour le mouvement, la distinction fonctionnelle des voies, et la localisation encéphalique du sensorium.

Mais il transmet aussi à la postérité la thèse qui bloquera la recherche pendant plus de mille ans : les facultés psychologiques résident dans les cavités du cerveau, non dans sa substance.

3.5. Némésius d'Émèse (v. 390) : la doctrine ventriculaire constituée

Némésius, évêque d'Émèse — l'actuelle Homs, en Syrie —, est l'auteur d'un traité « De la nature de l'homme » qui constitue la première synthèse chrétienne systématique de la psychologie grecque.

C'est lui, et non Galien, qui donne à la doctrine ventriculaire sa forme canonique en y logeant l'ensemble des fonctions mentales, et non les seules fonctions intellectuelles [1].

Sa répartition est la suivante :

1. La perception et l'imagination dans les deux ventricules latéraux (antérieurs),
2. Les capacités intellectuelles dans le ventricule moyen,
3. La mémoire dans les ventricules postérieurs.

Il revendique un fondement empirique : « si les ventricules antérieurs subissent quelque lésion, les sens sont altérés mais la faculté d'intellect continue comme avant. C'est lorsque le milieu du cerveau est atteint que l'esprit est dérangé, mais alors les sens conservent leur fonction naturelle. Si c'est le cervelet qui est endommagé, seule s'ensuit une perte de mémoire » [19].

Il justifie même la dualité des ventricules antérieurs : le Créateur en aurait fait deux à l'avant afin que les nerfs sensoriels partant de chacun d'eux constituent les organes des sens par paires.

Bennett et Hacker soulignent que Némésius conçoit l'âme en des termes très différents d'Aristote.

Chrétien plus influencé par le néoplatonisme que par la philosophie aristotélicienne — il est attiré par la doctrine de la préexistence de l'âme et par la métempsychose —, il conçoit l'âme non comme la forme du corps mais comme une substance spirituelle séparée et indestructible, liée au corps dans une « union sans confusion ».

Il n'attribue donc pas la perception et la cognition à l'être humain, mais à l'âme.

« Attribuer des attributs psychologiques à une partie subordonnée d'une créature vivante s'écarte de façon importante de la conception aristotélicienne », écrivent les auteurs ; « comme nous le verrons, la tendance à expliquer comment un être vivant perçoit, pense, éprouve des émotions, etc., par référence à la perception, la pensée, les émotions d'une partie subordonnée de cet être, traverse comme un chancre l'histoire des neurosciences jusqu'à ce jour » [1].

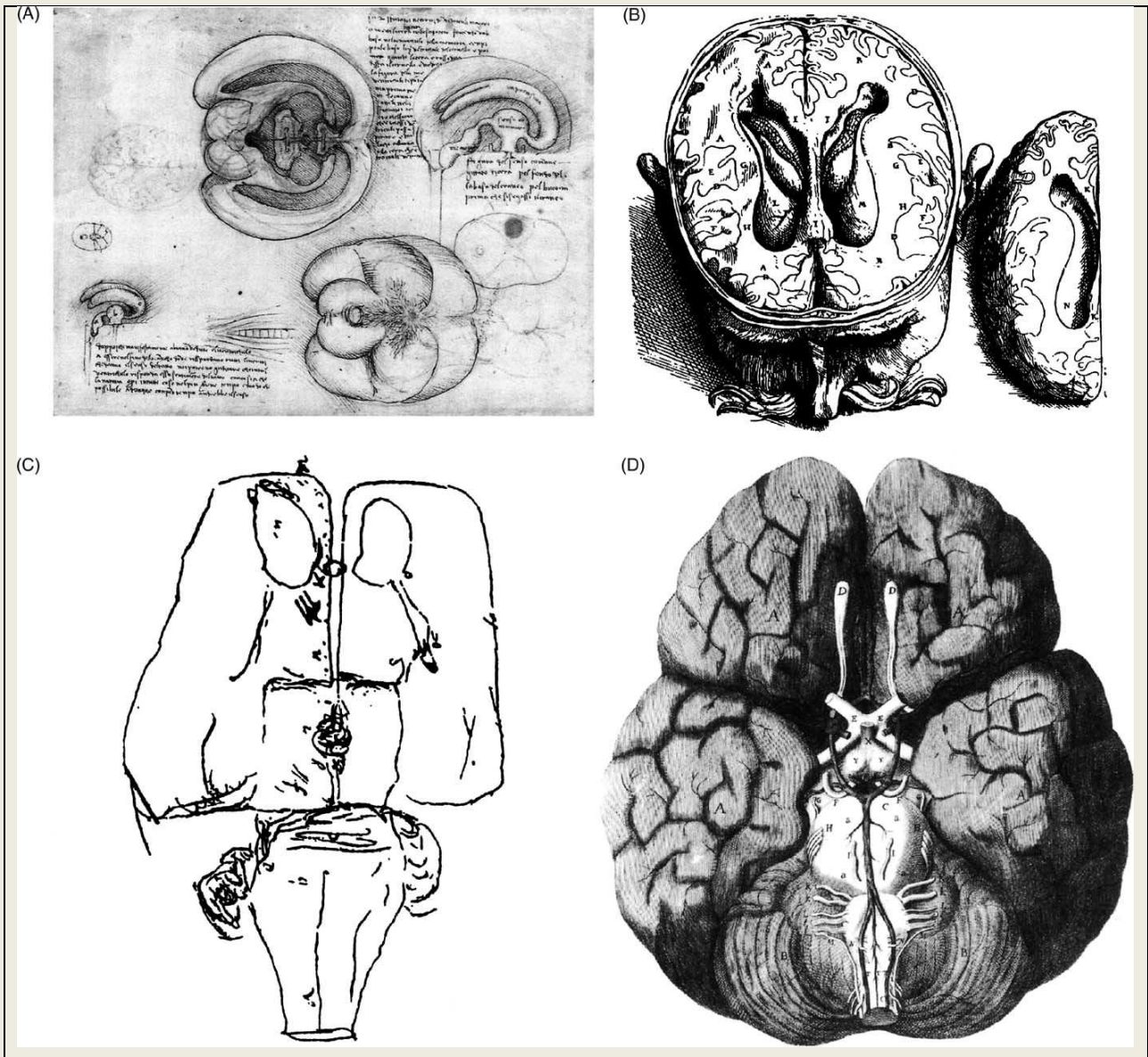


Figure 3 — Les « facultés de l'esprit » logées dans les quatre ventricules ; illustration du XVe siècle destinée à l'édition de 1491 du *De Anima* d'Aristote (d'après [1])

3.6. Mille ans de doctrine ventriculaire : Avicenne et Guainerio

La localisation ventriculaire des fonctions psychologiques, établie dans les premiers siècles du premier millénaire, est encore enseignée et développée par les savants du début du second.

Avicenne (Abū 'Alī al-Ḥusayn ibn 'Abd Allāh ibn Sīnā, 980-1037), le plus grand médecin du monde islamique médiéval, auteur du *Canon de la médecine* qui restera un manuel de référence en Europe jusqu'au XVIIe siècle, écrit :

« Le *sensus communis* est situé dans la partie antérieure du ventricule frontal du cerveau. Il reçoit toutes les formes qui sont imprimées sur les cinq sens et lui sont transmises par eux. Vient ensuite la faculté de représentation, située dans la partie postérieure du ventricule frontal, qui conserve ce que le *sensus communis* a reçu des cinq sens individuels, même en l'absence de l'objet senti. Vient ensuite la faculté

d'“imagination sensitive” en relation avec l'âme animale. Cette faculté est située dans le ventricule moyen du cerveau. » [20]

La doctrine domine encore le Quattrocento italien.

Le médecin **Antonio Guainerio** (mort en 1440) rapporte les troubles de la mémoire de certains de ses patients à « une accumulation excessive de flegme dans le ventricule postérieur, de sorte que l'“organe de la mémoire” était altéré » [21].

Ces observations sont, incidemment, parmi les premières descriptions cliniques de l'aphasie.

La doctrine sera encore enseignée dans les meilleurs centres au début du XVI^e siècle, comme l'attestent les illustrations produites pour les éditions de 1491 et 1494 du *De Anima* d'Aristote (figure 3).

4. La Renaissance : l'anatomie exacte contre la doctrine héritée

Entre 1500 et 1550, trois hommes établissent une anatomie des ventricules d'une exactitude sans précédent — et aucun des trois n'en tire les conséquences fonctionnelles.

C'est le trait caractéristique de cette période : la précision descriptive progresse spectaculairement tandis que le cadre explicatif reste celui de Némésius.

Le décalage entre ce que l'on voit et ce que l'on croit voire n'est levé qu'au siècle suivant.

4.1. Léonard de Vinci (1452-1519)

Vie et œuvre générale

Né à Vinci, en Toscane, fils illégitime d'un notaire et d'une paysanne, **Léonard** entre vers quatorze ans dans l'atelier florentin d'Andrea del Verrocchio. I

I travaille ensuite à Milan au service de Ludovic Sforza, puis à Florence, à Rome et enfin en France, où François Ier l'accueille au Clos Lucé, près d'Amboise, où il meurt.

Peintre, sculpteur, ingénieur, architecte et anatomiste, il laisse quelque six mille feuillets de notes et de dessins, largement inédits de son vivant, dont l'influence sur la science de son temps a par conséquent été nulle.

Contribution

Léonard consacre à l'anatomie du cerveau un travail considérable, motivé précisément par l'importance qu'il prête aux ventricules dans la vie mentale de l'homme.

Vers 1506, il met au point un procédé d'une ingéniosité remarquable : il injecte de la cire fondue dans les cavités ventriculaires d'un cerveau de bœuf, laisse durcir, puis dissèque le tissu autour du moulage.

Il obtient ainsi la première représentation exacte de la forme tridimensionnelle du système ventriculaire [1].

Ses dessins atteignent une précision inégalée avant lui.

Mais, comme le notent Bennett et Hacker, il continue d'y assigner les facultés mentales aux différents ventricules.

Sa seule déviation par rapport à la doctrine fixée par Némésius onze siècles plus tôt consiste à localiser la perception et la sensation dans le ventricule moyen plutôt que dans les ventricules latéraux, changement qu'il opère au motif que la plupart des nerfs sensoriels convergent vers le mésencéphale plutôt que vers une structure plus antérieure [1].

Le cas de Léonard illustre exemplairement la thèse de ce rapport : une technique d'observation nouvelle, appliquée avec rigueur, ne suffit pas à déloger un cadre conceptuel. Il faut encore que quelqu'un pose la question de savoir si les cavités, ou la substance, sont le siège des fonctions.

[illegible]

26

4.2. Jean Fernel (1497-1558) et l'invention de la physiologie

Vie et œuvre générale

Jean Fernel, né à Montdidier en Picardie, étudie la philosophie et les mathématiques au collège de Sainte-Barbe à Paris avant de se tourner vers la médecine.

Docteur régent de la faculté de Paris, il devient le médecin de Catherine de Médicis puis de Henri II. Bennett et Hacker le datent de 1495-1558 [1] ; la littérature spécialisée retient plus généralement 1497 comme année de naissance. La divergence est signalée ici plutôt que tranchée.

Contribution

C'est à Fernel, et non à Aristote ni à Galien, que revient le premier traitement formel de la physiologie.

Le « De naturali parte medicinae », publié à Paris en 1542, contient la première occurrence du mot « **physiologie** » [22].

Fernel y distingue l'anatomie, qui indique seulement où les processus prennent place, de la physiologie, qui étudie ce que sont les processus ou fonctions des différents organes.

L'ouvrage est rebaptisé « Physiologie » dans l'édition de 1554 et devient rapidement le traité de référence, position qu'il conservera plus d'un siècle [1].

Ses observations empiriques s'accommodent d'un cadre aristotélicien tardif, modifié par les penseurs chrétiens et par la grande synthèse de Thomas d'Aquin.

Comme Aristote, Fernel tient que les plantes et les animaux ont une âme (anima) ou principe de vie, et que la possession d'une âme rationnelle est le propre de l'homme.

Mais, à la différence d'Aristote et à la suite d'Aquin, il conçoit l'âme rationnelle comme distincte de l'âme nutritive et sensitive, séparable du corps et immortelle [23].

« Chez tous les êtres animés, et surtout chez l'homme, écrit-il, le corps a été créé en vue de l'âme (gratia animae) » : il n'est pas seulement une habitation (diversorium), mais un instrument ajusté aux pouvoirs inhérents de l'âme.

Ce qui, du point de vue du présent rapport, importe le plus est ailleurs.

Fernel observe que **certains de nos actes se produisent sans l'action de la volonté**, sans intention ni aucune autre directive de l'esprit : les mouvements des yeux et des paupières, ceux de la tête et des mains pendant le sommeil, ceux qui accompagnent la respiration.

Ces mouvements musculaires n'impliquent aucun acte de volonté et peuvent donc être regardés comme des réflexes.

Fernel est catégorique : le mouvement musculaire peut se produire sans que la volonté initie un acte volontaire ; il existe des actes moteurs dans lesquels la pensée n'a aucune part [22]. Bennett et Hacker voient dans cette intuition « le commencement d'une investigation qui ne sera achevée qu'avec l'œuvre de Sherrington au XXe siècle » [1]. Descartes ne cite pas la Physiologie de Fernel dans son « Traité de l'homme », mais sa doctrine des actes moteurs sans esprit y trouve manifestement son fondement.

4.3. André Vésale (1514-1564)

Vie et œuvre générale

Andries van Wesel naît à Bruxelles dans une famille de médecins au service des Habsbourg.

Il étudie à Louvain, puis à Paris auprès de Jacobus Sylvius et de Johann Guenther, enseignants galénistes orthodoxes.

Nommé à vingt-trois ans professeur d'anatomie et de chirurgie à Padoue, il y pratique lui-même les dissections, rompant avec l'usage qui réservait le geste au barbier tandis que le professeur lisait Galien.

Le « De humani corporis fabrica » paraît à Bâle en 1543, l'année même du « De revolutionibus » de Copernic.

Vésale quitte ensuite l'enseignement pour devenir médecin de Charles Quint puis de Philippe II ; il meurt au retour d'un pèlerinage à Jérusalem, sur l'île de Zante.

Contribution

Vésale témoigne de façon saisissante de la domination de la doctrine ventriculaire dans sa formation.

Il rapporte que, lorsqu'il suivait le cours de philosophie à l'école du Château, à l'université de Louvain, en 1503, on lui lisait des commentaires sur le traité d'Aristote « sur l'âme » où l'on affirmait que le cerveau avait trois ventricules — ce qui, note-t-il, ne se trouve pas dans le traité d'Aristote.

Le premier, antérieur, était appelé ventricule du « sensus communis », parce que les cinq sens y apportent les couleurs, les goûts, les sons et les qualités tactiles ; le deuxième était assigné à l'imagination et au raisonnement ; le troisième était consacré à la mémoire [24].

Ses propres dessins des ventricules humains, publiés en 1543, sont d'une exactitude nouvelle.

Il les accompagne pourtant de descriptions de la génération du pneuma psychique dans les ventricules et de sa distribution aux nerfs qui ne diffèrent guère de celles de Galien treize siècles plus tôt : « je n'ose rien attribuer de plus aux ventricules, sinon qu'ils sont des cavités et des espaces dans lesquels l'air inhalé, ajouté au pneuma vital venu du cœur, est, par la vertu de la substance particulière du cerveau, transformé en pneuma animal » [24].

Sa contribution décisive est ailleurs : **il est le premier à formuler un doute argumenté sur la localisation ventriculaire des fonctions psychologiques.**

Son argument est comparatif. La forme des ventricules étant à peu près la même chez de nombreux mammifères, y compris l'homme, il est difficile d'y associer des fonctions psychologiques comme le raisonnement, qui démarquent l'homme des autres animaux :

« Tous nos contemporains, autant que je puisse le comprendre, refusent aux singes, aux chiens, aux chevaux, aux moutons, au bétail et aux autres animaux, les principaux pouvoirs de l'“âme rationnelle” — sans parler d'autres pouvoirs —, et attribuent à l'homme seul la faculté de raisonner ; et ils assignent cette faculté à parts égales à tous les hommes. Et pourtant nous voyons clairement, en disséquant, que les hommes ne l'emportent pas sur ces animaux par la possession de quelque cavité particulière. » [25]

Vésale ne substitue rien à la doctrine qu'il ébranle. Mais ses écrits, notent Bennett et Hacker, préparent la voie à Thomas Willis qui, un siècle plus tard, opérera le déplacement définitif de l'attention des ventricules vers la substance du cerveau [1,26].



Figure 6 — André Vésale (1514-1564), professeur d'anatomie à Padoue (d'après [1])

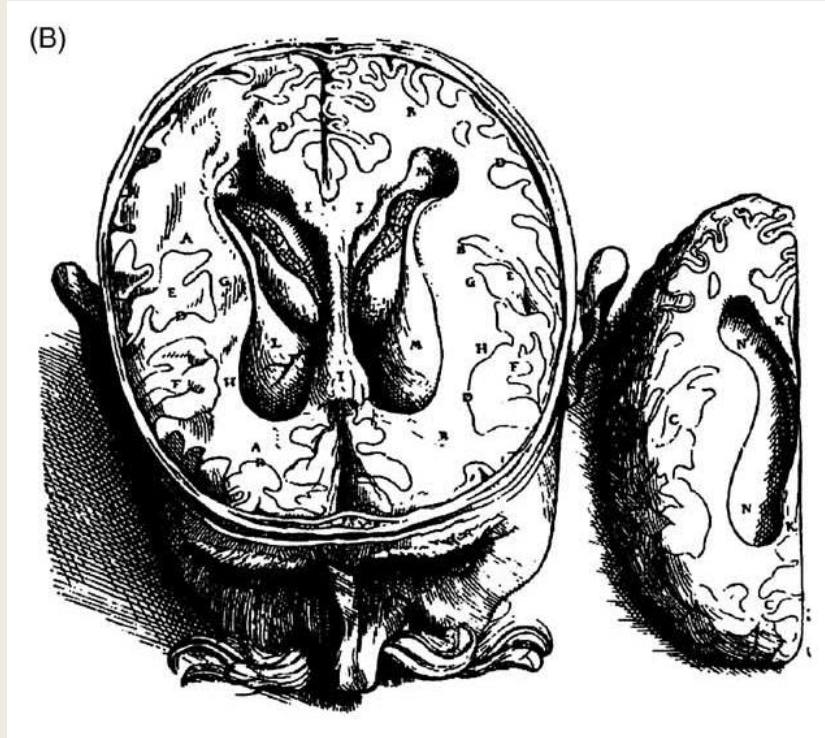


Figure 7 — Vue du cerveau montrant les ventricules, *De humani corporis fabrica* (1543) (d'après [1])

4.4. Thomas d'Aquin (1225-1274)

Thomas d'Aquin n'intervient pas directement dans l'histoire de l'anatomie, mais sa synthèse détermine le cadre dans lequel Fernel et, indirectement, Descartes penseront l'âme.

Capitalisant sur les remarques obscures d'Aristote au sujet de l'intellect actif, il soutient que « le principe intellectuel que l'on appelle l'esprit ou l'intellect a une opération par lui-même (per se) à laquelle le corps ne participe pas. [...] Par conséquent, l'âme humaine, que l'on appelle l'intellect ou l'esprit, est quelque chose d'incorporel et de subsistant » (Somme théologique I, 76, 1), citation rapportée par l'essai socle [1].

Bennett et Hacker jugent que, dans cet effort, Aquin « a réifié l'intellect, traité la forme comme séparable de la matière, et confondu l'incorporéité des puissances (qui sont des abstractions) avec l'incorporéité alléguée de l'âme, conçue comme une partie non physique de l'être humain » [23].

La conception aristotélicienne est ici détournée dans le sens d'un dualisme dont Descartes tirera les conséquences.

5. Le XVII^e siècle : la fin de la doctrine ventriculaire

5.1. René Descartes (1596-1650)

Vie et œuvre générale

René Descartes naît à La Haye, en Touraine — la commune porte aujourd'hui son nom —, dans une famille de petite noblesse de robe.

Il est formé au collège jésuite de La Flèche, puis étudie le droit à Poitiers.

Après quelques années de voyages et d'engagement militaire, il s'installe aux Provinces-Unies, où il séjournera vingt ans et rédigera l'essentiel de son œuvre : le « Discours de la méthode et ses essais », dont la Dioptrique (1637), les Méditations métaphysiques (1641), les Principes de la philosophie (1644) et les Passions de l'âme (1649).

Le « Traité de l'homme », écrit vers 1633 mais retenu après la condamnation de Galilée, ne paraîtra qu'après sa mort, en latin en 1662 puis en français en 1664. Appelé à Stockholm par la reine Christine, il y meurt en février 1650.

Les quatre ruptures

Bennett et Hacker présentent Descartes comme un « bouleversement profond de la pensée européenne ». Bien que des aspects de sa philosophie restent enracinés dans la scolastique aristotélicienne, la nouveauté de ses réflexions constitue le point de départ de la philosophie moderne. Il s'accorde avec les scolastiques sur quatre points : l'intellect peut opérer indépendamment du corps ; l'âme ou l'esprit est incorporel ; il peut exister indépendamment du corps ; il est immortel. Mais il rompt avec eux sur quatre autres [1].

L'esprit est l'âme tout entière. Pour les scolastiques, l'esprit — entendu comme l'intellect — n'était qu'une partie de l'âme, la partie immortelle et séparable ; les fonctions nutritive et sensitive étaient conçues, à la manière aristotélicienne, comme la forme du corps. Descartes récuse radicalement cette division : l'âme n'est pas le principe de la vie mais le principe de la pensée ou de la conscience. Les fonctions de l'âme nutritive et de l'âme sensitive ne sont pas des fonctions essentielles de l'esprit cartésien, mais du corps. Toutes les fonctions essentielles de la vie animale doivent être conçues en termes purement mécaniques — ce qui aura des effets profonds sur le développement ultérieur de la neurophysiologie.

Les frontières du mental sont redessinées. **L'essence de l'esprit cartésien n'est pas l'intellect seul mais la pensée ou la conscience.** Une personne est essentiellement une « res cogitans », une chose pensante « *Cogito ergo sum* ». Descartes étend les concepts de pensée bien au-delà de ce qu'Aristote ou les scolastiques auraient attribué à l'âme rationnelle : il y inclut « tout ce dont nous sommes conscients qu'il se passe en nous, pour autant que nous en avons conscience » (Principes de la philosophie, I-9). La pensée est ainsi définie par la conscience, et la conscience assimilée à la conscience de soi.

L'union de l'esprit et du corps, quoique « intime », est celle de deux substances distinctes. Contrairement à la pensée scolastique selon laquelle un être humain est une substance unitaire (un ens per se), Descartes laisse entendre qu'un **être humain n'est pas une substance individuelle mais une entité composite**. La personne — l'ego — est en revanche une substance individuelle, et elle est identique à l'esprit.

La matière n'a qu'une seule propriété essentielle : l'étendue. Descartes conçoit les principes d'explication dans les sciences physiques et biologiques comme purement mécaniques, à la seule exception de la neuropsychologie des êtres humains, uniques dans la nature par la possession d'un esprit.

Les esprits animaux et la glande pinéale

Descartes remplace les conceptions d'Aristote et de Galien, dans lesquelles le pneuma psychique était engendré dans les ventricules, par l'hypothèse que les ventricules sont le lieu de génération de corpuscules participant directement aux phénomènes mécaniques.

Ce sont les esprits animaux, conduits par les nerfs et transmis aux cellules musculaires pour produire l'action.

« Les parties du sang qui pénètrent jusqu'au cerveau, écrit-il, servent non seulement à nourrir et entretenir sa substance, mais aussi et principalement à y produire un certain vent très subtil, ou plutôt une flamme très vive et très pure, que l'on nomme les esprits animaux » [27].

Il est explicite sur leur nature : ce sont des corps matériels, « qui n'ont d'autre propriété que d'être des corps extrêmement petits qui se meuvent très rapidement, comme les jets de flamme qui sortent d'une torche » [28].

Le mot « esprits » est malheureux pour désigner les composants d'une théorie mécanique, mais Descartes n'entend rien d'autre qu'un air ou un vent très fin.

Le flux de ces esprits depuis les ventricules implique l'ouverture de valves particulières dans leurs parois, permettant un écoulement conséquent dans le nerf moteur approprié et la contraction du muscle.

Dans le cas d'un comportement involontaire associé, par exemple, à une piqûre d'épingle, cela conduirait à une tension sur les filaments qui ouvrent les valves adéquates pour libérer les esprits animaux dans les nerfs moteurs qui contractent le muscle et éloignent le membre du point d'indentation.

Descartes n'emploie le **mot « réflexe »** qu'une seule fois, mais la notion est impliquée partout dans ses descriptions du comportement animal et des réactions humaines non volitionnelles.

Le Traité de l'homme soutient que de **tels actes moteurs requièrent non seulement un processus excitateur mais aussi un processus inhibiteur** — spéculation qui sera confirmée expérimentalement par Sherrington et analysée au niveau cellulaire par son élève John C. Eccles [1].

Quant au mouvement volontaire, Descartes s'écarte fondamentalement de la doctrine ventriculaire.

Il nie que les ventricules soient le siège des pouvoirs sensitifs et rationnels de l'être humain, et soutient que l'esprit humain interagit avec le corps au niveau de la glande pinéale — qu'il place incorrectement à l'intérieur du ventricule.

Sa justification est instructive :

« Il faut reconnaître aussi que, bien que l'âme soit jointe à tout le corps, il y a néanmoins en celui-ci quelque partie en laquelle elle exerce ses fonctions plus particulièrement qu'en toutes les autres. [...] En examinant la chose avec soin, il me semble avoir clairement établi que la partie du corps en laquelle l'âme exerce immédiatement ses fonctions n'est point le cœur, ni non plus tout le cerveau, mais seulement la plus intérieure de ses parties, qui est une certaine glande fort petite, située dans le milieu de sa substance et

tellement suspendue au-dessus du conduit par lequel les esprits de ses cavités antérieures ont communication avec ceux de la postérieure. » [28]

Le raisonnement qui conduit à la pinéale mérite d'être noté : elle est située entre les deux hémisphères et n'est pas elle-même bifurquée.

Descartes en conclut que c'est nécessairement en elle que « les deux images qui viennent d'un seul objet par les deux yeux, ou les deux impressions qui viennent d'un seul objet par les doubles organes des autres sens, se peuvent assembler en une seule avant qu'elles parviennent à l'âme, en sorte qu'elles ne lui représentent pas deux objets au lieu d'un » [28,29].

L'originalité de cette théorie et son destin ultérieur ont fait l'objet d'analyses détaillées [29,30].

L'avertissement de Descartes et la critique de Bennett et Hacker

Descartes met en garde contre une erreur : bien que l'image engendrée sur la glande pinéale ressemble à sa cause — immédiatement l'image rétinienne, médiatement l'objet perçu —, la perception sensorielle résultante n'est pas causée par la ressemblance.

Car, observe-t-il, cela exigerait « encore d'autres yeux dans notre cerveau, avec lesquels nous pussions l'apercevoir » [31].

L'avertissement est juste, mais la précaution insuffisante : Descartes était factuellement dans l'erreur en identifiant la pinéale au lieu d'un sensus communis, et en pensant qu'une image correspondant à l'image rétinienne était reconstituée dans le cerveau.

Bennett et Hacker relèvent trois confusions conceptuelles enchâssées dans cette théorie.

1. D'abord, supposer que les images venues d'organes doubles doivent être unies dans le cerveau pour que l'âme ne se voie pas présenter deux objets au lieu d'un.
2. Ensuite, supposer que l'âme « considère directement » les formes ou images du cerveau lorsqu'elle perçoit un objet.
3. Enfin, supposer que c'est l'âme, plutôt que l'animal vivant, qui perçoit.

La première erreur présuppose exactement ce contre quoi Descartes avait mis en garde ; la troisième est une forme de ce que les auteurs appellent l'erreur méréologique — la méréologie étant la logique des relations de la partie au tout — et consiste à attribuer à une partie d'une créature des attributs qui ne peuvent logiquement être attribués qu'à la créature entière [12,32].

Contribution

Le bilan est double.

Descartes a fait la contribution fondamentale **d'ouvrir toute l'activité animale à l'analyse mécanique**, c'est-à-dire à ce qui allait devenir la physiologie et les neurosciences.

En associant les capacités psychologiques des humains à la glande pinéale, il a déplacé la considération de leur dépendance physique des ventricules vers la matière du cerveau.

Sa conviction que l'explication biologique fondamentale au niveau neurophysiologique sera en termes de causation efficiente a été triomphalement validée [17].

Mais il a aussi légué le cadre dans lequel l'esprit devient le sujet des attributs psychologiques — cadre dont, selon ses critiques, **les neurosciences contemporaines n'ont pas fait autre chose que remplacer un terme par un autre.**

Ses contemporains ne tardèrent pas à objecter que la pinéale n'est pas dans les ventricules et que d'autres mammifères possèdent également cette glande : la réponse de Descartes à Vésale n'était pas adéquate.

Ce déplacement de l'attention des ventricules vers la substance du cerveau devait atteindre sa conclusion entre les mains d'un jeune homme, Thomas Willis, qui avait vingt-neuf ans à la mort de Descartes [1].

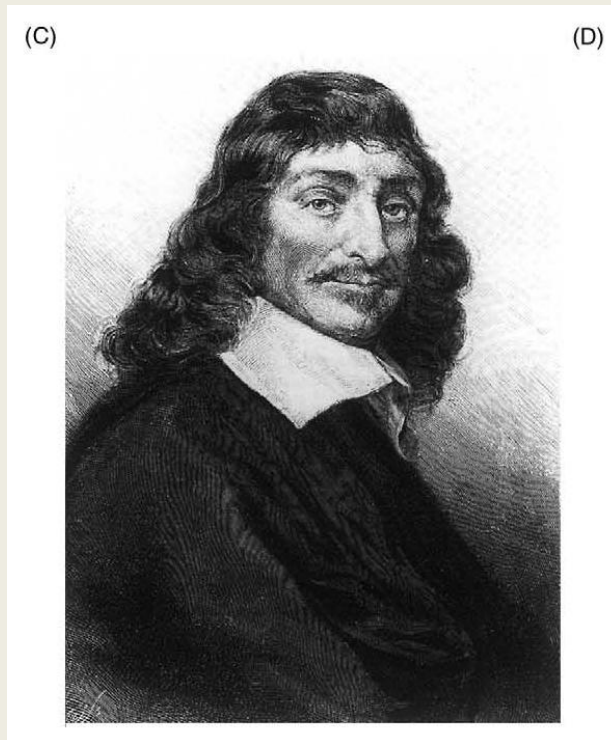


Figure 8 — René Descartes (1596-1650) (d'après [1])

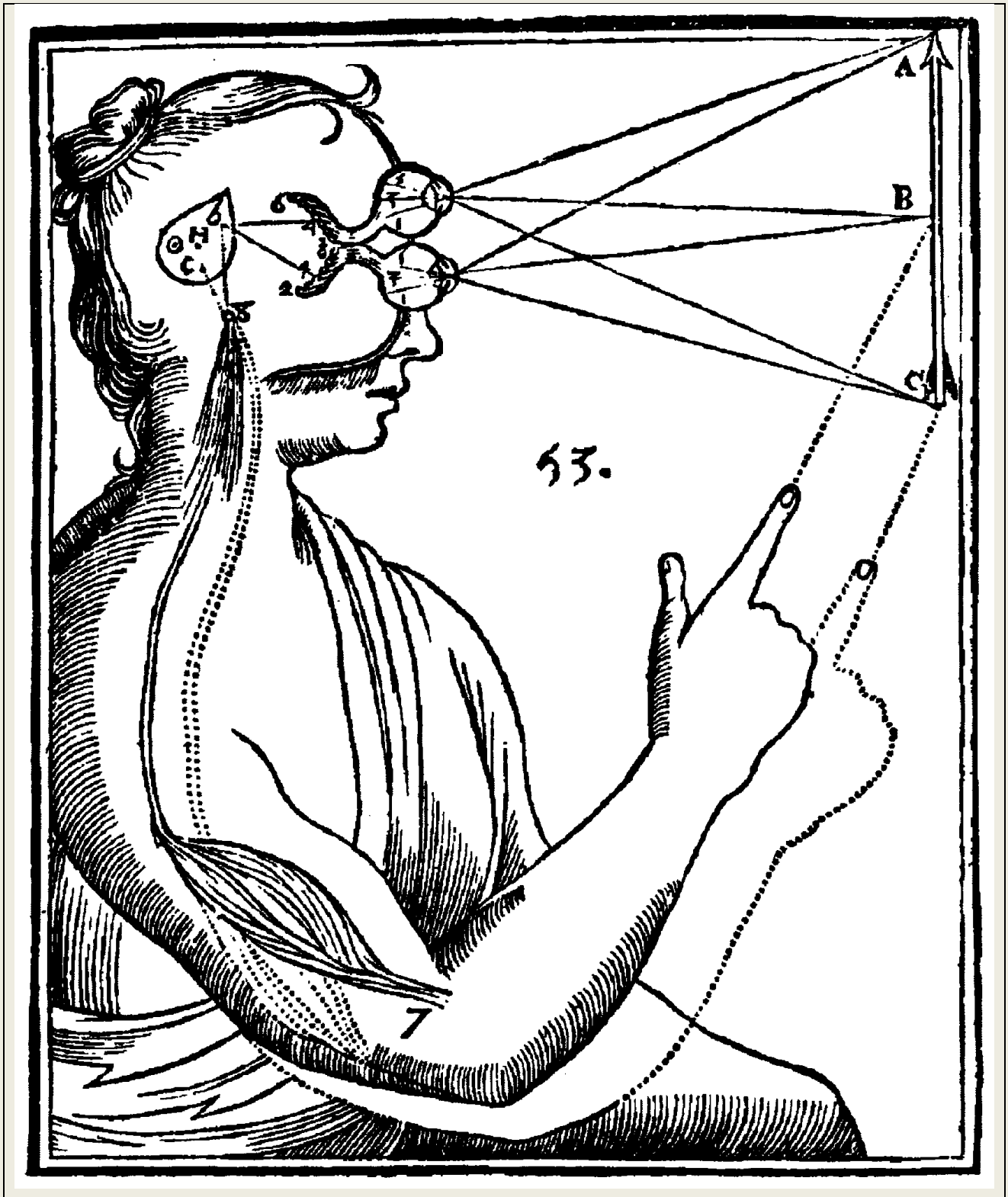


Figure 9 — Dessin du *De homine* (1662) : la lumière entre dans l'œil et forme une image sur la rétine ; les nerfs creux projettent vers les ventricules, et le mouvement de la glande pinéale (H) libère les esprits animaux dans les nerfs moteurs (d'après [1])

5.2. William Harvey (1578-1657)

La démonstration par **Harvey**, dans « l'Exercitatio anatomica de motu cordis » (1628), que le cœur est une pompe mécanique et que le sang circule, joue dans cette histoire un rôle indirect mais déterminant.

Elle établit qu'un organe dont la fonction paraissait relever d'un principe vital peut être compris en termes purement hydrauliques.

C'est le premier grand succès du programme mécaniste dans les sciences biologiques, et Bennett et Hacker le mentionnent comme l'une des deux raisons — avec l'argumentation cartésienne — de la démission rapide de la science téléologique aristotélicienne [1].

5.3. Thomas Willis (1621-1675)

Vie et œuvre générale

Thomas Willis naît près d'Oxford, dans une famille royaliste.

Il sert dans l'armée du roi pendant la guerre civile, ce qui retarde sa carrière, puis exerce la médecine à Oxford dans des conditions modestes.

La Restauration lui vaut, en 1660, la chaire Sedleian de philosophie naturelle.

Membre fondateur de la Royal Society, il appartient au cercle oxonien qui réunit Robert Boyle, Robert Hooke, Richard Lower et le jeune Christopher Wren.

Il s'installe à Londres en 1667 et y acquiert la clientèle la plus lucrative de la ville.

Le « Cerebri anatome , cui accessit nervorum descriptio et usus » paraît en 1664 ; le « De anima brutorum » en 1672 [33].

L'âme corporelle et l'âme rationnelle

À la suite de ses observations sur des **patients présentant des troubles neurologiques et examinés post mortem**, Willis conclut que les ***attributs psychologiques des humains dépendent fonctionnellement du cortex et non des ventricules***.

Il l'argumente longuement dans le De anima brutorum et dans le Cerebri anatome, dont la force de conviction doit beaucoup aux magnifiques planches réalisées par le jeune Christopher Wren d'après ses esquisses [34,35].

Willis assigne à l'homme et à tous les autres animaux un système de particules qu'il nomme l'âme corporelle.

« Cette âme, écrit-il, naît avec le corps à partir d'une matière convenablement disposée ; elle ne peut être perçue par nos sens, mais n'est connue que par ses effets et ses opérations. Si le corps ou cette âme est blessé de telle sorte que les particules de l'âme disparaissent de la concrétion, le corps, rendu sans âme, tend à la corruption » [36]. Il détaille ensuite le rôle des « esprits vitaux » du sang et des « esprits animaux » du cerveau et des nerfs, le mot « esprits » étant pris au sens où Descartes l'entendait, celui de la distillation d'une liqueur.

L'apport décisif tient à la localisation.

Willis associe les fonctions de perception, de mémoire et de volition au cortex cérébral, et plus précisément aux circonvolutions, entre lesquelles les esprits animaux se déplaceraient.

Cela explique, selon lui, pourquoi ces circonvolutions sont beaucoup plus nombreuses chez l'homme que chez les autres animaux — argument exactement inverse de celui que Galien tirait de l'âne :

« Puisque, pour les divers actes de l'imagination et de la mémoire, les esprits animaux doivent être mus de-ci de-là de façon répétée dans certaines limites distinctes et par les mêmes voies ou chemins, il faut donc de nombreux replis et circonvolutions du cerveau pour ces divers agencements des esprits animaux ; c'est-à-dire que les apparences des choses perceptibles y sont rangées, comme en divers greniers et entrepôts, et peuvent, en temps voulu, en être rappelées. » [34]

Il distingue en outre la substance corticale, où les esprits animaux sont produits, de la substance médullaire, qui sert à leur distribution : « il semble très probable que les esprits animaux sont créés en totalité ou en grande partie dans la substance corticale du cerveau. [...] La substance médullaire du cerveau semble partout comme celle de la moelle allongée et de la moelle épinière, et l'on sait bien que les parties médullaires servent à l'opération et à la distribution des esprits animaux, mais nullement à leur génération » [34].

La « médullaire » désigne la substance blanche, la « corticale » la substance grise.

Le réflexe et le point de contact

Willis **décrit le cortex dans un arc réflexe allant de la sensation à l'acte moteur**, et il est clair qu'il tient tous les actes moteurs des animaux autres que l'homme pour réflexes : « parce que les brutes ou les hommes, tant qu'ils ne connaissent pas encore les choses, manquent d'appétit spontané, ils sont donc dépourvus du principe interne du mouvement, ne se meuvent eux-mêmes ou leurs membres que lorsqu'ils y sont excités par l'impulsion de l'objet externe ; et ainsi la sensation précédant le mouvement en est en quelque manière la cause » [36].

La nature réflexe de nombreux actes moteurs est soulignée par son commentaire sur les animaux coupés en morceaux — grenouilles, anguilles et serpents qui, le cœur ôté, vivent encore quelque temps et sautent —, phénomène qui conduira certains neurophysiologistes des siècles suivants à concevoir une « âme spinale ».

Pour les actes volitionnels, Willis fait intervenir l'âme rationnelle, immortelle, et localise le point de contact entre l'esprit et le corps dans le corps calleux — et non, comme Descartes, dans la glande pinéale incorrectement située dans un ventricule.

La différence de localisation ne change rien à la difficulté : Willis reste devant le problème insoluble d'expliquer l'interaction entre l'âme rationnelle immatérielle et l'âme corporelle matérielle.

Il le reconnaît et s'en remet au Créateur [36].

Contribution

« Le résultat de ces recherches et conjectures de Willis, écrivent Bennett et Hacker, fut de déplacer l'attention complètement hors des ventricules pour la première fois en plus de mille ans, et de centrer à la

fois la recherche et la spéculation sur le cortex comme source des attributs psychologiques des humains » [1].

Willis est également l'**inventeur du mot « neurologie »** et l'auteur de la première description du polygone artériel de la base du cerveau qui porte son nom.

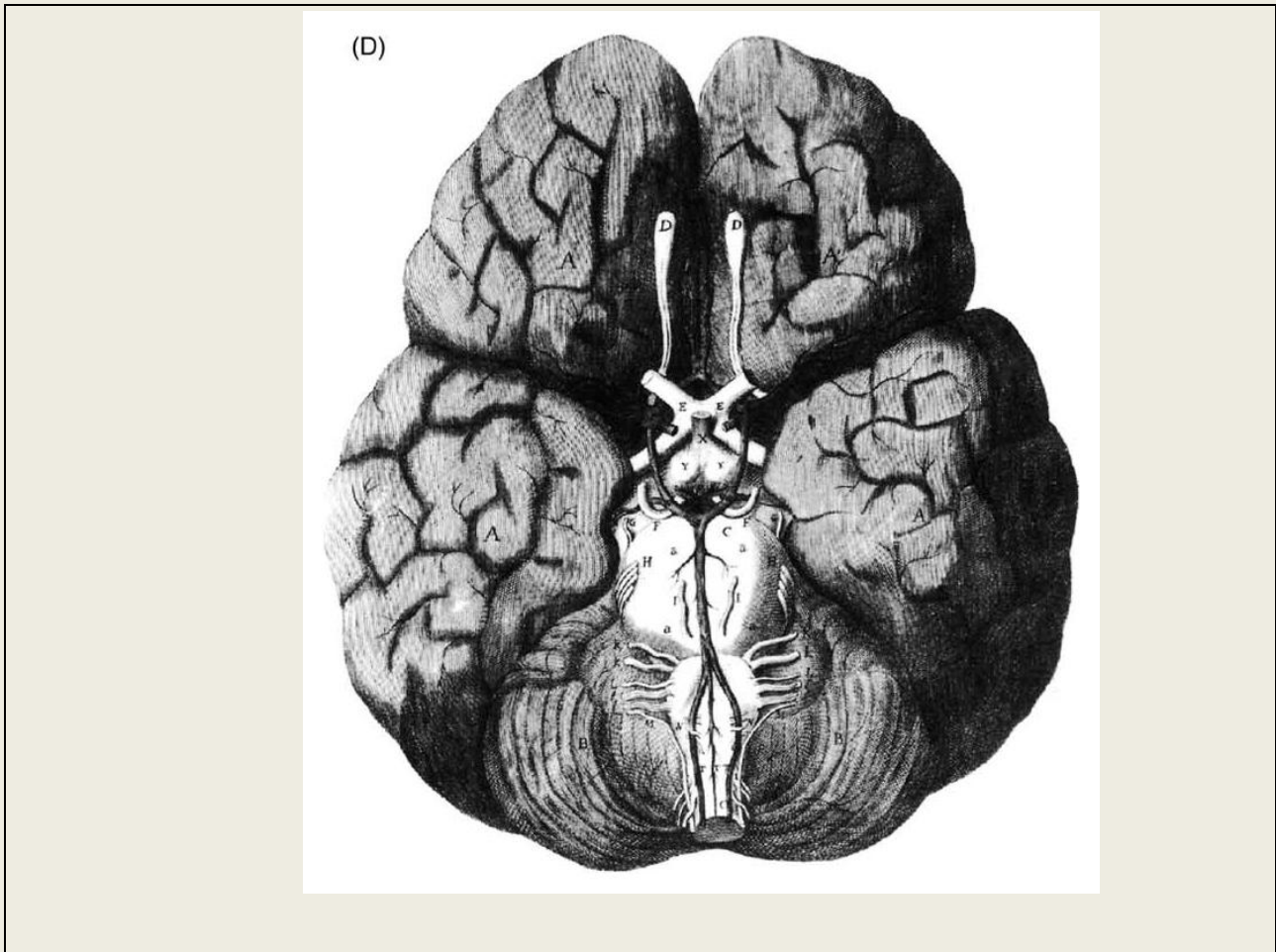


Figure 10 — Base du cerveau, planche du *De cerebri anatome* (1664), illustrée par Christopher Wren (d'après [1])

5.4. Christopher Wren, Bauhin, Sylvius, Wepfer et Malpighi

Christopher Wren (1632-1723), futur architecte de la cathédrale Saint-Paul, est alors un jeune savant du cercle d'Oxford. C'est lui qui exécute, d'après les esquisses de Willis, les planches du *Cerebri anatome*, dont la qualité contribue puissamment à la diffusion des thèses de l'auteur [36]. La figure 12 en reproduit la vue de la base du cerveau.

Willis n'est pas isolé.

Une étude récente montre que le déplacement de la doctrine ventriculaire vers un modèle cortico-centrique mobilise plusieurs acteurs sur deux siècles [26].

Caspar Bauhin (1560-1624) rejette l'idée que les esprits animaux naissent dans les ventricules ;

Johann Wepfer (1620-1695) soutient sa thèse parenchymateuse ;

Franciscus Sylvius (1614-1672) propose que les esprits animaux soient distribués par un système comparable à la circulation sanguine ;

Marcello Malpighi (1628-1694) décrit des glandes corticales comme unités fonctionnelles.

Au siècle suivant, **Emanuel Swedenborg** (1688-1772) postule que le cortex contient des régions spécialisées — cerebellula ou sphérules — responsables de fonctions distinctes, anticipation de la localisation fonctionnelle corticale que les auteurs de cette étude estiment devoir lui être créditée plutôt qu'à Franz Joseph Gall.

6. Le XVIIIe siècle : la moelle épinière, l'âme spinale et l'idée de réflexe

Le siècle qui suit Willis n'apporte, sur la localisation corticale, aucun progrès : « pendant cent ans après Willis, il n'y eut aucune avancée sur le problème de la localisation fonctionnelle dans le cerveau », constatent Bennett et Hacker [1].

Le mouvement se déplace ailleurs, vers la moelle épinière, autour d'une question qui paraît d'abord anecdotique et se révèle décisive : comment un animal décapité peut-il encore se mouvoir ?

Deux réponses s'affrontent — il possède une âme résiduelle dans sa moelle, ou bien le mouvement en question ne requiert aucune âme.

La seconde l'emportera, mais il faudra un siècle et demi.

6.1. Domenico Mistichelli (1675-1715)

Médecin et anatomiste italien, professeur à Pise puis médecin du pape Clément XI, **Mistichelli** publie en 1709 un « Trattato dell'Apoplessia » dans lequel il décrit et illustre la décussation des pyramides, c'est-à-dire le croisement des fibres nerveuses de gauche à droite et de droite à gauche à la jonction spino-bulbaire :

« Ce que j'ai récemment observé, c'est que la moelle allongée est extérieurement entrelacée de fibres qui ressemblent de très près aux tresses nattées d'une femme. Il arrive donc que de nombreux nerfs qui s'étendent d'un côté ont leurs racines de l'autre ; ainsi, par exemple, ceux qui s'étendent au bras droit, par ce tressage, peuvent aisément avoir leurs racines dans les fibres gauches des méninges. » [37]

L'observation fournit le substrat anatomique du fait clinique, connu depuis Hippocrate, que la lésion d'un côté du cerveau paralyse le côté opposé du corps.

Le dessin de Mistichelli montre également la rotation externe caractéristique d'un membre paralysé.

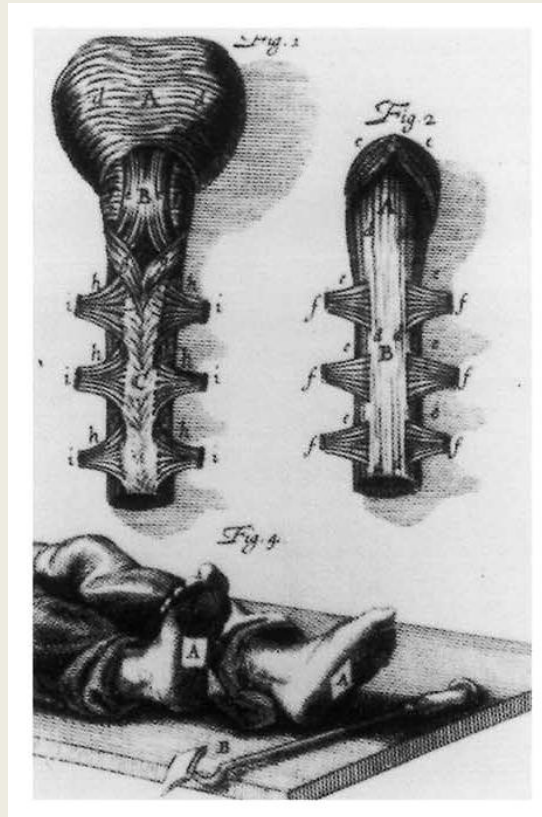


Figure 11 — Figure de Domenico Mistichelli (1709) montrant la décussation des pyramides et la rotation externe d'un membre paralysé (d'après [1])

6.2. François Pourfour du Petit (1664-1741)

Vie et œuvre

Né à Paris, **Pourfour du Petit** étudie la médecine à Montpellier puis exerce comme chirurgien militaire dans les armées de Louis XIV, fonction qui lui donne accès à un matériel clinique exceptionnel : les plaies crâniennes par arme.

Il est ensuite médecin à l'Hôtel-Dieu et membre de l'Académie royale des sciences.

On lui doit également la description du système nerveux sympathique cervical et l'identification du syndrome qui porte parfois son nom.

Contribution

En 1727, du Petit va plus loin que Mistichelli en traçant l'origine des fibres qui décussent jusqu'au cortex :

« Toute la substance corticale des hémisphères cérébraux fournit la partie médullaire qui n'est elle-même qu'une masse d'un nombre infini de tubes, dont les uns constituent le corps calleux tandis que les autres se réunissent pour former les corps cannelés du milieu. [...] Les fibres médullaires dont il est composé traversent le pont, séparées les unes des autres par les fibres pontiques auxquelles elles sont entrelacées. Elles se rassemblent de nouveau à la partie inférieure du pont pour former exclusivement les corps pyramidaux. » [38]

Chaque corps pyramidal se divise à sa partie inférieure en deux grands faisceaux de fibres, parfois trois ou quatre ; ceux du côté droit passent à gauche et ceux du côté gauche à droite.

Ce travail remarquable, qui situe dans le cortex l'origine des fibres pyramidales, est prolongé par l'identification, comme chirurgien militaire, du fait qu'une paralysie motrice controlatérale suit une blessure du cortex cérébral.

Du Petit explique alors le mouvement par le passage des esprits animaux depuis le cortex, à travers le striatum et les ganglions de la base, puis à travers les pyramides jusqu'au muscle.

Bennett et Hacker jugent que « ce travail prémonitoire de du Petit a une résonance remarquablement moderne » : il donne la première description explicite d'un cortex moteur contrôlant le mouvement par le faisceau pyramidal [1].

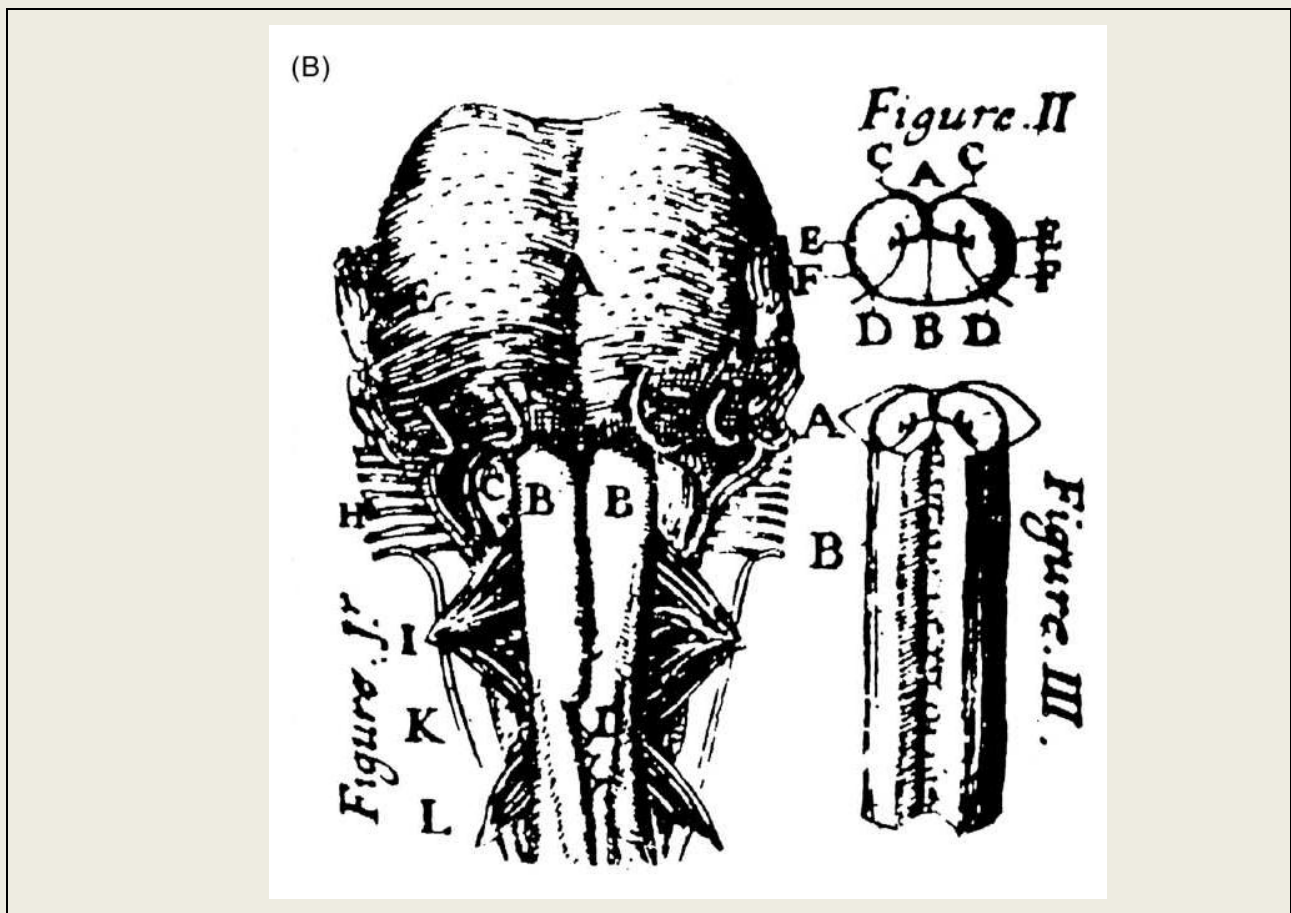


Figure 12 — Croisement des pyramides tel que décrit et démontré expérimentalement chez le chien ; planches des Lettres d'un médecin (1727) (d'après [1]).

6.3. Alexander Stuart (1673-1742)

Médecin écossais, membre de la Royal Society, Stuart est le premier à conduire une étude systématique de la capacité de la moelle épinière à assurer la contraction musculaire et le mouvement en l'absence de l'encéphale.

Dans sa Croonian Lecture de 1739, il décrit l'expérience suivante :

« Cette expérience se réalise en suspendant une grenouille vivante par les pattes antérieures dans un châssis. La tête ayant été coupée à la première vertèbre du cou avec des ciseaux, une petite sonde, dont le bouton à l'extrémité a d'abord été aplati par l'image, doit être poussée très doucement sur l'extrémité supérieure de la medulla spinalis, dans la première vertèbre du cou ; sur quoi les membres inférieurs, qui pendaient librement, se contracteront immédiatement. La même sonde poussée doucement à travers le trou de l'occiput sur la moelle allongée fera bouger les yeux, et parfois s'ouvrir la bouche. » [39]

Stuart conclut que la compression a chassé les esprits animaux hors de la moelle vers les nerfs des muscles, et que le mouvement musculaire volontaire chez l'animal vivant procède de la même manière, par une impulsion de l'esprit ou de la volonté sur les esprits animaux.

L'interprétation est fausse, mais le fait établi — la moelle isolée commande le mouvement — devient la donnée que tout le siècle devra expliquer.

Une remarque de datation s'impose.

Le document source donne pour Stuart les dates 1637-1742 [1], ce qui lui prêterait cent cinq ans d'existence ; la date de naissance généralement retenue est 1673.

Il s'agit selon toute vraisemblance d'une coquille typographique dans l'article original, et elle est corrigée

6.4. Stephen Hales (1677-1761)

Ecclésiastique et physiologiste anglais, connu surtout pour ses mesures de la pression artérielle et de la sève, **Hales** avait observé qu'une grenouille décapitée convulse lorsqu'on lui détruit la moelle puis devient immobile.

L'expérience de Stuart est présentée comme confirmant ces observations [1].

Hales figure ainsi parmi les premiers à établir expérimentalement que **la moelle épinière est nécessaire aux mouvements résiduels de l'animal privé d'encéphale**.

6.5. Robert Whytt (1714-1766)

Vie et œuvre générale

Robert Whytt, né à Édimbourg, y étudie la médecine avant de compléter sa formation à Londres, Paris et Leyde, auprès de Boerhaave.

Professeur de théorie de la médecine à Édimbourg à partir de 1747, il devient président du Royal College of Physicians of Edinburgh et médecin du roi pour l'Écosse.

Il laisse un « Essay on the Vital and other Involuntary Motions of Animals » (1751) et des « Observations on the Sensibility and Irritability of the Parts of Men and Other Animals », ainsi que le premier traité moderne sur les affections nerveuses.

Le réflexe pupillaire à la lumière porte encore son nom.

Contribution

Whytt reprend le problème posé par Stuart et Hales : comment les animaux peuvent-ils continuer de fonctionner, à un certain niveau, en l'absence de l'encéphale ? Sa réponse est un refus argumenté du mécanisme :

« Si les mouvements d'une tortue après décollation, ou après la perte de son cerveau, ne peuvent procéder du simple mécanisme, mais doivent être indubitablement attribués au principe vivant qui était la cause de ses mouvements à l'état sain ; et si la même chose est vraie des actions accomplies par les papillons après la perte de leur tête, il s'ensuit que les mouvements et autres signes de vie que l'on observe dans le corps et les membres d'une grenouille pendant plus de trente minutes après que sa tête a été coupée doivent être attribués au principe sentant. » [40]

Whytt n'est donc pas en mesure d'accepter le principe mécanique que Descartes et Willis considéraient sans difficulté, celui d'un réflexe qui ne requiert l'intervention d'aucune âme pour être initié.

Il l'écrit clairement : « les mouvements accomplis par nous en conséquence d'une irritation sont dus à la constitution originelle de notre structure, d'où l'âme ou principe sentant, immédiatement, et sans aucun raisonnement préalable, s'efforce par tous les moyens et de la manière la plus efficace d'éviter ou de se débarrasser de toute sensation désagréable transmise par ce qui blesse ou incommode le corps » [40].

Il anticipe pourtant Sherrington sur le réflexe d'étirement : « tout ce qui étire les fibres d'un muscle au point de les allonger au-delà de leur longueur habituelle les excite à se contracter à peu près de la même manière que si elles avaient été irritées par quelque instrument tranchant ou par une liqueur âcre ».

Whytt cherche par ailleurs à éviter la métaphysique : « pour ne pas nous embarrasser de difficultés métaphysiques, nous rapporterons quelques expériences et observations d'où nous sommes conduits, par analogie, à conclure que les mouvements des parties séparées des animaux sont dus à l'âme ou principe sentant qui continue d'agir en elles » [40].

Contribution : Whytt établit avec une rigueur nouvelle l'autonomie fonctionnelle de la moelle et il en tire la conception du principe sentant spinal — c'est-à-dire l'âme spinale. Il a raison sur le fait et tort sur son interprétation, et c'est précisément cette combinaison qui rendra la controverse si longue à trancher.

6.6. Emanuel Swedenborg (1688-1772)

Savant, ingénieur des mines et théologien suédois, **Swedenborg** consacre à l'anatomie du cerveau des manuscrits qui ne seront publiés et compris que bien plus tard.

Il y postule que le cortex contient des régions spécialisées — qu'il nomme cerebellula ou sphérules — responsables de fonctions distinctes.

Une étude récente estime que c'est à lui, plutôt qu'à Gall, que devrait revenir le crédit d'avoir le premier proposé une localisation fonctionnelle corticale [26].

L'absence de diffusion de ces textes explique qu'ils n'aient joué aucun rôle effectif dans l'histoire ici retracée : ils en constituent une occasion manquée.

6.7. Jiří (Georg) Prochaska (1749-1820)

Vie et œuvre générale

Né en Moravie, **Prochaska** étudie à Vienne puis y enseigne l'anatomie, la physiologie et l'ophtalmologie, avant d'occuper une chaire à Prague. C

hirurgien oculiste réputé, il est surtout l'auteur du « De functionibus systematis nervosi » (1784), l'un des textes fondateurs de la physiologie nerveuse moderne.

Contribution

Prochaska reprend l'idée d'un principe opérant dans le système nerveux après la perte de l'encéphale, mais il la transforme radicalement.

Il ressuscite la notion de sensorium commune, jusque-là associée aux ventricules latéraux dans la doctrine ventriculaire, et l'attribue désormais au cerveau et à la moelle épinière :

« Quels sont le « sensorium communis », ses fonctions et son siège ? Les impressions externes, faites sur les nerfs sensoriels, sont propagées très rapidement sur toute leur longueur jusqu'à leur origine ; arrivées là, elles sont réfléchies selon une certaine loi, et passent dans certains nerfs moteurs correspondants, par lesquels, de nouveau propagées très rapidement jusqu'aux muscles, elles excitent des mouvements certains et déterminés. » [41]

Prochaska étend le « sensorium communis » à la moelle allongée, aux pédoncules cérébraux et cérébelleux, à une partie des couches optiques et à toute la moelle épinière, « en un mot, aussi loin que l'origine des nerfs ».

Il exclut en revanche l'ensemble du cerveau et du cervelet, qu'il considère plutôt comme les instruments dont l'esprit se sert immédiatement dans l'accomplissement des actions dites animales [41].

Sa contribution la plus importante est une observation d'une lucidité exceptionnelle : « puisque la fonction principale du sensorium commune consiste dans la réflexion des impressions sensorielles en impressions motrices, il est à observer que cette réflexion a lieu que l'esprit en soit conscient ou non » [41].

En dissociant ainsi la réflexion sensori-motrice de la conscience, Prochaska rend possible la conception du réflexe comme processus non psychologique.

Bennett et Hacker jugent que « ce travail de Prochaska, en associant clairement une connexion entre réception sensorielle et action motrice au niveau de la moelle épinière, a grandement aidé au développement de l'idée de réflexe » [1].

Il distingue même les actions dépendantes de l'esprit — comme l'éternuement, la toux, les vomissements, le tremblement — de celles qui, gouvernées par le seul « sensorium communis », sont automatiques et spontanées.

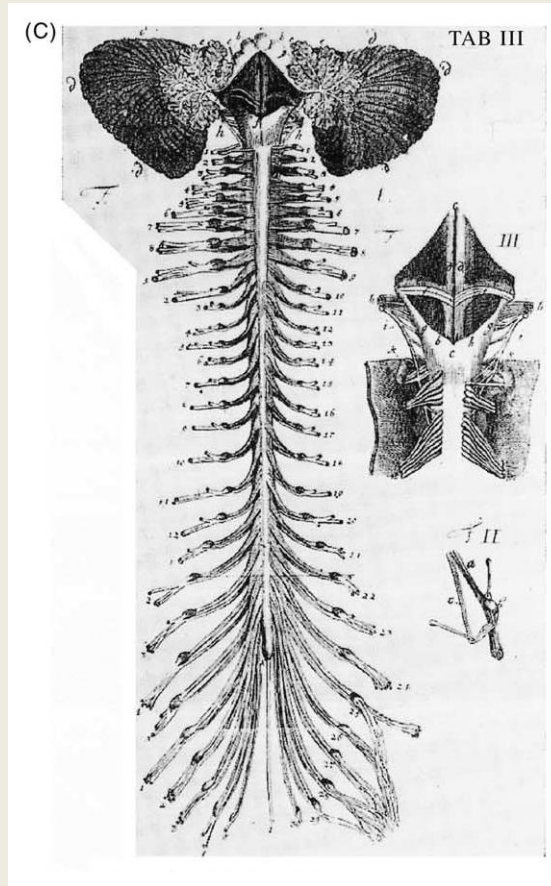


Figure 13 — Illustration par Prochaska des racines spinales et de leurs ganglions (d'après [1])

6.8. Luigi Galvani (1737-1798)

Vie et œuvre générale

Luigi Galvani naît à Bologne, où il fait toutes ses études et toute sa carrière.

Docteur en médecine et en philosophie en 1759, il enseigne l'anatomie à l'université de Bologne et l'obstétrique à l'Institut des sciences.

Ses travaux sur l'électricité animale, conduits à partir des années 1780, sont publiés en 1791 dans le « De viribus electricitatis in motu musculari commentarius » [42].

La controverse qui l'oppose à Alessandro Volta sur l'origine du phénomène — intrinsèque à l'animal pour Galvani, purement métallique pour Volta — conduira paradoxalement Volta à inventer la pile.

Refusant en 1797 de prêter serment à la République cisalpine, Galvani est privé de sa chaire ; il meurt l'année suivante dans le dénuement.

Contribution

La difficulté que Galvani résout est la suivante.

La découverte par Willis des réflexes avait fait naître le problème de savoir comment les esprits animaux pouvaient participer à l'action intégrative du système nerveux qui les accompagne.

Cette difficulté était aggravée par le fait que les réflexes peuvent être obtenus chez des animaux décortiqués : comment la production d'esprits animaux, dépendante de l'intégrité du cerveau, pourrait-elle participer à la génération de réflexes par la moelle épinière en l'absence du cerveau ? [1]

Galvani montre que les nerfs peuvent conduire l'électricité d'une manière semblable à celle dont les fils métalliques conduisent l'électricité voltaïque, et que le potentiel générateur de cette électricité se trouve dans les nerfs eux-mêmes [17].

Son expérience clé est décrite ainsi par le document source : une préparation grenouille moelle-patte est suspendue dans un bocal scellé au moyen d'un fil passé à travers la moelle épinière puis à travers un joint au sommet du bocal ; du plomb de chasse est présent au fond.

Un fil est tendu au plafond pour capter la charge d'une machine à friction et la conduire par induction au fil auquel la moelle est suspendue.

Ce dispositif permet la démonstration sans équivoque : quand la machine produit une étincelle, les pattes se contractent [42].

Galvani conclut que la moelle épinière et les nerfs qui s'y rattachent conduisent l'électricité.

« Les découvertes de Galvani montrèrent qu'il n'y avait aucun besoin d'un stock d'esprits animaux dans le cerveau, dérivé du pneuma psychique et utilisé par la moelle épinière et ses nerfs attachés pour contrôler les organes. La moelle épinière et les nerfs possédaient tous deux la capacité de générer l'électricité nécessaire pour initier les réflexes indépendamment du cerveau », écrivent Bennett et Hacker [1].

Le vieux schéma pneumatique, hérité d'Aristote et de Galien, raffiné par Descartes, tombe ici définitivement.

6.9. John Taylor (1703-1772)

Oculiste itinérant anglais, personnage à la réputation controversée — il opéra de la cataracte Bach et Haendel, sans succès —, **Taylor** publie en 1750 un diagramme montrant le croisement partiel des nerfs optiques au niveau du chiasma.

La semi-décussation optique est l'un des rares faits d'organisation croisée du système nerveux correctement établis avant le XIXe siècle.

7. Le XIXe siècle : les racines spinales, le réflexe et la localisation corticale

Le XIXe siècle accomplit deux tâches que le précédent avait seulement préparées.

Il établit expérimentalement l'architecture fonctionnelle de la moelle — voie d'entrée et voie de sortie — et il chasse définitivement l'âme de la moelle épinière.

Puis, dans sa seconde moitié, il rouvre le dossier du cortex, resté fermé depuis Willis, et démontre que ses régions ne sont pas équipotentiellles.

7.1. Charles Bell (1774-1842)

Vie et œuvre générale

Charles Bell naît à Édimbourg, dans une famille d'artistes et de savants ; son frère aîné John est chirurgien et anatomiste.

Formé à Édimbourg, il s'installe à Londres en 1804, où il enseigne l'anatomie et la chirurgie et acquiert une réputation considérable, notamment par ses travaux sur l'expression des émotions dans la peinture.

Il sert comme chirurgien après Waterloo.

Il devient professeur d'anatomie et de chirurgie au Royal College of Surgeons puis, en 1836, professeur à Édimbourg.

La paralysie faciale périphérique porte son nom.

Contribution

En 1810, Bell écrit à son frère la description des expériences suivantes :

« Expérience 1 : j'ai ouvert le rachis et piqué et blessé le filament postérieur des nerfs — aucun mouvement des muscles ne s'ensuivit. J'ai ensuite touché la division antérieure — immédiatement les parties furent prises de convulsions.

Expérience 2 : j'ai alors détruit la partie postérieure de la moelle épinière par la pointe d'une aiguille — aucun mouvement convulsif ne suivit. J'ai blessé la partie antérieure et l'animal fut convulsé » [43].

Il en tire que la partie de la moelle douée de sensibilité vient du cerveau, tandis que la partie postérieure et insensible relève du cervelet — conclusion erronée, mais l'identification de la fonction motrice des racines antérieures est acquise.

Bell confirme son hypothèse par une série d'expériences ingénieuses.

Il décrit la *portio dura* du septième nerf comme un nerf respiratoire de la face : sa section prive le visage de son accord avec les poumons et de toute expression de l'émotion [44].

« Un âne étant jeté à terre, ses narines maintenues fermées quelques secondes pour le faire haleter et dilater fortement les narines à chaque inspiration, la *portio dura* fut divisée d'un côté de la tête ; le mouvement de la narine de ce même côté cessa instantanément. »

Sur des singes, il observe qu'après section du nerf respiratoire d'un côté de la face, « les activités très particulières de ses traits de ce côté furent perdues, et il ne pouvait plus cligner de ce côté, comme un ivrogne paralytique, chaque fois qu'il montrait les dents de rage » [44].

Un passage remarquablement pénétrant montre que Bell avait compris correctement le pouvoir intégrateur de la moelle chez les animaux décapités : « la moelle épinière ressemble beaucoup au cerveau par la composition de sa matière cinéritienne et médullaire. Bref, sa structure la déclare être davantage qu'un nerf, c'est-à-dire posséder des propriétés indépendantes du cerveau. [...] Il doit y avoir une relation entre les quatre quartiers d'un animal. Ces mouvements et relations combinés ne sont pas établis dans le cerveau. [...] Ils doivent donc dépendre d'un agencement de fibres quelque part dans la moelle épinière » [45].

L'exigence d'une âme ou d'un « *sensorium communis* » dans la moelle est ici abandonnée, alors même que sont considérés des animaux sans cerveau.

Bell ne semble pas avoir attribué de fonction sensorielle aux racines postérieures, ce que Bennett et Hacker expliquent par le fait que l'essentiel de son travail fut mené sur des lapins étourdis [1].

Ses arguments, notons-le, n'invoquent ni l'action de l'âme ni un *sensorium communis* : puisque ses expériences n'impliquaient ni section médullaire ni ablation de l'encéphale, la question de savoir comment des réflexes pouvaient être obtenus sans cerveau ne se posait pas à lui.

7.2. François Magendie (1783-1855)

Vie et œuvre générale

Né à Bordeaux, fils d'un chirurgien acquis aux idées révolutionnaires, **Magendie** est formé à Paris.

Il devient l'un des fondateurs de la physiologie expérimentale française, professeur au Collège de France à partir de 1830, et le maître de Claude Bernard.

Il fonde en 1821 le Journal de physiologie expérimentale et pathologique, première revue exclusivement consacrée à la discipline.

Sa pratique de la vivisection lui vaudra une hostilité durable, en Angleterre notamment.

Contribution

C'est Magendie qui, le premier, distingue les fonctions motrice et sensorielle en relation avec les racines antérieures et postérieures.

L'Académie des sciences annonce en 1822 : « Monsieur Magendie rapporte la découverte qu'il vient de faire, que si les racines postérieures des nerfs rachidiens sont coupées, seule la sensation de ces nerfs est abolie, et si les racines antérieures sont coupées, seuls les mouvements qu'ils causent sont perdus » [46].

Sa description est celle d'un expérimentateur au travail : « j'avais alors une vue complète des racines postérieures des paires lombaires et sacrées, et en les soulevant successivement avec les pointes de petits ciseaux, je pus les couper d'un côté, la moelle épinière restant intacte. J'ignorais quel pourrait être le résultat de cette tentative ; je réunis la plaie par une suture, puis j'observai l'animal ; je crus d'abord que le

membre correspondant aux nerfs coupés était entièrement paralysé ; il était insensible aux piqûres et aux pressions les plus fortes, il me semblait aussi incapable de se mouvoir ; mais bientôt, à ma grande surprise, je le vis se mouvoir d'une manière très apparente, bien que la sensibilité fût entièrement éteinte » [46].

Il complète par une expérience élégante sur la noix vomique : la strychnine provoque des convulsions tétaniques générales ; Magendie sectionne les nerfs de mouvement d'un membre et observe que les convulsions y disparaissent, tandis qu'après section des racines postérieures le tétanos reste aussi complet et intense que si les nerfs étaient intacts.

La formule qu'il en tire, est devenue la loi de Bell-Magendie : « il me suffit pour l'instant de pouvoir avancer comme positif que les racines antérieures et postérieures des nerfs qui naissent de la moelle ont des fonctions différentes, que les postérieures paraissent plus particulièrement destinées à la sensibilité, tandis que les antérieures semblent plus spécialement liées au mouvement » [46].

La querelle de priorité entre Bell et Magendie fut vive et a fait l'objet d'une étude historiographique classique [47].

Le document source refuse de la suivre : « beaucoup de controverse a entouré l'attribution de ces découvertes, qui ne sera pas suivie ici » [1].

Le partage raisonnable est celui-ci : à Bell l'identification de la fonction motrice des racines antérieures ; à Magendie la démonstration expérimentale de la double dissociation.

7.3. Marshall Hall (1790-1857)

Vie et œuvre générale

Fils d'un manufacturier du Nottinghamshire, **Marshall Hall** étudie la médecine à Édimbourg puis exerce à Nottingham avant de s'établir à Londres en 1826.

Praticien réputé, il est aussi un réformateur : il milite contre l'esclavage et contre la flagellation dans l'armée, et met au point une méthode de respiration artificielle.

Ses relations avec la Royal Society furent difficiles, une partie de ses travaux ayant été refusée par les Philosophical Transactions.

Contribution

Bell et Magendie avaient évité la controverse sur l'existence d'une âme spinale capable d'initier le mouvement indépendamment du cerveau, parce que leurs expériences ne portaient que sur la section des nerfs rachidiens.

Le problème demeurait : comment la sensibilité pouvait-elle être associée à la moelle isolée, le mot « sensibilité » étant chargé de l'attribut psychologique du sentir ?

C'est Marshall Hall qui le résout, dans les années 1830, par une distinction soignée entre la sensation et l'action réflexe [1,48].

Sa communication à la Royal Society en 1833, intitulée « On the Reflex Function of the Medulla Oblongata and Medulla Spinalis », établit « qu'une forme de mouvement musculaire subsiste, en partie, après que les

mouvements volontaires et respiratoires ont cessé par ablation du cerveau et de la moelle allongée, et qui est attachée à la medulla spinalis, cessant elle-même lorsque celle-ci est ôtée ». « Un animal inférieur après décérébration restera immobile sous une cloche de verre. L'absence de mouvement spontané prouve la privation de volition. Les mouvements excités des animaux décapités dépendent d'un principe différent de la sensation et de la volition » [49].

Ses expériences portent sur des salamandres, des grenouilles et des tortues.

Dans la première, la queue entièrement séparée du corps se meut comme chez l'animal vivant lorsqu'on la stimule par la pointe d'une aiguille passée légèrement sur sa surface ; le mouvement cesse lorsqu'on détruit la moelle dans la vertèbre caudale. Hall en tire trois conclusions : les nerfs de la sensibilité sont impressionnables dans les portions séparées du reste de l'animal ; les mouvements semblables aux mouvements volontaires suivent l'impulsion faite sur les nerfs sensitifs ; la présence de la moelle est essentielle comme lien central et cimentant entre les nerfs sensitifs et moteurs [50].

En 1837, Hall a donné du fonctionnement de la moelle un compte rendu complet, résumé en sept propositions dont l'essai socle donne le détail [1] :

Les réflexes n'impliquent pas la sensation et donc ne mettent pas en jeu le cerveau ;

La propriété ou puissance excito-motrice médiée par la « vraie moelle épinière » est indépendante des nerfs qui relient la moelle au cerveau ; la « vraie moelle épinière » ne doit donc pas être conçue comme un groupe de fibres nerveuses ;

La vraie moelle épinière ne possède ni sensation, ni volition, ni conscience ;

Elle possède ses propres nerfs excito-sensoriels, distincts des nerfs de la sensation, et donc non sensitifs ;

Elle possède ses propres nerfs moteurs, non volontaires et donc distincts des nerfs de la volition ;

En général, les nerfs spinaux et cérébraux cheminent côte à côte dans les mêmes faisceaux ;

Les expériences où l'on stimule le nerf d'un membre inférieur engendrent des mouvements des membres supérieurs comme du membre inférieur opposé ; le système excito-moteur est donc placé à côté du système volontaire du cerveau, sans en être indépendant, puisqu'il peut être modifié pendant un acte volitionnel.

Ces conclusions sont révolutionnaires en ce qu'elles affirment clairement l'existence de nerfs sensoriels qui ne produisent pas de sensations et de nerfs moteurs qui ne médient pas seulement des actes volitionnels.

L'arc réflexe ne requiert donc pas un trajet du muscle au cerveau puis du cerveau au muscle, comme Charles Bell l'avait pensé, mais seulement : un nerf conduisant du point irrité à la moelle, la moelle elle-même, et un nerf ou des nerfs sortant de la moelle, tous en relation essentielle les uns avec les autres [51].

Hall donne un exemple qui restera fameux, celui du réflexe de la marche : « dans les actions de la marche chez l'homme, j'imagine que la fonction réflexe joue un rôle très considérable ».

Contribution : Marshall Hall achève le programme ouvert par Fernel et poursuivi par Prochaska.

En séparant rigoureusement l'action réflexe de la sensation et de la volition, il retire à la moelle épinière toute raison d'être dotée d'une âme.

Bennett et Hacker notent que Sherrington complètera quatre-vingts ans plus tard le programme initié par Hall, « avec pour conséquence que la notion d'âme spinale fut finalement éliminée de toute considération ultérieure » [1].

7.4. Johannes Müller (1801-1858)

Titulaire de la chaire d'anatomie et de physiologie à Berlin, **Müller** forme la génération qui dominera la physiologie allemande — Helmholtz, du Bois-Reymond, Virchow, Schwann.

Son « Handbuch der Physiologie des Menschen » (1833-1840) est le manuel de référence du siècle.

Il y confirme expérimentalement, dès 1831, la loi de Bell-Magendie, et il adopte pleinement les vues de Marshall Hall : « la moelle épinière est un réflecteur » ; « les phénomènes de réflexion ne dépendent pas du sensorium communis mais de l'appareil moteur de l'organe central ».

Sa description du réflexe est d'une remarquable clarté : l'irritation des fibres sensibles d'un nerf spinal excite d'abord une action centripète, transmettant l'impression à la moelle ; si l'action centripète peut être poursuivie jusqu'au sensorium commune, une véritable sensation en résulte ; si, du fait d'une section de la moelle, elle ne peut lui être communiquée, elle exerce néanmoins toute son influence sur la moelle ; dans les deux cas, une action réflexe peut être le résultat [52].

Bennett et Hacker relèvent que, sous l'influence de ce manuel, la notion d'âme spinale et de sensorium communis spinal ne fut, en général, pas acceptée [1].

7.5. Marie-Jean-Pierre Flourens (1794-1867)

Vie et œuvre générale

Né à Maureilhan, dans l'Hérault, **Flourens** étudie la médecine à Montpellier puis monte à Paris, où Cuvier le protège.

Il devient membre de l'Académie des sciences en 1828, professeur au Muséum, puis secrétaire perpétuel de l'Académie et membre de l'Académie française — il y est élu en 1840 contre Victor Hugo.

On lui doit également l'établissement des propriétés anesthésiques de l'éther [53].

Contribution

Flourens est le principal artisan de la méthode d'ablation expérimentale : retirer une région anatomiquement définie du cerveau d'un animal, puis observer son comportement.

Appliquée surtout à des pigeons, autour de 1824, cette méthode le conduit à conclure que le cortex n'est concerné que par la perception, les facultés intellectuelles et la volonté, et non par l'action motrice [54].

Il montre en 1858 que l'action motrice impliquée dans la respiration peut être délimitée à la moelle allongée — le « nœud vital » — et n'implique pas le cerveau.

Surtout, il tire de ses expériences la thèse de l'équipotentialité : ces fonctions du cortex ne peuvent être attribuées à des aires différentes, car il agit comme un tout.

« Toutes les sensations, toutes les perceptions et toutes les volitions occupent le même siège dans ces organes. La faculté de sentir, de percevoir et de vouloir n'est donc essentiellement qu'une seule faculté » [54].

Cette conclusion, écrivent Bennett et Hacker, est celle du « principal physiologiste français de l'époque » et elle bloquera la recherche sur la localisation corticale pendant un demi-siècle [1].

L'analyse rétrospective est nuancée. Flourens avait raison de dénoncer la phrénologie de Gall, dont il fit la réfutation expérimentale décisive.

Mais ses techniques étaient grossières et imparfaites, et ses expériences portaient principalement sur des oiseaux, dont le cortex est peu développé — deux limitations qui expliquent qu'il ait généralisé à tort son concept d'équipotentialité cérébrale [53].

Le cas de Flourens est le pendant exact de celui de Léonard : ici, une méthode rigoureuse mais appliquée au mauvais matériel produit une conclusion fausse qui fait autorité.

7.6. Eduard Pflüger, Claude Bernard et Alfred Vulpian : la fin de l'âme spinale

La conception de la « vraie moelle épinière » de Marshall Hall ne s'impose pas sans résistance.

Eduard Pflüger (1829-1910), physiologiste allemand de Bonn, soutient encore en 1853 que la moelle est sensitive et possède même la conscience [55].

Friedrich Goltz défendra en 1869 l'idée d'une âme médullaire permettant à une grenouille sans cerveau de posséder des « facultés d'âme », position dont il se départira ailleurs dans le même ouvrage.

Claude Bernard (1813-1878), dans ses Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux de 1858, argumente contre Pflüger et en faveur de Marshall Hall : les réflexes spinaux initiés par l'excitation de nerfs sensoriels n'impliquent pas la conscience, mais simplement que « l'excitation portée par le nerf sensoriel atteint la moelle, est ensuite propagée par la moelle jusqu'à la racine antérieure et par cette dernière aux muscles » [56].

Alfred Vulpian (1826-1887), dans ses Leçons sur la physiologie du système nerveux de 1866, soutient de même que l'âme n'est pas impliquée dans l'action réflexe médullaire, et le tourne en dérision par cette remarque restée célèbre : « est-il possible d'admettre l'intervention de l'âme chez des salamandres et des grenouilles décapitées ? » [57].

Vulpian est également le dessinateur des planches du mémoire de Flourens sur le centre respiratoire.

7.7. Ivan Setchenov (1829-1905)

Vie et œuvre générale

Ivan Mikhaïlovitch Setchenov, souvent tenu pour le père de la physiologie russe, étudie d'abord l'ingénierie militaire avant de se tourner vers la médecine à Moscou.

Il complète sa formation en Allemagne auprès de Johannes Müller, du Bois-Reymond, Ludwig et Helmholtz, puis enseigne à Saint-Pétersbourg, Odessa et Moscou.

Son ouvrage « Les Réflexes du cerveau » (1863) eut un retentissement considérable, y compris politique : il fut d'abord censuré.

Contribution

Setchenov élabore en détail la relation entre la « vraie moelle épinière » et le cerveau, à partir de son travail sur les réflexes de la grenouille : « chez l'animal décapité, l'appareil réflexe pour chaque point de la peau consiste dans le nerf cutané a entrant dans la moelle et se terminant dans la cellule b des cornes postérieures ; cette cellule est connectée à une autre cellule c, située dans la moitié antérieure de la moelle et, avec la cellule b, forme le centre réflexe ; la fibre motrice d part de la cellule c et se termine dans le muscle » [58].

Il est surtout le grand promoteur de l'idée que le cerveau doit être considéré comme un site d'activité réflexe.

Les distinctions de Marshall Hall ayant banni du même coup le sensorium commune et l'âme hors de la moelle, désormais conçue comme fonctionnant sur un mode mécanique réflexe, le cerveau peut être considéré de la même façon.

Setchenov souligne que les attributs psychologiques des humains — plaisir, peur, colère — sont tous identifiés en fonction de ce que les humains disent ou font, et impliquent donc des contractions musculaires, du larynx ou des membres, qui font partie d'un réflexe particulier [1].

« L'infinie diversité des manifestations externes de l'activité cérébrale peut être finalement réduite à un seul phénomène : le mouvement musculaire. [...] Toutes les propriétés des manifestations externes de l'activité cérébrale décrites comme animation, passion, moquerie, chagrin, joie, etc. ne sont que des résultats d'une contraction plus ou moins grande de groupes définis de muscles, ce qui, comme chacun sait, est un acte purement mécanique. » [58]

Dans le mouvement voulu, les nerfs afférents sont remplacés par des traces mnésiques laissées dans le cerveau par des événements antérieurs ayant impliqué un afflux sensoriel.

Dans le comportement rationnel, une inhibition émanant du cerveau lui-même exerce un contrôle sur les réflexes, les laissant se dérouler ou non. Setchenov est ainsi le premier à démontrer clairement une inhibition prenant naissance dans le cerveau, ce que la figure 22 illustre par le point P de son diagramme.

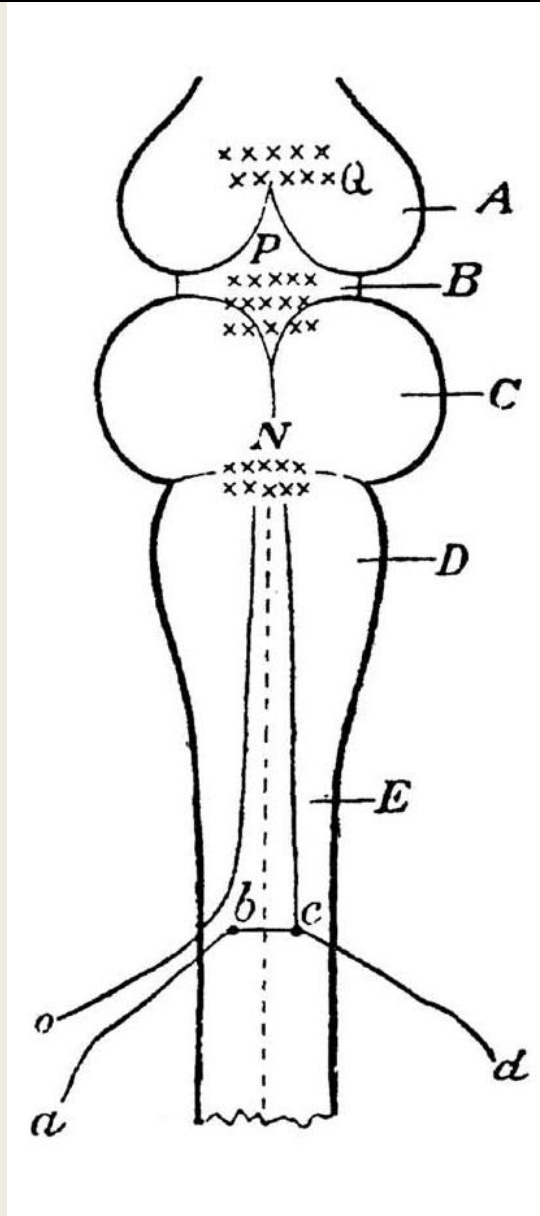


Figure 14 — Diagramme d'Ivan Setchenov illustrant les arcs réflexes de la moelle et du cerveau de la grenouille ; P désigne l'appareil inhibiteur situé dans le tronc cérébral (d'après [1])

7.8. Michael Foster (1836-1907) et la persistance de l'âme spinale

Michael Foster, fondateur de l'école de physiologie de Cambridge et maître de Sherrington, publie en 1879 la troisième édition de son « Textbook of Physiology », où il donne un compte rendu succinct de la relation entre les réflexes spinaux et le cerveau : « les phénomènes de l'action réflexe nous ont montré que la moelle contient un certain nombre de mécanismes plus ou moins compliqués, capables de produire, comme résultats réflexes, un mouvement coordonné tout à fait semblable à celui que provoque la volonté » [1].

Mais, même dans le dernier quart du XIXe siècle, l'idée d'une âme de la moelle épinière subsiste et Foster la juge digne de considération : « deux questions entièrement différentes se posent : l'une, de savoir si la moelle épinière de la grenouille possède l'intelligence, l'autre, si elle possède la conscience ; et il faut prendre garde à les tenir séparées. »

La persistance de cette question, quarante ans après Marshall Hall, mesure la résistance du cadre conceptuel hérité.

7.9. Ivan Pavlov (1849-1936)

Fils d'un prêtre orthodoxe de **Riazan**, **Pavlov** abandonne le séminaire pour les sciences naturelles à Saint-Petersbourg.

Il dirige à partir de 1891 le département de physiologie de l'Institut de médecine expérimentale et reçoit en 1904 le prix Nobel de physiologie ou médecine pour ses travaux sur la digestion.

Cinquante ans après Setchenov, son travail sur la stimulation « réflexe » des glandes salivaires — le réflexe conditionné — est interprété comme confirmant les vues de son prédécesseur : « pour les glandes salivaires, la règle est que toutes les variations de leur activité observées dans les expériences physiologiques sont exactement reproduites dans les expériences à stimulation psychique, c'est-à-dire celles dans lesquelles un certain objet n'entre pas en contact direct avec la muqueuse buccale mais attire l'attention de l'animal à quelque distance » [59].

Le réflexe, d'abord conçu comme le mécanisme le plus élémentaire de la moelle, devient ainsi le modèle explicatif de l'apprentissage.

7.10. Paul Broca (1824-1880)

Vie et œuvre générale

Pierre Paul Broca naît à Sainte-Foy-la-Grande, en Gironde, dans une famille protestante ; son père est chirurgien.

Élève brillant, il devient professeur de pathologie externe à la faculté de médecine de Paris et chirurgien des hôpitaux.

Anthropologue autant que chirurgien, il fonde en 1859 la Société d'anthropologie de Paris, puis la Revue d'anthropologie et l'École d'anthropologie.

Ses travaux de craniométrie, aujourd'hui critiqués pour leurs présupposés, occupent une part importante de son œuvre.

Il est élu sénateur à vie en 1880, année de sa mort.

Contribution

Bien que les premières expériences indiquant une aire spécialisée du cortex pour le contrôle moteur aient été rapportées par Fritsch et Hitzig en 1870, on peut soutenir que la première preuve de spécialisation corticale fut celle rapportée par Broca en 1861 pour la capacité proprement humaine de la parole.

Cette année-là, Broca rapporte les résultats de l'autopsie du cortex d'un de ses patients, Monsieur Leborgne — surnommé « Tan » d'après la seule syllabe qu'il pouvait prononcer —, qui souffrait d'une perte de la parole, c'est-à-dire d'aphasie. Broca trouve une lésion dans le lobe frontal antérieur gauche, dont il suggère qu'il s'agit de l'aire du langage du cortex, connue depuis sous le nom d'aire de Broca [60].

Le cerveau de Leborgne, conservé au musée Dupuytren, a fait l'objet en 2007 d'une étude en imagerie par résonance magnétique à haute résolution, avec celui d'un second patient, Lelong.

Ces travaux montrent que les lésions s'étendaient bien au-delà de ce que la surface examinée par Broca laissait voir, atteignant notamment les faisceaux de substance blanche sous-jacents [61].

Le résultat ne diminue pas la portée de la découverte : il en précise la nature, et il illustre la manière dont un fait historique peut être réinterrogé par une technique postérieure d'un siècle et demi.

Contribution : Broca fournit la première localisation corticale d'une fonction psychologique largement acceptée par la communauté scientifique.

Il ouvre ainsi la voie que Flourens avait barrée, et il fournit à la méthode anatomoclinique — corréler un déficit observé du vivant du patient à une lésion identifiée après sa mort — son modèle canonique.

7.11. Gustav Fritsch (1838-1927) et Eduard Hitzig (1838-1907)

Vie et œuvre

Gustav Fritsch, anatomiste et anthropologue né à Cottbus, et **Eduard Hitzig**, neurologue et psychiatre né à Berlin, forment un attelage improbable.

Hitzig avait observé, en soignant des soldats blessés à la tête, que la stimulation galvanique du crâne provoquait des mouvements oculaires. Ne disposant pas de laboratoire, les deux hommes conduisent leurs expériences décisives dans la chambre à coucher de Fritsch.

Hitzig deviendra professeur à Zurich puis à Halle ; Fritsch poursuivra une carrière d'anatomiste à Berlin, notamment sur les poissons électriques.

Contribution

En 1870, ils publient leur travail monumental « Über die elektrische Erregbarkeit des Grosshirns », où ils décrivent les résultats de leurs expériences de stimulation du cerveau du chien par des courants galvaniques [62].

Le cortex exposé est examiné en différents sites avec des niveaux de stimulation électrique tout juste détectables lorsqu'ils sont appliqués à la langue humaine.

Ils trouvent des aires à la surface du cortex qui donnent des contractions musculaires impliquant la face et le cou du côté opposé du chien à l'hémisphère stimulé, ainsi que l'extension et la flexion de la patte antérieure.

Après ablation unilatérale de l'aire de la patte antérieure, la sensation est inchangée mais l'animal présente une activité motrice et une posture altérée.

« Une partie de la convexité de l'hémisphère du cerveau est motrice, une autre partie ne l'est pas. La partie motrice est, en général, plus en avant, la partie non motrice plus en arrière. Par stimulation électrique de la partie motrice, on obtient des contractions musculaires combinées du côté opposé du corps. Ces contractions musculaires peuvent être localisées sur certains groupes de muscles très étroitement délimités en utilisant des courants très faibles. La possibilité de stimuler des foyers étroitement délimités est restreinte à de très petits foyers que nous appellerons centres. » [62]

Ils vont plus loin en généralisant : « certainement quelques fonctions psychologiques, et peut-être toutes, afin d'entrer dans la matière ou d'en provenir, ont besoin de centres circonscrits du cortex ».

Bennett et Hacker jugent que « cette conception de la localisation corticale fut la première avancée majeure dans notre compréhension de la fonction corticale depuis l'époque de Willis » [1].

7.12. John Hughlings Jackson (1835-1911)

Vie et œuvre générale

Né dans le Yorkshire, **Hughlings Jackson** étudie à York et à Londres.

Il exerce au London Hospital et au National Hospital for the Paralysed and Epileptic de Queen Square, dont il est l'une des figures fondatrices.

Neurologue clinicien plus qu'expérimentateur, il élabore une conception hiérarchique du système nerveux — niveaux inférieur, moyen et supérieur — profondément influencée par l'évolutionnisme de Herbert Spencer. La crise d'épilepsie focale à début somatotopique porte son nom, ainsi que la notion de « marche jacksonienne ».

Contribution

À la suite du travail de Fritsch et Hitzig sur le chien, Hughlings Jackson parvient à des conclusions similaires chez l'homme, à partir de ses observations sur des patients épileptiques, rapportées dès 1863 : « dans de très nombreux cas d'épilepsie, et spécialement dans l'épilepsie syphilitique, les convulsions sont limitées à un côté du corps ; et, comme les autopsies de patients morts après une épilepsie syphilitique paraissent le montrer, la cause est une maladie organique évidente du côté du cerveau opposé au côté convulsé, fréquemment à la surface de l'hémisphère » [63].

Ce qui l'intéresse particulièrement, c'est le schéma temporel de la contraction à travers les groupes musculaires pendant les crises d'épilepsie qui se propagent.

Cela le conduit à spéculer que le cortex moteur doit être organisé selon des lignes somatotopiques, de sorte que la main, la face et le pied, qui possèdent la plus grande capacité de mouvement spécialisé, reçoivent la plus large représentation dans le cortex moteur [64].

Ces suggestions brillantes seront confirmées par le travail de David Ferrier sur les primates en 1874, puis, un demi-siècle plus tard, par la cartographie de Penfield chez l'homme.

La notion de « mécanisme cérébral le plus élevé », que Penfield reprendra explicitement, est également de lui [1].

7.13. David Ferrier (1843-1928)

Vie et œuvre générale

Né à Aberdeen, **Ferrier** y étudie la philosophie sous Alexander Bain avant de se tourner vers la médecine à Édimbourg.

Il devient professeur de neuropathologie au King's College de Londres et médecin au National Hospital de Queen Square.

Il fonde en 1878, avec Hughlings Jackson et Crichton-Browne, la revue *Brain*, qui paraît toujours.

Ses expériences sur les primates lui valurent en 1881 des poursuites judiciaires en vertu du Cruelty to Animals Act — il fut acquitté.

Contribution

En 1874, utilisant la stimulation par courant alternatif de sites discrets du cortex, Ferrier délimite clairement l'aire qui produit les contractions musculaires ainsi que des mouvements qui, dans certains cas, ressemblent à des tentatives de marche.

En introduisant de petites lésions dans l'aire motrice qu'il a cartographiée, il montre que celles-ci entraînent, dans certains cas, une paralysie de la main et de l'avant-bras opposés, et dans un autre cas la paralysie du biceps.

Ces animaux conservent en revanche une sensibilité normale au toucher et aux stimuli nocifs. De telles observations pointent clairement vers une organisation somatotopique du cortex moteur [65,66].

Ferrier devient le chef de file du mouvement localisationniste cortical de la fin du XIXe siècle.

Son livre « *The Function of the Brain* » (1876) fait autorité, et ses démonstrations publiques — notamment celle du congrès médical international de Londres en 1881 — donnent à la localisation corticale sa visibilité scientifique et clinique.

C'est sur la base de sa cartographie que la neurochirurgie fonctionnelle deviendra possible. 7.14. Victor Horsley (1857-1916) — notice

Chirurgien au University College Hospital et au National Hospital de Queen Square, **Victor Horsley** est le fondateur de la neurochirurgie britannique ; il réalise en 1887 la première ablation chirurgicale réussie d'une tumeur médullaire.

Avec Charles Beevor, il confirme et étend le travail de Ferrier par une analyse minutieuse des mouvements produits en stimulant, chez le singe puis chez l'orang-outan, différentes régions du centre cortical du membre supérieur [67,68].

Il montre en 1887 que le gyrus précentral est essentiellement moteur et le gyrus post-central sensitif, de sorte que le cortex moteur doit être situé exclusivement en avant de la scissure de Rolando [1].

Il est également, avec Robert Clarke, l'inventeur du cadre stéréotaxique.

7.15. Friedrich Goltz (1834-1902)

Physiologiste allemand formé par Helmholtz à Königsberg, professeur à Strasbourg, **Goltz** est le principal contradicteur des localisationnistes.

En 1881, au congrès médical de Londres, il présente des chiens ayant reçu des lésions corticales étendues et soutient qu'ils devraient présenter une fonction motrice sévèrement réduite si l'idée d'un cortex moteur était correcte — ce que ces chiens ne manifestent pas [69].

La contestation porte à la fois sur le travail original de Fritsch et Hitzig et sur les observations récentes de Ferrier.

L'épisode a des conséquences imprévues.

Afin de déterminer si les lésions pratiquées par Goltz avaient bien impliqué la région motrice, les membres du congrès reçoivent des parties du système nerveux des chiens opérés pour examen histologique.

Un hémisphère cérébral échoit à J. N. Langley (1852-1925), physiologiste de Cambridge, futur fondateur de la notion de système nerveux autonome, qui en rapporte les observations histologiques à la Société britannique de physiologie [70].

Langley est assisté dans cette investigation par le jeune Charles Sherrington, ce qui donne lieu à la première publication de ce dernier [71] : « Le résultat le plus important de ce travail, notent Bennett et Hacker, fut peut-être qu'il conduisit Sherrington à se rendre chez Goltz à Strasbourg pour en apprendre davantage sur les techniques que Goltz utilisait » [1].

7.16. Richard Caton (1842-1926) et Adolf Beck (1863-1942)

En 1875, **Richard Caton**, médecin et physiologiste de Liverpool, découvre que des oscillations électriques peuvent être enregistrées au moyen de deux électrodes placées à la surface du cortex d'un singe, et que ces oscillations sont modifiées par diverses formes de stimulation sensorielle ainsi que par l'anoxie et l'anesthésie [72].

Il en donne le compte rendu suivant :

« Dans tous les cerveaux jusqu'ici examinés, le galvanomètre a indiqué l'existence de courants électriques. La surface externe de la substance grise est habituellement positive par rapport à la surface d'une coupe pratiquée dans son épaisseur. De faibles courants de direction variable traversent le multiplicateur lorsque les électrodes sont placées en deux points de la surface externe du crâne. Les courants électriques de la substance grise paraissent avoir une relation avec sa fonction. Lorsqu'une partie quelconque de la substance grise est en état d'activité fonctionnelle, son courant électrique présente habituellement une variation négative. » [73]

Caton observe notamment, sur les aires que Ferrier avait rattachées à la rotation de la tête et à la mastication, une variation négative du courant chaque fois que ces deux actes étaient accomplis ; et il note que les courants de la région du cerveau du lapin que Ferrier a montrée liée aux mouvements des paupières sont fortement influencés par la stimulation de la rétine opposée par la lumière.

Les changements électriques dus à la stimulation de la rétine par la lumière seront confirmés en 1890 par **Adolf Beck** (1863-1942), physiologiste polonais de Cracovie, ce qui donne du crédit aux observations de Caton sur la localisation de l'activité électrique pendant les actes moteurs du genre de ceux que le travail de Ferrier avait prédits [74].

Ni Caton ni Beck ne disposaient des amplificateurs qui auraient permis d'enregistrer l'activité électrique à travers un crâne intact.

C'est Hans Berger (1873-1941), psychiatre à Iéna, qui l'accomplira : après des enregistrements réalisés dès 1924, il publie en 1929 le premier électroencéphalogramme humain et décrit les rythmes qu'il nomme alpha et bêta [75].

Le document source mentionne le « rythme de Berger » à propos des travaux d'Adrian sur les oscillations électriques cérébrales, sans présenter son auteur [1] : cette section comble ce manque.

8. Sherrington, ses contemporains et ses élèves

8.1. Charles Scott Sherrington (1857-1952)

Vie et œuvre générale

Charles Scott Sherrington naît à Islington, dans le nord de Londres.

Formé au Gonville and Caius College de Cambridge sous la direction de Michael Foster, il complète sa formation en Allemagne auprès de Goltz à Strasbourg et de Virchow à Berlin.

Sa première publication, cosignée avec Langley, résulte de l'examen histologique des chiens décortiqués de Goltz [71].

Il occupe successivement les chaires de physiologie de Liverpool (1895) puis d'Oxford (1913-1935).

Il préside la Royal Society de 1920 à 1925 et reçoit en 1932 le prix Nobel de physiologie ou médecine, partagé avec Edgar Adrian.

Ses deux grands livres sont « The Integrative Action of the Nervous System », issu des Silliman Lectures de 1906, et « Man on his Nature », issu des Gifford Lectures de 1937-1938 [76,77].

L'action intégrative de la moelle épinière

C'est chez Sherrington, écrivent Bennett et Hacker, qu'il faut chercher « un plan expérimental pour élucider les mécanismes de la vraie moelle épinière ».

La rigueur et le caractère méthodique de ses recherches marquent un niveau nouveau, et ils dépendent moins des avancées techniques de l'époque que de « la brillance et la clarté de sa pensée, associées à une capacité formidable et infatigable d'expérimentation » [1].

Il aborde d'abord le problème de l'origine spinale des nerfs efférents innervant un muscle squelettique donné : « pour l'étude des fonctions de la moelle épinière, il est important de connaître avec exactitude les

positions des structures centrales et périphériques entre lesquelles les fibres des nerfs spinaux constituent des liens » [78].

Il montre que la position des cellules nerveuses envoyant des fibres motrices à un muscle squelettique donné est dispersée, s'étendant sur toute la longueur des segments spinaux innervant ce muscle.

En 1905, ses expériences indiquent que la stimulation des nerfs afférents d'un muscle particulier peut produire la contraction de ce muscle indépendamment de la contraction des muscles opposés de l'articulation — c'est l'innervation réciproque [79].

En 1910, il publie son grand mémoire de cent vingt et une pages sur le réflexe de flexion du membre, le réflexe d'extension croisée, et la marche et la station réflexes [80].

Le réflexe de flexion est nociceptif et sa signification est l'autoprotection ; mais la flexion réflexe peut aussi être provoquée par des stimuli non nocifs, éminemment proprioceptifs, sous forme de mouvement passif. Il identifie le réflexe d'extension et le réflexe d'extension croisée : si la flexion d'un membre est initiée par stimulation, un mouvement d'extension survient souvent dans le membre homologue controlatéral. Il établit également un réflexe de marche qui n'est pas dû au contact du pied avec le sol : « ces stimuli cutanés, bien que continus et réguliers, évoquent le mouvement alterné rythmique constituant la marche (dans la préparation décapitée) ».

Quant à la station debout, il note que « la rigidité de décérébration observable après une transection mésentencéphalique est un réflexe postural tonique ; c'est en fait la station debout, c'est-à-dire la "station" purement réflexe ».

Dans ce mémoire ainsi que dans ceux de 1897 et 1907, Sherrington pose le schéma conceptuel du rôle de la moelle dans la marche et la station.

Ce faisant, il achève le programme de recherche initié quatre-vingts ans plus tôt par Marshall Hall, avec cette conséquence que la notion d'âme spinale est définitivement éliminée [1].

Les quatre principes

Au début du XXe siècle, Sherrington établit un ensemble de principes destinés à jouer un rôle majeur dans notre compréhension du fonctionnement médullaire [76,81].

Le réflexe de grattage. Chez le chien dont la moelle a été sectionnée au niveau du cou, le réflexe de grattage devient en quelques mois prééminent. Un stimulus appliqué en n'importe quel point d'un champ cutané en forme de selle excite un mouvement de grattage de la patte postérieure. Le mouvement est une flexion et une extension alternées rythmiques de la hanche, du genou et de la cheville ; chaque flexion se répète à une fréquence d'environ quatre fois par seconde.

Le concept d'inhibition. La correspondance frappante entre l'inhibition réflexe et la contraction réflexe, examinées dans un seul et même réflexe-type, permet d'inférer que les fibres nerveuses du champ récepteur du réflexe se divisent chacune, dans la moelle, en branches terminales — les collatérales — dont un ensemble, lorsque la fibre est active, produit l'excitation, tandis qu'un autre ensemble produit l'inhibition. Une même fibre afférente serait donc, à l'égard d'un ensemble de ses terminaisons centrales, spécifiquement excitatrice, et à l'égard d'un autre, spécifiquement inhibitrice : elle serait à cet égard duplex centralement.

Le concept de voie finale commune. Si, tandis que le réflexe de grattage est provoqué depuis un point cutané de l'épaule, un second point distant, par exemple à dix centimètres du premier mais également dans le champ récepteur, est stimulé, la stimulation en ce second point favorise la réaction issue du premier. Deux stimuli chacun incapable séparément d'évoquer le réflexe le font lorsqu'ils sont appliqués simultanément. La voie finale commune est ainsi « un instrument passif entre les mains de certains groupes de trajets réflexes ».

La relation entre le cerveau et la voie finale commune. « N'y a-t-il dans le corps aucun réflexe absolument neutre et indifférent à un autre ? Il est un trait cardinal de la construction du système nerveux des vertébrés supérieurs que les arcs réflexes indirects plus longs, ajoutés comme circuits supplémentaires aux plus courts et directs, passent tous par le cerveau. [...] La corrélation des réflexes à partir de points très éloignés les uns des autres est la contribution suprême du cerveau à l'intégration nerveuse de l'individu. »

La cartographie somatotopique du cortex moteur

Bien que Ferrier ait localisé dès 1886 le cortex moteur des primates comme une aire distincte, c'est Sherrington et Grünbaum qui, en 1902, en donnent la première description détaillée de l'étendue spatiale sur le cortex des primates. Ils notent que « l'aire "motrice" ne s'étend en aucun point derrière le sulcus centralis » [82].

Ils distinguent ainsi pour la première fois l'aire motrice de l'aire située derrière le sillon central, que nous appelons aujourd'hui somatosensorielle, et ils identifient ce que nous nommons les champs oculaires frontaux.

Leur méthode de faradisation unipolaire — stimulation par courant alternatif — autorise une localisation beaucoup plus fine que ne le permettaient les électrodes bipolaires employées jusque-là : « Dans l'aire "motrice", écrivent-ils, nous avons trouvé localisées, outre de très nombreuses actions, certains mouvements de l'oreille, de la narine, du palais, les mouvements de succion, de mastication, des cordes vocales, de la paroi thoracique, de la paroi abdominale, du plancher pelvien, de l'orifice anal et de l'orifice vaginal. »

Cela les conduit à la découverte de l'organisation somatotopique : « nous trouvons que la disposition de la représentation des diverses régions de la musculature suit la séquence segmentaire de la série craniospinale des nerfs dans une mesure très remarquable » [82].

Cet article classique établit sans équivoque la conception d'un cortex moteur, et donc que différentes parties du cortex sont spécialisées pour différentes fonctions.

Sherrington devant le problème de l'esprit

Sherrington a étudié Fernel avec attention et lu abondamment les philosophes, d'Aristote à ses contemporains.

Mais, notent Bennett et Hacker, « sa saisie des problèmes philosophiques et sa compréhension des différences entre problèmes scientifiques et problèmes philosophiques étaient infirmes ».

Bien qu'il connaisse le *De Anima*, il ne voit pas la profondeur et la fécondité de la conception aristotélicienne de la psychè pour les questions conceptuelles qui le tourmentaient.

Il évolue au contraire vers une conception dualiste cartésienne de la relation entre l'esprit et le corps, et rencontre sans surprise les mêmes problèmes insolubles que Descartes [1].

Employant le terme « énergie » pour désigner la matière aussi bien que l'énergie, Sherrington soutient que « l'évolution a traité de... nous comme composés d'“énergie” et de “psyché”, et a traité en nous chacun de ces deux composants avec l'autre. Les deux composants sont, respectivement, dans notre analyse, un système énergétique et un système mental conjoints en un individu bivalent » [77].

« L'énergie » est perceptible, localisable dans l'espace et le temps, soumise aux lois de la physique et de la chimie ; l'esprit est « invisible », « intangible », sans « confirmation sensuelle ».

Bennett et Hacker jugent cette conception profondément confuse : « l'esprit n'est pas plus localisé dans la tête ou dans le cerveau que ne l'est la capacité de marcher ou de parler.

Il n'est ni étendu ni un point inétendu, pas plus que la capacité de marquer un but n'est étendue ou un point inétendu ».

Ce ne sont pas des esprits qui « ont des corps », ce sont des êtres humains ; et il n'y a pas de sens à dire que le corps pense — ce sont les gens qui pensent, et leur pensée n'est pas faite pour eux par leur cerveau [1,32].

Sherrington lui-même reconnaît son embarras : « la vie... s'est résolue en un complexe de facteurs matériels ; tout, sauf un facteur.

Là, la science s'est arrêtée et a contemplé un résidu inattendu qui restait après que ses solvants avaient dissous le reste. [...] Entre l'énergie et l'esprit, la science n'a trouvé aucun “comment” de donner et de recevoir. À la compréhension de l'homme, le monde est resté obstinément double » [77]. Il note aussi, avec une lucidité que les auteurs saluent, que le problème de la liaison entre l'âme et le corps « demeure là où Aristote l'a laissé il y a plus de deux mille ans ».

Curieuse remarque, observent-ils, car la question de savoir comment l'esprit peut interagir avec le corps ne peut pas se poser pour Aristote : dans son cadre, elle est aussi dépourvue de sens que la question « comment la forme de la table interagit-elle avec le bois de la table ? » Le problème est né dans le cadre de la philosophie dualiste de Platon [1].

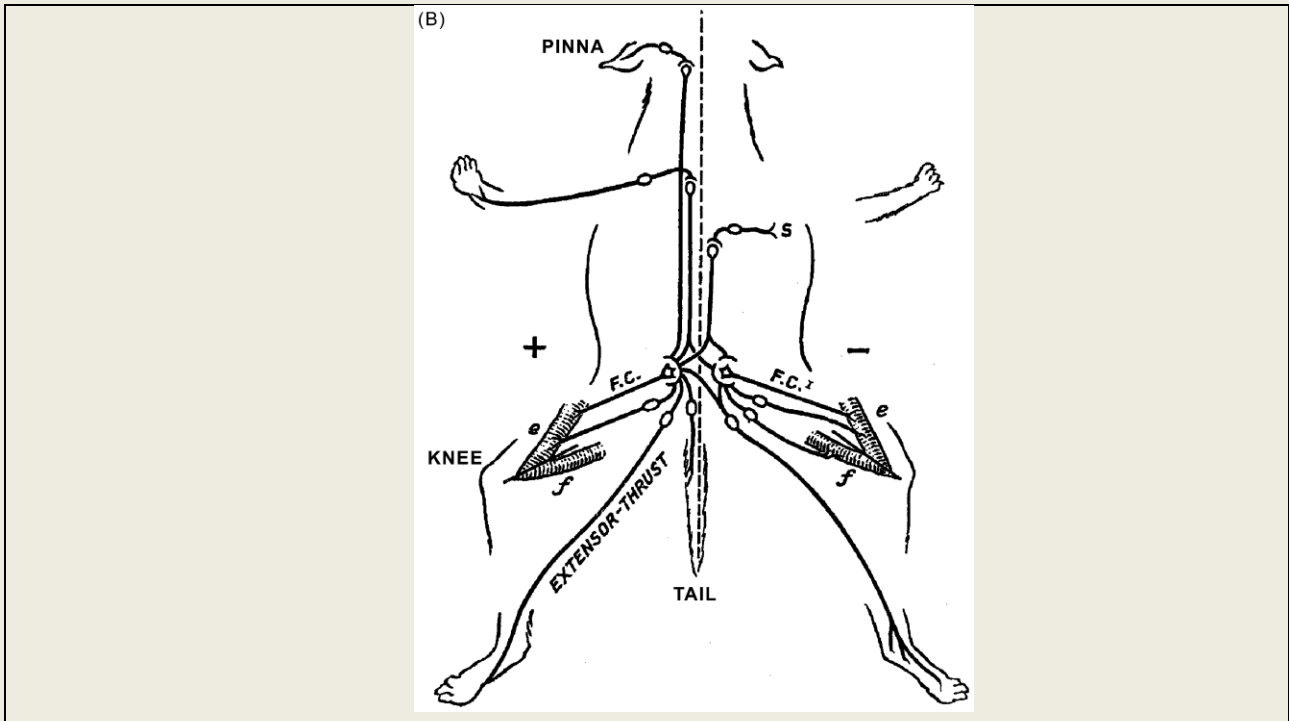


Figure 15 — La voie finale commune selon Sherrington : les réflexes à effet excitateur convergent à gauche, ceux à effet inhibiteur à droite, sur le motoneurone FC (d'après [1])

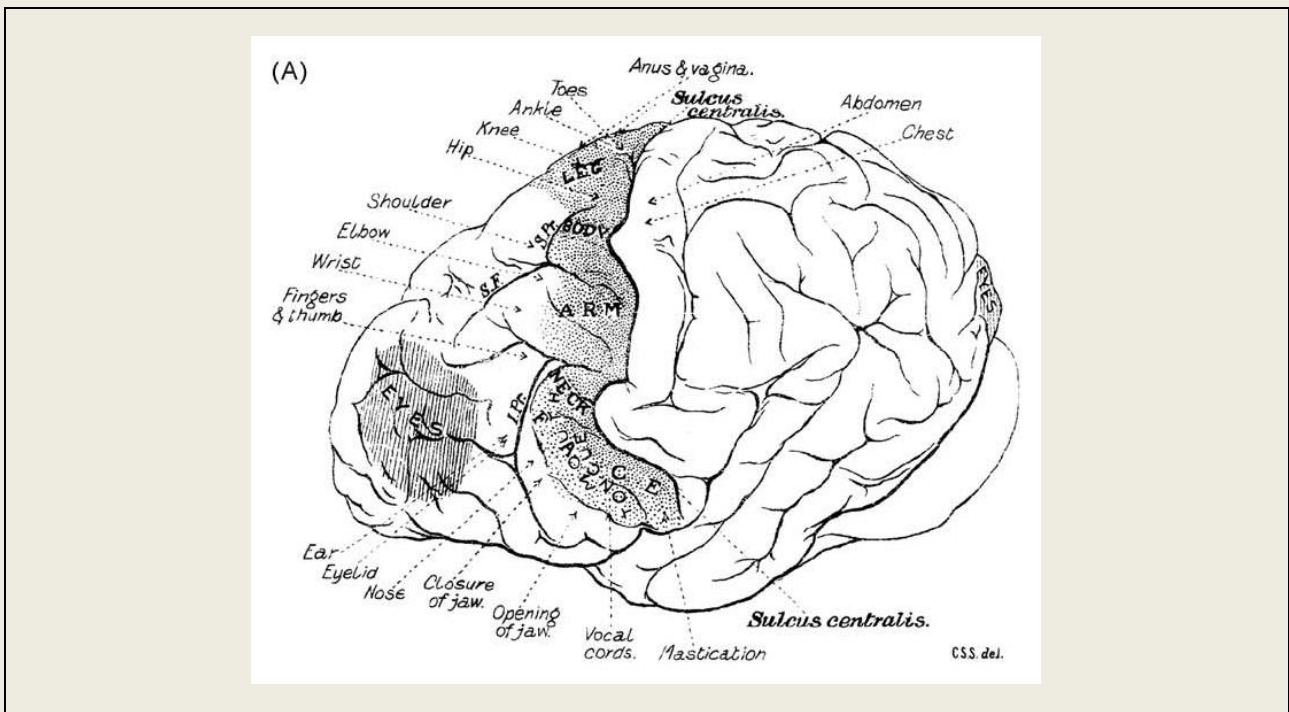


Figure 16 — Cerveau de chimpanzé, hémisphère gauche : étendue de l'aire « motrice » d'après Grünbaum et Sherrington (1902) (d'après [1])

8.2. Edgar Douglas Adrian (1889-1977)

Vie et œuvre générale

Edgar Adrian, né à Londres, est formé à Trinity College, Cambridge.

Il y passe l'essentiel de sa carrière : professeur de physiologie en 1937, Master de Trinity en 1951, vice-chancelier de l'université. Il partage avec Sherrington le prix Nobel de physiologie ou médecine en 1932.

Il préside la Royal Society de 1950 à 1955 et est fait baron Adrian en 1955.

Contribution

L'œuvre d'Adrian est, d'une certaine manière, complémentaire de celle de Sherrington : elle rend compte de l'activité électrique dans les fibres nerveuses motrices et sensorielles qui accompagne les actions réflexes et intégratives du système nerveux.

Adrian montre qu'il n'y a qu'un seul type de potentiel d'action dans les fibres nerveuses, qu'elles soient motrices ou sensorielles, et que la force de la contraction comme l'intensité de la sensation sont graduées en conséquence des différentes fréquences de décharge des potentiels d'action dans les nerfs, ainsi que des changements du nombre de fibres nerveuses qui déchargent [1].

Il tourne ensuite son attention vers les origines des oscillations électriques dans le cerveau et établit que le rythme de Berger provient de la partie occipitale du cortex.

Sur la relation de l'esprit au cerveau, Adrian se montre nettement plus prudent que Sherrington.

Dans sa conférence de 1965 sur la conscience, il observe qu'en général les scientifiques de la nature préfèrent rester non engagés sur ces questions, mais admet qu'il est difficile pour les physiologistes de maintenir un tel détachement olympien.

Il note que l'on pourrait construire un être humain mécanique qui se comporterait exactement comme nous : pour la « machine de Turing universelle », remarque-t-il avec esprit, on peut « appliquer son savoir-faire à n'importe quel problème », et un « homme-machine » pourrait être programmé pour faire tout ce que nous pouvons faire.

Ce qui manquerait cependant, c'est « nous-mêmes, notre ego, le Je qui fait la perception, la pensée et l'action, la personne qui est consciente et avertie de son identité et de son environnement » [83].

Cette pensée, notent Bennett et Hacker, est cartésienne de part en part. Adrian écrit d'ailleurs : « je considérais autrefois le gouffre entre l'esprit et la matière comme une croyance innée. [...] Mais je trouve maintenant plus difficile de considérer mon ego comme ayant une base de seconde main. Je suis beaucoup plus certain d'exister que de la différence entre l'esprit et la matière » ; et « dans l'étude de l'ego humain, les introspections sont presque tout ce dont nous disposons pour nous guider » [83].

Il refuse néanmoins de s'engager fermement dans une doctrine, citant le neurologue Francis Schiller pour qui la conscience est une « construction logique » et l'ego « une abréviation commode ».

Il conclut que les deux comptes rendus devront, à terme, être réconciliés — mais qu'il serait absurde de supposer que le compte rendu scientifique n'en sera pas modifié.

8.3. John Carew Eccles (1903-1997)

Vie et œuvre générale

Né à Melbourne, **John Eccles** y étudie la médecine avant de rejoindre Oxford en 1925 comme boursier Rhodes, pour travailler avec Sherrington, alors engagé avec Liddell dans l'étude des caractéristiques du réflexe myotatique [84].

Il collabore d'abord avec Creed sur le réflexe de flexion, puis directement avec Sherrington, alors âgé de soixante-quinze ans : leurs travaux communs sur le réflexe de flexion spinal ipsilatéral constituent la dernière floraison du génie scientifique du maître [85,86].

Eccles enseigne ensuite en Nouvelle-Zélande, puis à Canberra, enfin à Chicago et Buffalo. Il reçoit le prix Nobel de physiologie ou médecine en 1963.

Contribution scientifique

Le sujet destiné à dominer ses recherches pendant plus de quarante ans est le mécanisme de la transmission synaptique inhibitrice.

La technique consistant à stimuler d'abord par une volée conditionnant juste liminaire, puis, à intervalles ultérieurs, par une volée test, permet de démêler le décours temporel des états excitateurs et inhibiteurs centraux — ou, comme nous le savons aujourd'hui, des potentiels post-synaptiques excitateurs et inhibiteurs.

Ce résultat sera établi une vingtaine d'années plus tard, lorsque Eccles et ses collaborateurs réalisent les premiers enregistrements intracellulaires de potentiels post-synaptiques dans les motoneurones [87].

Des études ultérieures de la transmission synaptique inhibitrice au moyen d'électrodes intracellulaires sont conduites à des niveaux successivement plus élevés du système nerveux central, notamment dans l'hippocampe [88].

« De cette manière, Eccles compléta le programme de recherche décrit par Sherrington dans « The Integrative Action of the Nervous System » un demi-siècle plus tôt », écrivent Bennett et Hacker [1].

Le dualisme interactionniste

Eccles était entré dans le champ des neurosciences à la suite d'une expérience marquante vécue à dix-huit ans, qui avait éveillé en lui un intérêt intense pour le problème corps-esprit.

Dans les années 1970, stimulé par les travaux de **Roger Sperry** sur les patients au cerveau divisé, il revient à ces questions, d'abord dans « The Self and Its Brain » (1977), écrit avec le philosophe Karl Popper, puis dans ses Gifford Lectures de 1977-1978, publiées en 1984 sous le titre « The Human Mystery » [89,90].

Le cadre général est fourni par la reprise poppérienne d'une idée du logicien **Gottlob Frege** : distinction entre le monde extérieur perceptible des objets physiques, le monde intérieur privé des entités mentales, et un « troisième domaine » des pensées ou propositions, imperceptibles aux sens mais publiques et partageables [91].

Karl Popper suit avec ses trois mondes : le Monde 1 des choses physiques, le Monde 2 des choses mentales, le Monde 3 des pensées, théorèmes et autres *abstracta*.

Bennett et Hacker jugent cette conception confuse : il n'y a qu'un seul monde, et parler d'états mentaux de gaieté ou de dépression n'introduit aucune entité nouvelle, seulement une nouvelle manière de parler d'entités existantes [1].

Eccles s'appuie sur les travaux de **Kornhuber** concernant le potentiel de préparation (readiness potential), qui débute jusqu'à huit cents millisecondes avant le début du potentiel d'action musculaire.

Il en tire ce qu'il nomme « l'hypothèse dualiste-interactionniste » : « on peut présumer que, pendant le potentiel de préparation, il se développe une spécificité des décharges d'impulsions à motifs dans les neurones, de sorte que sont finalement activées les cellules pyramidales dans les aires corticales motrices correctes. [...] Au stade de la volition d'un mouvement, il y a une très large influence de l'esprit conscient de soi sur le motif d'opération des modules » [90].

Les auteurs avancent contre cette position une série d'objections dont trois méritent d'être retenues :

1. D'abord, si l'esprit conscient de soi était réellement « activement engagé à lire » depuis les aires du domaine dominant et « sélectionnant parmi ces modules selon l'attention », alors il devrait percevoir ou être conscient des modules neuronaux en question — capacité que nous ne possédons pas.
2. Ensuite, l'esprit n'est pas une entité d'aucune sorte, mais une capacité d'êtres humains ayant maîtrisé un langage réflexif ; il n'est donc pas le genre de chose dont on puisse dire intelligiblement qu'elle est « en contact » avec le cerveau.
3. Enfin, l'idée que la raison d'être de l'esprit conscient de soi serait d'engendrer l'unité du soi — ou, comme nous dirions, de « résoudre le problème du liage » — est confuse : parler d'une personne, ou d'un être ayant un esprit, présuppose déjà l'unité de l'expérience et ne peut donc être invoqué pour l'expliquer [32].

Bennett et Hacker concluent par un jugement qui vaut d'être cité : « le dualisme d'Eccles était mal conçu. Les neuroscientifiques contemporains sont impatients de se dissocier de ses doctrines et de rejeter ses idées comme absurdes. C'est une erreur. Eccles a eu le courage d'affronter des problèmes difficiles et de poursuivre ses idées jusqu'à leurs conclusions logiques.

Que celles-ci soient fausses est vrai, et l'on peut beaucoup apprendre des erreurs en question » [1].

8.4. Wilder Penfield (1891-1976)

Vie et œuvre générale

Wilder Penfield naît à Spokane, dans l'État de Washington.

Diplômé de Princeton en 1913, il obtient une bourse Rhodes pour Oxford, où il entre à l'école de physiologie sous l'influence inspirante de Sherrington. I

I suit l'intérêt de son maître pour l'histologie et la neuro-cytologie, obtient son diplôme de physiologie à Oxford, puis termine sa médecine à la Johns Hopkins en 1918.

Sur le conseil de Sherrington, il séjourne à Madrid auprès de Pío del Río-Hortega, où il apprend les méthodes histologiques de son brillant maître Ramón y Cajal.

En 1928, il se rend à Breslau travailler avec Otfried Foerster pour apprendre la stimulation électrique douce du cortex chez les patients épileptiques opérés sous anesthésie locale.

En 1934, il fonde à Montréal, à l'université McGill, l'Institut neurologique de Montréal, consacré à l'étude et au traitement chirurgical de l'épilepsie focale [1].

Contribution

La technique de la stimulation corticale peropératoire chez le patient éveillé — la « procédure de Montréal » — permet de localiser exactement la position du cortex sensori-moteur ou du cortex sous-tendant la parole, de sorte que ces aires vitales puissent être épargnées lors de l'excision chirurgicale.

Dans certains cas, la stimulation peut activer le cortex épileptogène plus excitable et reproduire une portion du schéma habituel des crises du patient, ce qui permet au chirurgien d'identifier le foyer épileptique physiologiquement dérégulé.

Penfield note en 1938 que la stimulation de certaines parties du cortex temporal excite parfois le rappel vif d'expériences antérieures.

Il devient évident que près de la moitié des patients atteints d'épilepsie présentent des crises qui tirent origine soit de l'un ou de l'autre lobe temporal.

Ce travail conduit à des observations très importantes concernant l'hippocampe et la fonction mnésique, ainsi que la localisation du cortex sous-tendant la parole.

En 1951, avec Brenda Milner, il montre que l'ablation d'un hippocampe sur la face médiale du lobe temporal entraîne un trouble sévère de la mémoire chez des patients dont on découvrira ultérieurement qu'ils présentaient une lésion de l'hippocampe du côté opposé.

La perte bilatérale de la fonction hippocampique conduit à l'incapacité complète de se souvenir de tout événement post-opératoire — sans perte d'intelligence ni de capacité attentionnelle [1].

Les analyses de la stimulation électrique du cortex de mille cent trente-deux patients conscients étendent considérablement la connaissance de la localisation fonctionnelle, notamment pour la mémoire et pour la parole [92].

La dérive néo-cartésienne

Au terme d'une longue vie consacrée à la neurochirurgie et à la neurologie, Penfield publie en 1975 « The Mystery of the Mind » : « rapport final de mon expérience ».

Il y pose la question : « les mécanismes cérébraux rendent-ils compte de l'esprit ? »

Se référant explicitement à la remarque de Sherrington selon laquelle notre être pourrait consister en deux éléments fondamentaux, il conclut : « pour ma part, après des années d'efforts pour expliquer l'esprit sur la base de la seule action cérébrale, j'en suis venu à la conclusion qu'il est plus simple (et de beaucoup plus logique) d'adopter l'hypothèse que notre être consiste bien en deux éléments fondamentaux » [93].

Deux phénomènes l'y conduisent.

1. D'abord l'automatisme épileptique : un patient en crise continuera souvent d'exécuter des tâches plus ou moins stéréotypées, mais restera dans un état de fugue, sans se souvenir de ce qu'il a fait. Penfield interprète l'automatisme comme montrant que la crise épileptique a déconnecté l'esprit de ce qu'il nomme, à la suite de Hughlings Jackson, « le mécanisme cérébral le plus élevé ».
2. Ensuite les réponses des patients à la stimulation électrique : lorsque la stimulation neurale provoquait un mouvement de la main, le patient répondait invariablement « je n'ai pas fait cela. Vous l'avez fait » ; et lorsqu'elle provoquait une vocalisation, « je n'ai pas fait ce bruit. Vous l'avez tiré de moi ». Aucune forme de stimulation électrique ne pouvait induire un patient à croire ou à décider. Penfield en tire que la croyance et la volition sont des fonctions de l'esprit [93].

Bennett et Hacker jugent que le néo-cartésianisme de Penfield ne représente aucun progrès sur celui de Sherrington et d'Eccles, mais qu'il faut apprendre de ses erreurs plutôt que les écarter.

Deux présupposés non questionnés sont en cause.

1. Le premier est une conception cartésienne de l'esprit comme substance indépendante — un « élément fondamental » à « existence continue » — identifiée à la personne et conçue comme agent causal.
2. Le second est que la question de savoir si les mécanismes cérébraux rendent compte de l'esprit serait une question empirique, à trancher entre deux hypothèses concurrentes. Or ce n'est pas du tout de cela qu'il s'agit : l'explication du comportement humain par l'interaction de l'esprit conçu comme substance indépendante et du cerveau n'est pas une hypothèse empirique fausse, c'est une confusion conceptuelle ; et y substituer le cerveau ne la rend pas moins confuse [1,32].

Sur l'automatisme épileptique, l'analyse est éclairante.

Ce que le phénomène montre n'est pas que l'esprit s'est déconnecté du mécanisme cérébral le plus élevé, mais que, pendant une crise, consécutivement à l'excitation anormale de parties du cortex, la personne est temporairement privée de certaines capacités normales — mémoire, capacité de décider, sensibilité émotionnelle, sens de l'humour — tandis que d'autres, en particulier les capacités d'actions routinières, sont conservées.

Les phénomènes sont frappants, mais ils se ramènent à une dissociation de capacités normalement associées, non à une déconnexion de substances normalement connectées [1].

(B)

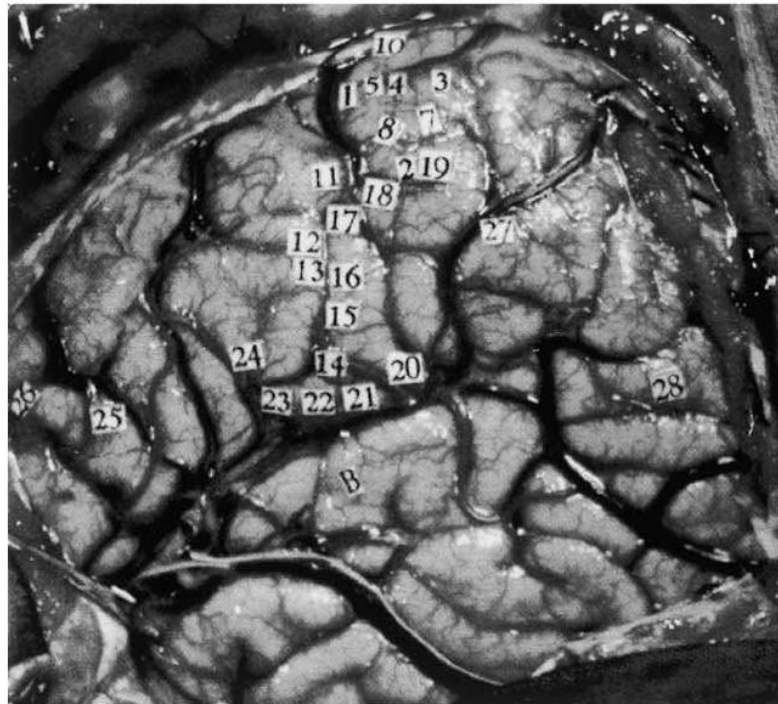


Figure 17 — Effets de la stimulation électrique du cerveau humain, dure-mère réclinée ; les repères numérotés indiquent les points de réponse positive (Penfield et Roberts, 1959) (d'après [1])

(D)

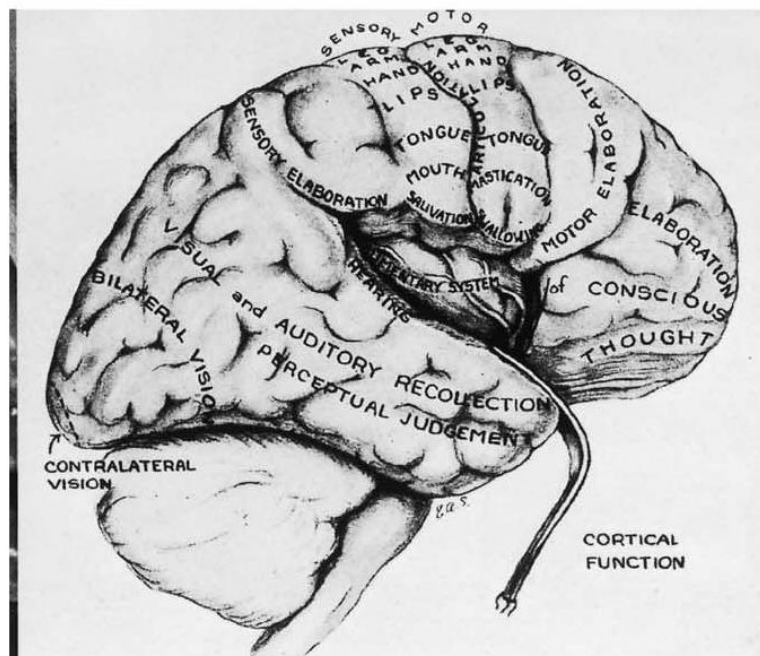


Figure 18 — Fonctions du cortex humain d'après Penfield et Rasmussen (1968) (d'après [1])

8.5.Cajal, Río-Hortega, Foerster, Milner, Sperry, Kornhuber

Santiago Ramón y Cajal (1852-1934), histologiste espagnol, prix Nobel 1906 partagé avec Camillo Golgi, est le fondateur de la doctrine du neurone, sans laquelle la notion sherringtonienne de synapse serait inintelligible.

Pío del Río-Hortega (1882-1945), son élève, décrit la microglie et l'oligodendrogliose ; c'est auprès de lui que Penfield, sur le conseil de Sherrington, apprend en 1924 les méthodes histologiques permettant d'étudier la cicatrisation des plaies cérébrales [1].

Otfrid Foerster (1873-1941), neurologue et neurochirurgien de Breslau, met au point la stimulation électrique douce du cortex chez les patients épileptiques opérés sous anesthésie locale. Penfield vient l'apprendre chez lui en 1928 ; la technique deviendra, à Montréal, la procédure qui porte le nom de cette ville.

Brenda Milner (née en 1918), neuropsychologue à l'Institut neurologique de Montréal, conduit avec Penfield en 1951 les travaux établissant le rôle de l'hippocampe dans la mémoire. Ses études ultérieures sur le patient H. M. fonderont la neuropsychologie de la mémoire.

Roger Sperry (1913-1994), prix Nobel 1981, établit dans les années 1960 les capacités des patients au cerveau divisé après section du corps calleux. Eccles voit dans ces résultats une confirmation de l'interactionnisme dualiste : « seule une zone spécialisée des hémisphères cérébraux est en liaison avec l'esprit conscient de soi » [89].

Bennett et Hacker contestent l'interprétation : ce ne sont pas seulement les activités neurales de l'hémisphère droit qui sont inconnues du sujet, ce sont toutes les activités de son cerveau ; et l'hémisphère gauche n'est pas plus capable « d'exprimer une expérience de conscience » qu'il n'est capable de posséder des « capacités verbales et idéationnelles », puisqu'il n'y a pas de partie subordonnée d'une personne qui soit consciente [1].

Hans Helmut Kornhuber (1928-2009), neurologue allemand d'Ulm, décrit avec **Lüder Deecke**, en 1964-1965, le potentiel de préparation (Bereitschaftspotential) qui précède le mouvement volontaire.

Ces résultats fournissent à Eccles l'appui empirique de son hypothèse dualiste-interactionniste [90].

La lignée de recherche se poursuivra avec les travaux de **Benjamin Libet**, dont les auteurs notent qu'ils reposent sur la même erreur : concevoir le mouvement volontaire comme produit par un acte de volonté antécédent [1].

9. Situation actuelle : où en sommes-nous depuis 1950 ?

Le document source s'arrête à Penfield et conclut sur ce qu'il nomme « l'ombre de Descartes ».

Cette partie prolonge le récit jusqu'au présent en distinguant trois plans : ce qui a été acquis empiriquement, ce qui reste contesté, et ce qui relève d'une difficulté conceptuelle non résolue.

9.1. Ce qui est établi

Le programme sherringtonien a été mené à son terme au niveau cellulaire.

Le potentiel d'action, la transmission synaptique chimique, les potentiels post-synaptiques excitateurs et inhibiteurs, la plasticité synaptique et les principaux systèmes de neurotransmetteurs constituent aujourd'hui un corpus stabilisé.

La voie finale commune de Sherrington est devenue le motoneurone alpha et son unité motrice ; l'inhibition qu'il inférait de l'observation comportementale a reçu sa base cellulaire dans les travaux d'Eccles et de ses successeurs [87,88].

La localisation fonctionnelle corticale a été établie avec une résolution que ni Ferrier ni Penfield n'auraient imaginée, d'abord par l'électrophysiologie unitaire, puis, à partir des années 1990, par l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle et la magnétoencéphalographie.

Le principe somatotopique de Hughlings Jackson, confirmé par Ferrier puis cartographié par Penfield, est aujourd'hui décrit à une échelle millimétrique, et ses limites — plasticité, chevauchement, représentations multiples — sont elles-mêmes documentées.

L'électroencéphalographie, née des observations de Caton et de Beck et rendue humaine par Berger [72,74,75], est devenue une méthode clinique et cognitive de routine.

La connectomique, enfin, a franchi en 2024 un seuil symbolique : le diagramme de câblage complet du cerveau d'une drosophile adulte a été publié, comportant environ cinq dizaines de millions de synapses chimiques entre 139 255 neurones, reconstruites par microscopie électronique [94].

Pour la première fois, un cerveau entier d'un animal capable de comportements élaborés est décrit au niveau de chacune de ses connexions.

9.2. Ce qui reste contesté

Trois débats structurent la période.

1. Le premier porte sur le degré de modularité du cortex. La tension entre localisation stricte et intégration distribuée, ouverte par la controverse entre Ferrier et Goltz, n'a jamais été close : elle s'est déplacée vers la question de savoir dans quelle mesure une fonction cognitive correspond à une aire, à un réseau, ou à un état dynamique de l'ensemble du système.
2. Le deuxième concerne le problème du liage (binding problem) — la question de savoir comment les attributs traités séparément se retrouvent unifiés dans la perception. L'hypothèse d'une synchronisation oscillatoire, développée par Singer et ses collaborateurs, en constitue la réponse la

plus étudiée [95]. Bennett et Hacker soutiennent que la formulation même du problème est viciée : elle reprend, sous une forme neurale, l'exigence cartésienne selon laquelle les images venues d'organes doubles devraient être réunies quelque part pour qu'un percevant ne voie pas deux objets au lieu d'un. Aristote avait déjà, avec le *sensus communis*, formulé le problème — mais sans supposer que le *sensorium* doive produire une image ou une représentation interne [12].

3. Le troisième porte sur la nature explicative des grandes théories unificatrices. Le codage prédictif et le principe d'énergie libre, formulés par Karl Friston, proposent de rendre compte de la perception, de l'action et de l'apprentissage comme d'un unique processus de minimisation de l'erreur de prédiction [96]. Le cadre est fécond et largement adopté ; sa falsifiabilité et son statut — principe mathématique, hypothèse biologique ou reformulation — restent discutés.

9.3. Ce qui n'est pas résolu : l'erreur méréologique

La thèse centrale de l'essai socle est que les neuroscientifiques contemporains, tout en rejetant avec raison la conception cartésienne de l'esprit comme substance immatérielle en relation causale réciproque avec le cerveau, n'ont fait que **remplacer un dualisme esprit/corps par un dualisme cerveau/corps qui lui est isomorphe** : « Cela revient à substituer de la matière grise gluante à une substance pensante immatérielle. Mais cela, en soi, ne libère pas la neuroscience cognitive de l'ombre de Descartes. Tout ce que cela fait, c'est remplacer le dualisme cartésien esprit/corps par un dualisme cerveau/corps qui en est isomorphe » [1].

L'argument se décompose en deux mouvements.

1. D'abord, là où Descartes attribuait les attributs psychologiques à l'esprit, les neuroscientifiques contemporains les attribuent au cerveau.
2. Ensuite, là où Descartes faisait appel aux attributs psychologiques de l'esprit pour expliquer le comportement des êtres humains, les neuroscientifiques qui pensent que l'action intégrative du cerveau explique la sensation, la perception, la mémoire et le mouvement volontaire font appel aux prétendus attributs psychologiques du cerveau pour expliquer le comportement et l'expérience de l'être humain.

Les auteurs nomment cette erreur « l'erreur méréologique » — la méréologie étant la logique des relations de la partie au tout — et la définissent ainsi : « attribuer à une partie d'une créature des attributs qui ne peuvent logiquement être attribués qu'à la créature entière. Ce n'est pas l'esprit qui ressent une douleur ou un mal de dents, mais la personne dont la tête ou la dent fait mal — l'esprit n'a ni tête ni dents. Ce n'est pas l'esprit qui voit (il n'a pas d'yeux) ni qui entend (il n'a pas d'oreilles), mais l'être humain vivant. Et ce n'est pas l'esprit qui pense, raisonne, se souvient et forme des intentions, mais la personne » — et, symétriquement, ce n'est pas le cerveau [1,12].

Les exemples cités sont pris chez des auteurs de premier plan : Crick explique l'expérience visuelle en se référant aux croyances, conjectures et interprétations du cerveau [97] ; Edelman attribue au cerveau la capacité de manipuler des règles, de former des concepts et de catégoriser ses propres activités ; Blakemore tient que le cerveau connaît des choses, raisonne inductivement, construit des hypothèses sur la base d'arguments [98] ; Young soutient que le cerveau pose des questions et construit des hypothèses

[99] ; Gregory lui attribue des décisions logiques [100] ; Kandel et Wurtz décrivent la construction de l'image visuelle par le cerveau [101].

Ces attributs, objectent Bennett et Hacker, sont ceux d'êtres humains — et, pour certains, d'autres animaux —, non de leurs esprits ni de leurs cerveaux [32].

La liste pourrait être allongée : la théorie de l'attention comme « projecteur » du complexe réticulaire thalamique [102], la description de la conscience comme sentiment de ce qui se produit [103], l'interprétation de la vision aveugle comme produit d'une fonction de surveillance du cerveau [104], ou les formulations couramment employées dans les synthèses de neurosciences cognitives [105] relèvent, selon les auteurs, de la même structure d'énoncé.

La controverse a été publique.

En 2007, Bennett et Hacker ont confronté leur position à celle de Daniel Dennett et de John Searle dans un volume collectif issu d'un colloque de l'American Philosophical Association [106].

Dennett y soutient que l'attribution de prédicats psychologiques au cerveau relève d'une « posture intentionnelle » heuristique, légitime tant qu'on n'en fait pas une thèse métaphysique ; Searle défend une conception biologique de la conscience où le cerveau cause bien les états mentaux.

Le débat n'est pas tranché, et il ne s'agit pas d'un désaccord empirique : c'est un désaccord sur les conditions de sens des énoncés neuroscientifiques. Le lecteur est ici invité à en juger par lui-même.

9.4. Le retour d'un cadre aristotélicien

Un développement de la fin du XXe siècle mérite d'être signalé, parce qu'il rejoint indépendamment la position défendue par les auteurs.

Sous le nom de cognition 4E — pour « embodied, embedded, enacted, extended » : incarnée, située, non-actée, étendue —, un ensemble de travaux issus de la philosophie de l'esprit, de la robotique et de la psychologie du développement soutient que les capacités cognitives ne sont pas des états internes d'un organe mais des propriétés d'un organisme entier en interaction avec son environnement [107].

La formulation est différente de celle d'Aristote, et les auteurs de ce courant n'en font pas tous un héritage revendiqué ; mais la structure de l'argument est la même : **le sujet des prédicats psychologiques est l'animal vivant dans son milieu, non une partie de cet animal.**

Ce rapprochement doit être présenté pour ce qu'il est : une convergence de position, non une filiation historique établie.

Il indique cependant que la question posée par Aristote n'a rien perdu de son actualité, et qu'elle est aujourd'hui reposée depuis l'intérieur même des sciences cognitives.

10. Évolutions futures

Cette partie distingue strictement ce qui est publié de ce qui relève de la projection.

Les développements présentés comme prospectifs le sont explicitement, et aucune affirmation n'y est avancée comme un résultat acquis.

10.1. Ce qui est publié et va se poursuivre

La connectomique intégrale d'organismes de plus en plus complexes est engagée.

Le connectome complet du cerveau adulte de la drosophile étant publié [94], l'extension à des vertébrés — poisson-zèbre larvaire, souris — est en cours dans plusieurs consortiums.

Le volume de données et le coût de l'acquisition en microscopie électronique restent les facteurs limitants.

L'enregistrement simultané de grandes populations neuronales, par électrodes à haute densité et par imagerie calcique ou de tension, permet désormais de suivre des dizaines de milliers de neurones chez l'animal éveillé et comportant. C

ela déplace la question sherringtonienne de l'action intégrative de l'inférence comportementale vers l'observation directe des motifs d'activité distribuée.

Les interfaces cerveau-machine, dont la filiation avec la stimulation corticale de Penfield est directe, ont franchi le stade des essais cliniques chez l'homme pour la restauration du mouvement et, plus récemment, de la parole.

Ces dispositifs constituent, incidemment, un test empirique de la cartographie somatotopique élaborée depuis Hughlings Jackson.

10.2. Tendances prospectives

Les développements suivants sont présentés comme des hypothèses de travail, non comme des résultats.

- La simulation intégrale d'un système nerveux à partir de son connectome. Disposer du diagramme de câblage ne suffit pas à prédire la dynamique : les propriétés biophysiques des synapses, la neuromodulation et l'état interne de l'animal ne sont pas contenus dans la connectivité anatomique. Savoir quelle quantité d'information supplémentaire est nécessaire est une question ouverte.
- Les organoïdes cérébraux et les cultures neuronales structurées comme modèles expérimentaux de l'intégration. Leur intérêt méthodologique est réel ; les questions éthiques qu'ils soulèvent, en revanche, ne sont pas résolues et relèvent en partie du vocabulaire hérité examiné dans ce rapport.
- Les grands modèles d'apprentissage comme théories de la cognition. Leur usage comme modèles du traitement cérébral de l'information est en plein développement. Le risque conceptuel est identifiable : il consiste à réintroduire, sous une forme computationnelle, l'attribution à une partie du système de prédicats qui n'ont de sens que rapportés à un agent entier.
- L'unification des échelles. Relier le potentiel d'action, le motif de population, l'aire fonctionnelle et le comportement dans un cadre explicatif unique reste l'objectif déclaré de la discipline. Aucun cadre existant, y compris le codage prédictif, n'y parvient aujourd'hui de façon consensuelle.

10.3. Ce qu'il faudrait démontrer

Trois démonstrations, si elles étaient produites, modifieraient substantiellement le tableau.

- Établir qu'un connectome complet, augmenté d'un jeu déterminé de paramètres biophysiques, suffit à prédire quantitativement le répertoire comportemental d'un animal. Ce serait la première validation forte du programme réductionniste au niveau d'un organisme entier.
- Produire une caractérisation opérationnelle de ce que serait une explication neurale complète d'une capacité cognitive — c'est-à-dire préciser ce que l'on demande quand on demande « comment le cerveau fait-il X ? ». C'est la demande que Bennett et Hacker adressent à la discipline, et elle est conceptuelle avant d'être empirique.
- Trancher empiriquement, si cela est possible, entre les interprétations concurrentes des données de chronométrie de la volition — la lignée qui va de Kornhuber à Libet. Le document source soutient que la question est mal posée parce qu'elle présuppose que le mouvement volontaire est produit par un acte antécédent de volition [1] ; les défenseurs du paradigme soutiennent le contraire. Une expérience décisive supposerait d'abord un accord sur ce qui serait décidé.

11. Discussion et synthèse critique

11.1. Ce que révèle la mise en série des personnages

Trois enseignements se dégagent de la lecture continue de ces soixante-cinq notices.

- Le premier est que le progrès technique ne suffit pas à changer un cadre conceptuel.
Léonard obtient en 1506 la première représentation exacte du système ventriculaire, et il y loge les facultés selon la répartition de Némésius.
Vésale produit en 1543 des planches d'une précision inégalée et reprend une description du pneuma psychique qui ne diffère guère de celle de Galien.
Flourens invente la méthode d'ablation et en tire, sur des pigeons, une thèse d'équipotentialité qui bloquera la recherche corticale pendant cinquante ans.
Ce n'est pas une meilleure observation qui déloge la doctrine ventriculaire, c'est une question nouvelle — celle que pose Willis : les fonctions sont-elles dans les cavités ou dans la substance ?
- Le deuxième est que les erreurs sont fécondes lorsqu'elles sont poursuivies avec rigueur.
Aristote se trompe sur le cœur et fonde la question de l'intégration.
Descartes se trompe sur la glande pinéale et ouvre l'activité animale à l'analyse mécanique.
Whytt se trompe sur le principe sentant spinal et établit l'autonomie fonctionnelle de la moelle.
Eccles se trompe sur le dualisme interactionniste et fonde l'électrophysiologie synaptique intracellulaire.
Le jugement porté par Bennett et Hacker sur Eccles vaut pour toute cette histoire : « c'est une triste marque de ce que peu de neuroscientifiques ont appris de ses combats » [1].
- Le troisième est que la question du sujet des attributs psychologiques n'a jamais été résolue mais seulement déplacée.
La figure 36 en donne la séquence : de l'animal entier chez Aristote, aux ventricules chez Némésius et Avicenne, à l'esprit chez Descartes, au cerveau dans la neuroscience cognitive contemporaine. À chaque étape, le déplacement a paru un progrès ; à chaque étape, il a reconduit la même structure logique.

Généalogie des grandes doctrines de l'action intégrative du système nerveux

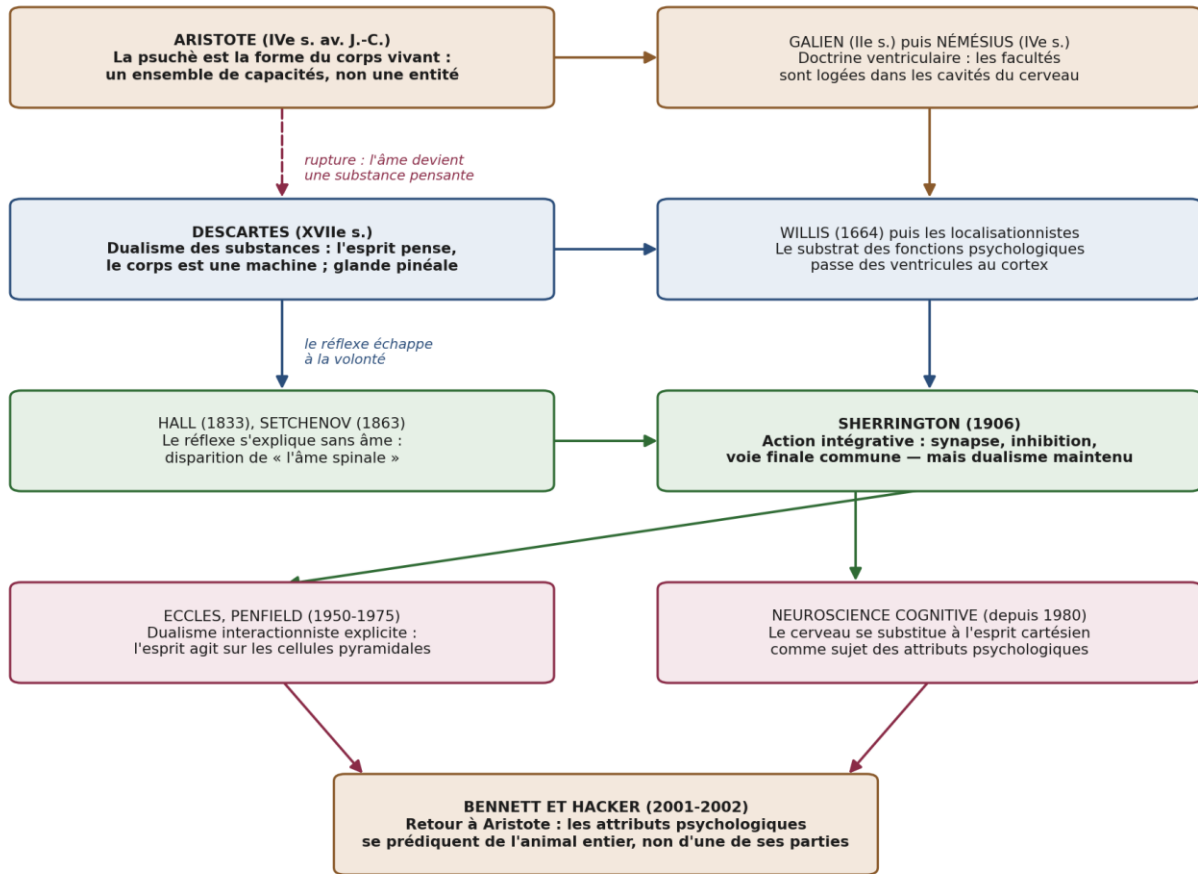


Figure 19 — Généalogie des grandes doctrines de l'action intégrative du système nerveux

À qui attribue-t-on la perception, la mémoire et la volonté ?

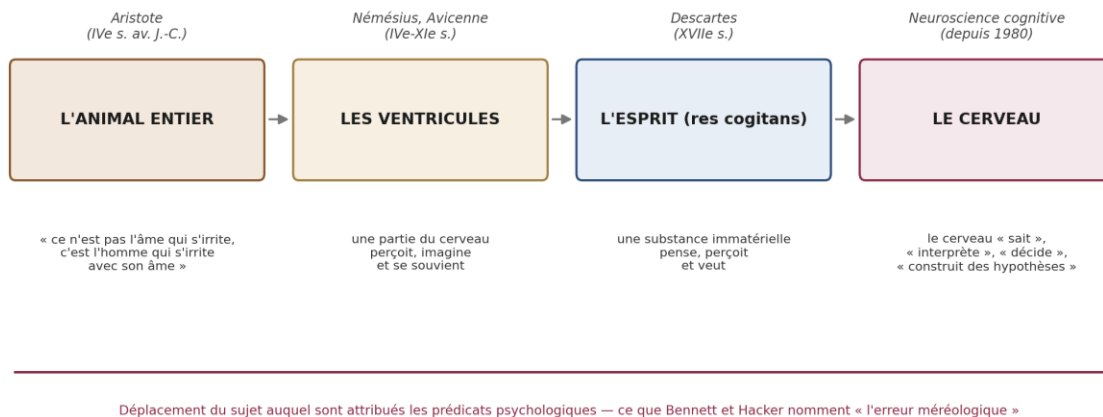


Figure 20 — À qui attribue-t-on la perception, la mémoire et la volonté ? Le déplacement du sujet des prédicats psychologiques

11.2. Forces et limites du corpus mobilisé

Le corpus présente une force et trois faiblesses qu'il convient de nommer.

Sa force est l'accès aux sources primaires. L'appareil de références de l'essai socle donne les éditions, traductions et pagination précises des textes d'Aristote, de Galien, de Vésale, de Descartes, de Willis, de Bell, de Magendie, de Marshall Hall, de Setchenov et de Sherrington. Les citations reproduites dans ce rapport sont donc adossées à une chaîne éditoriale traçable, même lorsque le texte original n'a pas été consulté directement — ce que la bibliographie signale systématiquement.

La première faiblesse est un biais de sélection assumé par les auteurs eux-mêmes : le document source porte sur le système moteur et sur l'action intégrative. Toute une histoire parallèle — celle de la vision, de l'audition, de l'olfaction — n'y figure qu'incidemment. Le présent rapport hérite de ce biais.

La deuxième est un biais géographique et linguistique. Le récit est dominé par les traditions britannique, française, allemande et italienne. La médecine arabe n'apparaît qu'à travers Avicenne, la médecine indienne et chinoise pas du tout. Les sections ajoutées sur l'Égypte pharaonique et sur Alexandrie atténuent partiellement ce déséquilibre sans le corriger.

La troisième est que l'essai socle est un texte de position autant qu'un texte d'histoire. Sa thèse sur l'erreur méréologique commande la sélection et l'interprétation des épisodes retenus. Ce rapport l'a suivi dans son architecture, mais il a signalé chaque fois que l'interprétation était contestée, et il consacre une section au débat de 2007 qui l'oppose à Dennett et à Searle [106].

11.3. Limites de la présente revue

Quatre limites doivent être déclarées.

- Premièrement, les notices consacrées aux figures secondaires reposent principalement sur le document source et sur un petit nombre de sources secondaires ; elles ne constituent pas des recherches biographiques originales.
- Deuxièmement, les citations d'auteurs antiques et modernes ont été traduites en français à partir des versions anglaises reproduites dans le document source : ce sont donc des traductions de traductions, et elles sont données à titre d'illustration du propos, non comme des établissements de texte.
- Troisièmement, la partie consacrée à la situation actuelle et aux évolutions futures repose sur un échantillon de sources beaucoup plus restreint que la partie historique ; elle indique des directions et ne prétend pas à l'exhaustivité.
- Quatrièmement, deux divergences de datation avec la littérature de référence ont été signalées — Alexander Stuart et Jean Fernel — sans qu'une recherche d'archives ait été conduite pour les trancher.

12. Conclusion : d'Aristote à la situation présente

Aristote n'a rien su du système nerveux.

Il plaçait le sensorium dans le cœur, tenait le cerveau pour un organe de refroidissement, et ignorait l'existence même des nerfs, que l'école d'Alexandrie découvrirait un demi-siècle après sa mort.

Sur les faits, il s'est trompé sur presque tout.

Et pourtant, sur la question qui organise ce rapport — de quoi la perception, la mémoire et la volonté sont-elles les attributs ? —, il a formulé une réponse dont vingt-quatre siècles de découvertes n'ont pas montré qu'elle était fausse.

Cette réponse tient en un principe : la psychè n'est pas une chose que l'animal possède, ni une partie de lui, mais l'ensemble des capacités qui font de lui l'animal qu'il est.

En conséquence, les prédicats psychologiques se disent de l'animal entier : « Dire que l'âme s'irrite, c'est comme si l'on disait que l'âme tisse ou qu'elle bâtit. Il vaut mieux ne pas dire que l'âme a pitié, qu'elle apprend ou qu'elle pense, mais que l'homme fait ces choses avec son âme » (DA 408b12-15).

Ce n'est pas une thèse empirique susceptible d'être réfutée par une expérience : c'est une règle sur ce qui fait sens.

Cinq messages clés se dégagent de ce parcours.

- La question de l'intégration nerveuse a été posée avant qu'on ne sache qu'il existait des nerfs. Alcmeon la formule en demandant comment les sensations diverses convergent ; Aristote la systématise avec le *sensus communis* ; Sherrington lui donne son nom moderne et son traitement expérimental. Vingt-quatre siècles séparent la question de ses premiers éléments de réponse mécaniques.
- Le siège des fonctions a migré quatre fois : du cœur aux ventricules avec Galien et Némésius, des ventricules à la substance corticale avec Willis, du cortex à l'arc réflexe médullaire avec Marshall Hall, puis de l'arc réflexe à l'organisation intégrée du système entier avec Sherrington. Chaque migration a été rendue possible par un déplacement de question, non par un simple gain de résolution.
- L'âme a été progressivement chassée du système nerveux — de la moelle par Marshall Hall, de l'interprétation du réflexe par Setchenov et Claude Bernard — mais elle n'a jamais été chassée du vocabulaire. Elle y a seulement changé de nom : d'abord esprit, ensuite cerveau.
- Le déplacement décisif n'est pas celui d'Aristote à Galien ni celui de Galien à Willis, mais celui de Platon à Descartes. C'est là que l'âme devient une substance distincte, et que naît le problème insoluble de l'interaction. Sherrington, Eccles et Penfield, tous trois formés à la meilleure physiologie de leur temps, s'y sont heurtés sans le reconnaître comme un problème conceptuel.

La position aristotélicienne est aujourd'hui reformulée depuis l'intérieur des sciences cognitives, sous le nom de cognition incarnée et située, sans que la filiation soit toujours revendiquée.

La convergence est réelle ; elle ne prouve rien à elle seule, mais elle indique que la question reste ouverte et qu'elle est de nouveau posée.

Que dirait Aristote de la situation présente ?

La question est rhétorique, mais elle a une réponse précise.

Devant un article affirmant que le cerveau interprète les signaux rétinien, construit une hypothèse et décide de la réponse motrice, il ne contesterait aucun résultat expérimental.

Il objecterait que la phrase est mal formée : ce n'est pas le cerveau qui interprète, décide ou se souvient, pas plus que ce n'est l'âme qui tisse, ou qui bâtit.

C'est l'animal qui perçoit, décide et se souvient — et il le fait grâce au fonctionnement normal de son cerveau, comme il marche grâce au fonctionnement normal de ses jambes, sans que ses jambes marchent.

La distance entre ces deux formulations peut sembler négligeable.

Bennett et Hacker soutiennent qu'elle ne l'est pas, parce qu'elle détermine ce que l'on cherche : si le cerveau interprète, alors il faut trouver dans le cerveau l'interprète, et l'on est engagé dans la régression que Descartes lui-même avait annoncée en observant que voir une image dans le cerveau exigerait « encore d'autres yeux dans notre cerveau, avec lesquels nous pussions l'apercevoir » [31].

Les auteurs concluent leur essai en espérant que le rejet du paradigme cartésien aidera les neuroscientifiques à comprendre l'action intégrative du système nerveux [1].

Il n'est pas nécessaire de souscrire à leur thèse pour tirer de cette histoire une leçon de méthode.

Chacun des soixante-cinq personnages présentés ici a travaillé dans un cadre conceptuel qu'il ne voyait pas, et que ses successeurs ont vu sans effort.

Rien n'autorise à penser que la génération présente fasse exception.

La vertu de l'histoire des sciences n'est pas de célébrer les vainqueurs : elle est de rendre visible le cadre dans lequel on travaille, et qui, faute de cette mise à distance, passe pour la réalité même.

13. Annexes

13.1. Note sur deux divergences de datation

Alexander Stuart. L'article socle indique 1637-1742 [1], ce qui supposerait une vie de cent cinq ans. La date de naissance retenue dans ce rapport est 1673, la coquille paraissant manifeste. Aucune vérification d'archive n'a été conduite.

Jean Fernel. L'article socle indique 1495-1558 [1] ; la littérature récente retient généralement 1497 comme année de naissance. Le rapport signale la divergence sans la trancher.

13.2. Note sur les formules et la typographie

Ce rapport ne comporte aucune notation mathématique en LaTeX. Les symboles éventuels sont écrits en caractères Unicode (par exemple μV , ms, $\pm$, Δ). Les termes techniques anglais et latins figurent entre parenthèses à leur première occurrence. Les citations d'auteurs sont en italique et retrait.

Bibliographie

Style Vancouver. Les références sont numérotées dans l'ordre de leur première apparition dans le texte. Les sources primaires anciennes sont citées dans l'édition ou la traduction effectivement consultée ; lorsqu'un passage n'a été lu qu'à travers l'article socle, la mention « cité d'après [1] » l'indique explicitement.

1. Bennett MR, Hacker PMS. The motor system in neuroscience: a history and analysis of conceptual developments. *Prog Neurobiol.* 2002;67(1):1-52. doi:10.1016/S0301-0082(02)00012-6
2. Minagar A, Ragheb J, Kelley RE. The Edwin Smith surgical papyrus: description and analysis of the earliest case of aphasia. *J Med Biogr.* 2003;11(2). doi:10.1177/096777200301100214
3. Retief FP, Cilliers L. The nervous system in antiquity. *S Afr Med J.* 2008;98(10):768-772.
4. Celesia GG. Alcmaeon of Croton's observations on health, brain, mind, and soul. *J Hist Neurosci.* 2012;21(4). doi:10.1080/0964704X.2011.626265
5. Crivellato E, Ribatti D. Soul, mind, brain: Greek philosophy and the birth of neuroscience. *Brain Res Bull.* 2007;71(4):327-336.
6. Aristote. De l'âme [De Anima]. Passages cités selon la pagination canonique de Bekker (DA), d'après [1].
7. Aristote. De Sensu, De Somno, De Memoria, De Partibus Animalium, De Generatione Animalium. Passages cités selon la pagination canonique de Bekker, d'après [1].
8. Ackrill JL. Aristotle's definition of psuche. Dans : Barnes J, et al., éditeurs. *Articles on Aristotle: Psychology and Aesthetics*, vol. 4. Londres : Duckworth ; 1979. p. 65-75.
9. Everson S. Psychology. Dans : Barnes J, éditeur. *The Cambridge Companion to Aristotle*. Cambridge : Cambridge University Press ; 1995. p. 168-194.
10. Gross CG. Aristotle on the brain. *The Neuroscientist.* 1995;1(4):245-250. doi:10.1177/107385849500100408
11. Furley D. Aristotle the philosopher of nature. Dans : Furley D, éditeur. *From Aristotle to Augustine: History of Philosophy*, vol. IV. Londres : Routledge ; 1999. p. 16.
12. Bennett MR, Hacker PMS. Perception and memory in neuroscience: a conceptual analysis. *Prog Neurobiol.* 2001;65(6):499-543.
13. Stefanou MI. The footprints of neuroscience in Alexandria during the 3rd-century BC: Herophilus and Erasistratus. *J Med Biogr.* 2020. doi:10.1177/0967772018789349
14. Galien. De l'utilité des parties, VIII et IX. Dans : Daremberg C, traducteur (1854-1856), vol. I, p. 541-543 et 597-598. Cité d'après [1].
15. Galien. Procédures anatomiques, IX. Dans : Lyons MC, Towers B, éditeurs ; Duckworth WHL, traducteur. *Galen on Anatomical Procedures*. Cambridge : Cambridge University Press ; 1962. p. 13-14.
16. Galien. Des lieux affectés, III et IV. Dans : Daremberg C, traducteur (1854-1856), vol. II, p. 579 et 590. Cité d'après [1].
17. Bennett MR. The early history of the synapse: from Plato to Sherrington. *Brain Res Bull.* 1999;50(2):95-118.
18. Galien. De usu partium [On the Usefulness of the Parts of the Body]. May MT, traductrice. Ithaca (NY) : Cornell University Press ; 1968. p. 341-342.
19. Némésius d'Émèse. The Nature of Man. Telfer W, éditeur et traducteur. Philadelphie : Westminster Press ; 1955.

20. Rahman F. Avicenna's Psychology [traduction anglaise du Kitab al-Najab, livre III]. Londres : Oxford University Press ; 1952. p. 31.
21. Benton AL, Joynt RJ. Early descriptions of aphasia (Antonio Guainero's Opera Medica, 1481). Arch Neurol. 1960;3:205-222.
22. Fernel J. De naturali parte medicinae. Paris : Simon de Colines ; 1542.
23. Kenny AJP. Aquinas on Mind. Londres : Routledge ; 1993.
24. Vésale A. De humani corporis fabrica. Bâle : J. Oporinus ; 1543. Livre VII, ch. I, p. 623 et 632.
25. Singer C. Vesalius on the Human Brain. Londres : Oxford University Press ; 1952. p. 39-40.
26. García-Molina A, Peña-Casanova J. Twilight of an era: from the ventricular doctrine to the corticocentric model. Neurosciences and History. 2024;12(3):171-179.
27. Descartes R. Traité de l'homme. Paris ; 1664 (édition latine De homine, Leyde, 1662). Passages cités d'après [1].
28. Descartes R. Les Passions de l'âme. 1649. Passages cités d'après [1] (références CSM I et AT XI).
29. Lokhorst GJ, Kaitaro TT. The originality of Descartes' theory about the pineal gland. J Hist Neurosci. 2001. PMID:11446265
30. Lokhorst GJ. Descartes and the pineal gland. Dans : Zalta EN, éditeur. The Stanford Encyclopedia of Philosophy [Internet]. Stanford : Stanford University [cité le 8 septembre 2026]. Disponible sur : <https://plato.stanford.edu/entries/pineal-gland/>
31. Descartes R. La Dioptrique. Dans : Discours de la méthode, plus la Dioptrique, les Météores et la Géométrie. Leyde ; 1637. Passages cités d'après [1] (CSM I, AT VI).
32. Bennett MR, Hacker PMS. Philosophical Foundations of Neuroscience. Oxford : Blackwell ; 2003.
33. Molnár Z. Thomas Willis (1621-1675), the founder of clinical neuroscience. Nat Rev Neurosci. 2004;5(4):329-335.
34. Willis T. Cerebri anatome, cui accessit nervorum descriptio et usus. Londres ; 1664. Illustré par Christopher Wren. Feindel W, éditeur. The Anatomy of the Brain and Nerves, vol. II. Montréal : McGill University Press ; 1965.
35. Willis T. De anima brutorum. 1672. Pordage S, traducteur : Two Discourses concerning the Soul of Brutes. Londres ; 1683.
36. Willis T. Cerebri anatome cui accessit nervorum descriptio et usus. Pordage S, traducteur. Londres : Dring, Harper and Leigh ; 1683.
37. Mistichelli D. Trattato dell'Apoplessia. Rome : A. de Rossi alla Piazza di Ceri ; 1709. Dans : Clarke E, O'Malley CD. The Human Brain and Spinal Cord. Berkeley (CA) : University of California Press ; 1968. p. 282-283.
38. Pourfour du Petit F. Mémoire dans lequel il est démontré que les nerfs intercostaux fournissent des rameaux qui portent des esprits dans les yeux. Mémoires de Mathématique et de Physiologie, Histoire de l'Académie Royale des Sciences. 1727. p. 1-19.
39. Stuart A. Lecture III of the Croonian lectures. Philos Trans R Soc Lond. 1739;40:36-48.
40. Whytt R. An Essay on the Vital and other Involuntary Motions of Animals ; et Observations on the Sensibility and Irritability of the Parts of Men and Other Animals. Édinburgh ; 1751. Passages cités d'après [1].
41. Prochaska J. De functionibus systematis nervosi, et observationes anatomico-pathologicae. Prague ; 1784. Laycock T, traducteur : A Dissertation on the Functions of the Nervous System. Londres : Sydenham Society ; 1851.

42. Galvani L. De viribus electricitatis in motu musculari commentarius. De Bononiensi Scientiarum et Artium Instituto atque Academia commentarii. 1791;7:363-418.
43. Bell C. Idea of a New Anatomy of the Brain, submitted for the observations of his friends. Londres : Strahan & Preston ; 1811 (imprimé à compte d'auteur). Réimprimé dans : Med Classics. 1936;1:105-120.
44. Bell C. On the nerves giving an account of some experiments on their structure and functions, which lead to a new arrangement of the system. Philos Trans R Soc Lond. 1821;111:398-424.
45. Bell C. On the functions of some parts of the brain, and on the relations between the brain and nerves of motion and sensation. Philos Trans R Soc Lond. 1834;124:471-483.
46. Magendie F. Expériences sur les fonctions des racines des nerfs rachidiens. Journal de physiologie expérimentale et pathologique. 1822;2:276-279.
47. Cranefield PF. The Way In and the Way Out: Francois Magendie, Charles Bell and the Roots of the Spinal Nerves. Mount Kisco (NY) : Futura Publishing ; 1974.
48. Eadie MJ. Marshall Hall, the reflex arc and epilepsy. J R Coll Physicians Edinb. 2008.
doi:10.1177/1478271520083802007
49. Hall M. On the reflex function of the medulla oblongata and medulla spinalis. Philos Trans R Soc Lond. 1833;123:635-665. doi:10.1098/rstl.1833.0028
50. Hall M. These motions independent of sensation and volition. Dans : Walker A, éditeur. Proceedings of the Committee of Science, Zoological Society on Documents and Dates of Modern Discoveries in the Nervous System, 1839. Réimpression en fac-similé. Metuchen (NJ) : Scarecrow Reprint Corp. ; 1973.
51. Hall M. Synopsis of the Diastaltic Nervous System, or the System of the Spinal Marrow and Its Reflex Arcs. Croonian Lectures. Londres : Mallett ; 1850.
52. Müller J. Handbuch der Physiologie des Menschen [Elements of Physiology]. 1833-1840. Passages cités d'après [1], p. 153.
53. Pearce JMS. Marie-Jean-Pierre Flourens (1794-1867) and cortical localization. Eur Neurol. 2009;61(5):311-314.
doi:10.1159/000206858
54. Flourens M-J-P. Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux vertébrés. Paris : J.-B. Baillière ; 1823.
55. Pflüger EFW. Die sensorischen Functionen des Rückenmarks der Wirbelthiere nebst einer neuen Lehre über die Leitungsgesetze der Reflexionen. Berlin : Hirschwald ; 1853.
56. Bernard C. Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux. Paris : J.-B. Baillière ; 1858.
57. Vulpian A. Leçons sur la physiologie générale et comparée du système nerveux, faites au Muséum d'Histoire Naturelle. Paris : J.-B. Baillière ; 1866.
58. Setchenov IM. Reflexes of the Brain. 1863. Belsky S, traducteur ; Gibbons G, éditeur. Cambridge (MA) : MIT Press.
59. Pavlov I. Lectures on Conditioned Reflexes. Gantt WH, traducteur. New York : International Publications ; 1928.
60. Broca P. Remarques sur le siège de la faculté du langage articulé, suivies d'une observation d'aphémie (perte de la parole). Bulletins de la Société Anatomique (Paris). 1861;6:330-357 et 398-407.
61. Dronkers NF, Plaisant O, Iba-Zizen MT, Cabanis EA. Paul Broca's historic cases: high resolution MR imaging of the brains of Leborgne and Lelong. Brain. 2007;130(5):1432-1441.

62. Fritsch G, Hitzig E. Über die elektrische Erregbarkeit des Grosshirns. Arch Anat Physiol Wiss Med. 1870;37:300-332.
63. Jackson JH. Convulsive spasms of the right hand and arm preceding epileptic seizures. Med Times Gazette. 1863;2:110-111.
64. Jackson JH. On the anatomical, physiological and pathological investigations of epilepsies. West Riding Lunatic Asylum Med Rep. 1873;3:315-319.
65. Ferrier D. The localization of function in the brain. Proc R Soc Lond. 1873-1874;22:228-232.
66. Ferrier D. The Function of the Brain. Londres : Smith, Elder and Company ; 1876.
67. Beevor CE, Horsley V. A minute analysis (experimental) of the various movements produced by stimulating in the monkey different regions of the cortical centre for the upper limb, as defined by Professor Ferrier. Philos Trans R Soc Lond. 1887;178:153-167.
68. Beevor CE, Horsley VA. A record of the results obtained by electrical excitation of the so-called motor cortex and internal capsule in an orang-outang (*Simia satyrus*). Philos Trans R Soc Lond. 1890;181:129-158.
69. Goltz FL. Der Hund ohne Grosshirn. Siebente Abhandlung über die Verrichtungen des Grosshirns. Arch Ges Physiol. 1892;51:570-614.
70. Langley JN. Report on the parts destroyed on the right side of the brain of the dog operated on by Professor Goltz. J Physiol. 1883;4:286-309.
71. Langley JN, Sherrington CS. Secondary degeneration of nerve tracts following removal of the cortex of the cerebrum in the dog. J Physiol. 1884;5:49-65.
72. Caton R. The electrical currents of the brain. Br Med J. 1875;2:278.
73. Caton R. Researches on electrical phenomena of cerebral grey matter. Dans : Proceedings of the Transactions of the Ninth International Medical Congress, vol. 3 ; 1887. p. 246-249.
74. Beck A. Die Bestimmung der Localisation der Gehirn- und Rückenmarksfunktionen mittelst der elektrischen Erscheinungen. Centralbl Physiol. 1890;4:473-476.
75. Berger H. Über das Elektrenkephalogramm des Menschen. Arch Psychiatr Nervenkr. 1929;87:527-570.
doi:10.1007/BF01797193
76. Sherrington CS. The Integrative Action of the Nervous System. Cambridge : Cambridge University Press ; 1947 [1re ed. 1906].
77. Sherrington CS. Man on his Nature. 2e ed. Cambridge : Cambridge University Press ; 1951.
78. Sherrington CS. Notes on the arrangement of some motor fibres in the lumbo-sacral plexus. J Physiol. 1892;13:621-772.
79. Sherrington CS. On reciprocal innervation of antagonistic muscles : septieme et huitieme notes. Proc R Soc Lond B. 1905;76:160-163 et 269-297.
80. Sherrington CS. Flexion-reflex of the limb, crossed extension-reflex, and reflex stepping and standing. J Physiol. 1910;40:28-121.
81. Levine DN. Sherrington's « The Integrative action of the nervous system » : a centennial appraisal. J Neurol Sci. 2007;253(1-2):1-6.

- 82.** Grünbaum ASF, Sherrington CS. Observations on the physiology of the cerebral cortex of some of the higher apes (preliminary communication). *Proc R Soc Lond.* 1902;69:206-209.
- 83.** Adrian ED. Consciousness. Dans : Eccles JC, éditeur. *Brain and Conscious Experience.* Berlin : Springer ; 1966. p. 240-246.
- 84.** Liddell EGT, Sherrington CS. Reflexes in response to stretch (myotatic reflexes). *Proc R Soc Lond B.* 1924;96:212-242.
- 85.** Creed RS, Eccles JC. The incidence of central inhibition on restricted fields of motor units. *J Physiol.* 1928;66:109-120.
- 86.** Eccles JC, Sherrington CS. Reflex summation in the ipsilateral spinal flexion reflex. *J Physiol.* 1930;69:1-28.
- 87.** Brock LG, Coombs JS, Eccles JC. The recording of potentials from motoneurons with an intracellular electrode. *J Physiol.* 1952;117:431-460.
- 88.** Andersen P, Eccles JC, Løynings Y. Recurrent inhibition in the hippocampus with identification of the inhibitory cell and its synapses. *Nature.* 1963;198:540-542.
- 89.** Popper KR, Eccles JC, éditeurs. *The Self and Its Brain.* Berlin : Springer ; 1977.
- 90.** Eccles JC. *The Human Mystery.* Londres : Routledge ; 1984.
- 91.** Frege G. The thought. Dans : *Collected Papers on Mathematics, Logic and Philosophy.* Oxford : Blackwell Science ; 1984. p. 351-372.
- 92.** Penfield W, Rasmussen T. *The Cerebral Cortex of Man: A Clinical Study of Localization and Function.* New York : Hafner ; 1968.
- 93.** Penfield W. *The Mystery of the Mind: A Critical Study of Consciousness and the Human Brain.* Princeton : Princeton University Press ; 1975.
- 94.** Dorkenwald S, Matsliah A, Sterling AR, Schlegel P, Yu S-C, McKellar CE, et al. Neuronal wiring diagram of an adult brain. *Nature.* 2024;634(8032):124-138. doi:10.1038/s41586-024-07558-y
- 95.** Engel AK, Roelfsema PR, Fries P, Brecht M, Singer W. Role of the temporal domain for response selection and perceptual binding. *Cereb Cortex.* 1997;7:571-582.
- 96.** Friston K. The free-energy principle: a unified brain theory ? *Nat Rev Neurosci.* 2010;11(2):127-138.
- 97.** Crick F. *The Astonishing Hypothesis.* Londres : Touchstone ; 1995.
- 98.** Blakemore C. *Mechanics of the Mind.* Cambridge : Cambridge University Press ; 1977. p. 91.
- 99.** Young JZ. *Programs of the Brain.* Oxford : Oxford University Press ; 1978. p. 119.
- 100.** Gregory RL. The confounded eye. Dans : Gregory RL, Gombrich EH, éditeurs. *Illusion in Nature and Art.* Londres : Duckworth ; 1973. p. 50.
- 101.** Kandel E, Wurtz R. Constructing the visual image. Dans : Kandel E, Schwartz JH, Jessell JM, éditeurs. *Principles of Neural Science.* New York : McGraw-Hill ; 2000. p. 492-502.
- 102.** Crick F. Function of the thalamic reticular complex: the searchlight hypothesis. *Proc Natl Acad Sci USA.* 1984;81:4586-4590.
- 103.** Damasio A. *The Feeling of What Happens.* Londres : Heinemann ; 1999. p. 320.
- 104.** Weiskrantz L. *Blindsight: A Case Study and Implications.* Oxford : Oxford University Press ; 1986.

- 105.** Gazzaniga MS. The New Cognitive Neurosciences. Cambridge (MA) : MIT Press ; 1997.
- 106.** Bennett M, Dennett D, Hacker P, Searle J. Neuroscience and Philosophy: Brain, Mind, and Language. New York : Columbia University Press ; 2007.
- 107.** Newen A, De Bruin L, Gallagher S, éditeurs. The Oxford Handbook of 4E Cognition. Oxford : Oxford University Press ; 2018.