

▮ Rôle du muscle strié squelettique dans la conversion d'énergie ▮

Introduction

Les muscles squelettiques sont des organes qui accomplissent un travail important, ils sont à l'origine des mouvements des différentes parties du corps. L'énergie nécessaire à la contraction est fournie à la cellule musculaire par les molécules d'ATP. Au sein des cellules musculaires il existe donc une conversion de l'énergie chimique de l'ATP en énergie mécanique.

- Quels sont les structures qui permettent au muscle strié squelettique de se contracter ?
- Comment l'énergie chimique de l'ATP est convertie par le muscle en énergie mécanique ?

I. Les manifestations mécaniques de l'activité musculaire

1. Dispositif expérimental d'enregistrement de la contraction musculaire

Le document 1 représente le montage qui permet l'étude myographique du muscle gastrocnémien de Grenouille

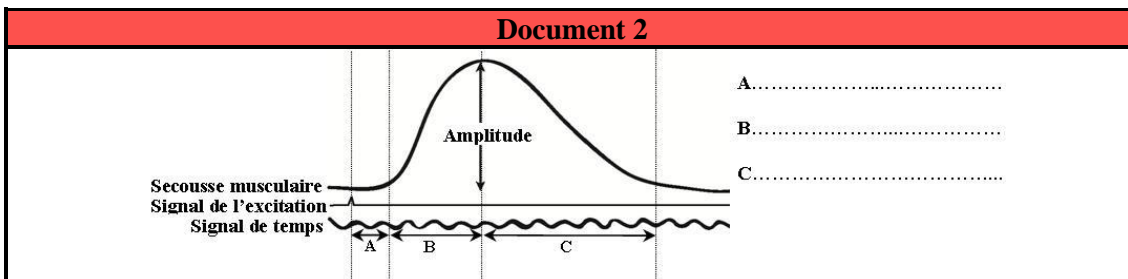
Document 1

A fin d'étudier l'activité contractile d'un muscle, on utilise le muscle gastrocnémien d'une grenouille déméduillée et décérébrée:

- ⇒ On dégage le muscle et le nerf sciatique.
- ⇒ On sectionne le tendon inférieur du muscle et on le relie par un fil à un système d'enregistrement (myographe)
- ⇒ On provoque des excitations par des électrodes placées sur le nerf sciatique

Décrivez le principe d'enregistrement de la contraction musculaire

Le document ci-dessous représente l'enregistrement obtenu suite à une excitation efficace (supraliminaire) unique



Décrivez la réponse musculaire enregistrée

Légende :

- phase de latence
- phase de contraction
- phase de relâchement

Lorsqu'on stimule le muscle par une excitation électrique unique, l'enregistrement obtenu est appelé **secousse musculaire** (ou **myogramme**) composée des phases suivantes :

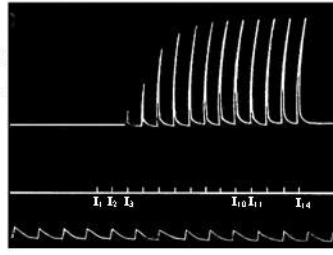
- **La phase de latence** : correspond à la durée entre le moment de l'excitation et le moment du début de la réponse (qq ms, tps nécessaire à l'arrivée de l'influx nerveux)
- **La phase de contraction** : la phase au cours de laquelle la longueur du muscle décroît (raccourcissement du muscle)
- **La phase de relâchement** : la phase au cours de laquelle le muscle reprend ses dimensions initiales (sa durée est légèrement supérieure à celle de contraction)

2. Analyse des myogrammes

a. Effet de l'intensité de stimulation sur la réponse musculaire

Document 3

On enregistre graphiquement les secousses musculaires d'un gastrocnémien de grenouille par ouverture et fermeture d'un circuit électrique parcouru par un courant d'intensité croissante ($I_1 < I_2 < \dots < I_{14}$). Le cylindre enregistreur est immobilisé pour chaque excitation et pendant la durée de la réponse musculaire correspondante. Les résultats sont représentés par la figure ci-contre.



Interprétez les résultats obtenus

Les deux premières excitations sont inefficaces, le seuil d'excitation n'étant pas encore atteint.

A partir de la 3^{ème} excitation (=seuil d'excitabilité), on enregistre une réponse dont l'amplitude augmente progressivement. Cette augmentation de l'amplitude est consécutive au **recrutement** d'un nombre croissant de fibres musculaires. Quand l'intensité atteint une valeur maximale (I_{11}), l'amplitude des secousses musculaires reste constante car toutes les fibres musculaires se contractent.

b. Réponse musculaire à deux excitations efficaces de même intensité

Document 4

La stimulation du muscle par deux chocs successifs à des intervalles de temps variables permet l'enregistrement des myogrammes représentés par les figures ci-dessous

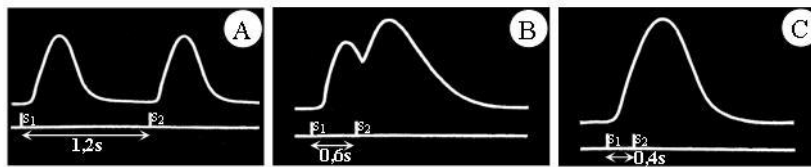


Figure A : quand les 2 stimulations sont suffisamment éloignées on enregistre deux secousses musculaires isolées et de même amplitude.

Figure B : quand les deux stimulations sont rapprochées et que la 2^{ème} stimulation se produit pendant la phase de relâchement du muscle, on observe une **fusion incomplète** (partielle) des deux secousses musculaires avec une augmentation de l'amplitude de la 2^{ème} secousse.

Figure C : quand les deux stimulations sont très rapprochées et que la 2^{ème} stimulation se produit pendant la phase de contraction du muscle, on observe une **fusion complète** (totale) des deux secousses qui apparaissent comme s'il n'y a qu'une seule secousse d'une amplitude plus grande.

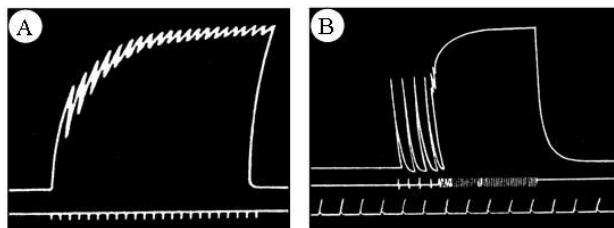
effet de sommation : la 2^{ème} excitation recrute un nombre plus élevé de fibres musculaire

c. Réponse musculaire à une série d'excitations efficaces successives et de même intensité.

Document 5

À l'aide d'électrodes excitatrices on envoie au muscle, par l'intermédiaire du nerf, une série d'excitations dont on peut faire varier la fréquence.

- ⇒ Avec une fréquence de 12 excitations par seconde, on obtient l'enregistrement A
- ⇒ Avec une fréquence de 32 excitations par seconde, on obtient l'enregistrement B



Tétanos imparfait : sommation partielle de plusieurs secousses
Tétanos parfait : sommation totale de plusieurs secousses

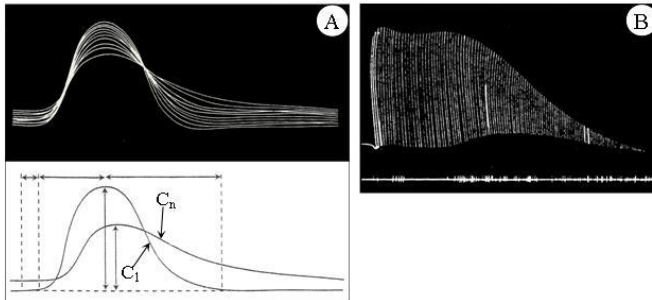
Figure A : quand la fréquence des excitations est faible de telle sorte que chaque excitation se produit pendant la phase de relâchement de la secousse relative à l'excitation précédente, le myogramme obtenu donne des secousses avec fusion incomplète. Ce myogramme est appelé **tétanos imparfait**.

Figure B : quand la fréquence des excitations est forte de telle sorte que chaque excitation se produit pendant la phase de contraction de la secousse relative à l'excitation précédente, le myogramme obtenu donne des secousses avec fusion complète. Ce myogramme est appelé **tétanos parfait**.

d. La fatigue musculaire

Document 6

On porte une série de stimulation de même intensité sur le muscle gastrocnémien pendant une durée très longue. A fin d'obtenir une superposition des enregistrements on règle la vitesse de rotation du cylindre de tel sorte qu'une excitation unique se produit à chaque tour les résultats sont présentés par la figure A. Pour l'enregistrement B, le cylindre tourne à une vitesse plus lente et l'on porte une stimulation par seconde



La figure A montre une diminution progressive de l'amplitude des secousses musculaire avec une augmentation de la durée de relâchement

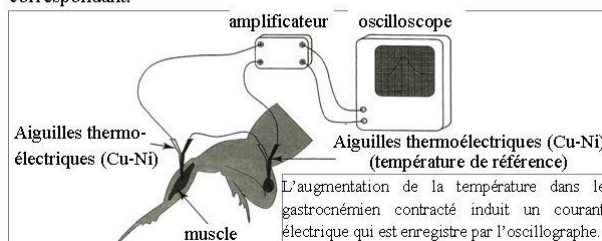
La figure B montre une diminution progressive de l'amplitude des secousses jusqu'à l'immobilité complète du muscle. Il s'est produit donc **une fatigue progressive du muscle**.

II. Les phénomènes thermiques et métaboliques accompagnant la contraction

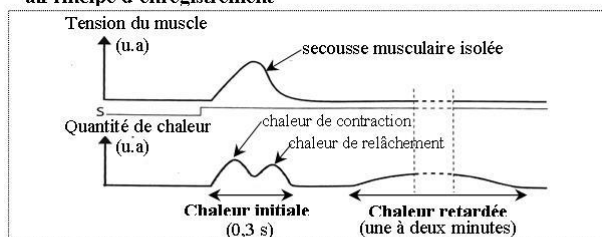
1. Les phénomènes thermiques accompagnant la contraction musculaire

Document 7

En 1920, Hill mesure le dégagement de chaleur accompagnant le travail musculaire. La figure a montre le dispositif expérimental utilisé alors que la figure b donne un myogramme et l'enregistrement thermique correspondant.



a.Principe d'enregistrement



b.Résultats

Remarque : l'expérience de Hill étant refaite en milieu anaérobie, on constate que le muscle se contracte et que le premier dégagement de chaleur (chaleur initiale) est sensiblement identique à celui de l'enregistrement précédent. Mais le second dégagement (chaleur retardée) est pratiquement nul et l'analyse chimique permet de déceler une augmentation de la concentration musculaire en acide lactique

Suite à une contraction musculaire il y a un dégagement de chaleur qui se fait en deux temps :

- **Une chaleur initiale** : qui se dégage rapidement au cours de la secousse musculaire. Elle comporte une chaleur de contraction et une chaleur de relâchement.
- **Une chaleur retardée** qui se dégage lentement après la secousse.

L'absence de dégagement de chaleur retardée en milieu anaérobie prouve que la respiration cellulaire en constitue la source, alors que l'origine de la chaleur initiale est la fermentation lactique.

2. Phénomènes chimiques accompagnant la contraction musculaire

Document 8

On analyse le sang à l'entrée et à la sortie d'un muscle au repos et après une activité musculaire. On obtient les résultats présentés dans le tableau ci-dessous:

	Muscle au repos	Muscle en activité
Volume de sang traversant le muscle	12,220 l	56,325 l
O ₂ utilisé	0,307 l	5,207 l
CO ₂ rejeté	0,220 l	5,950 l
Glucose utilisé	2,042 g	8,432 g
Protides utilisés	0 g	0 g
Lipides utilisés	0 g	0 g

Remarque: mesures en 1 heure par Kg de muscle

Comparez les besoins d'un muscle en activité et au repos. Que peut-on déduire

artère → sang entrant
veine → sang sortant

L'expérience montre que le muscle :

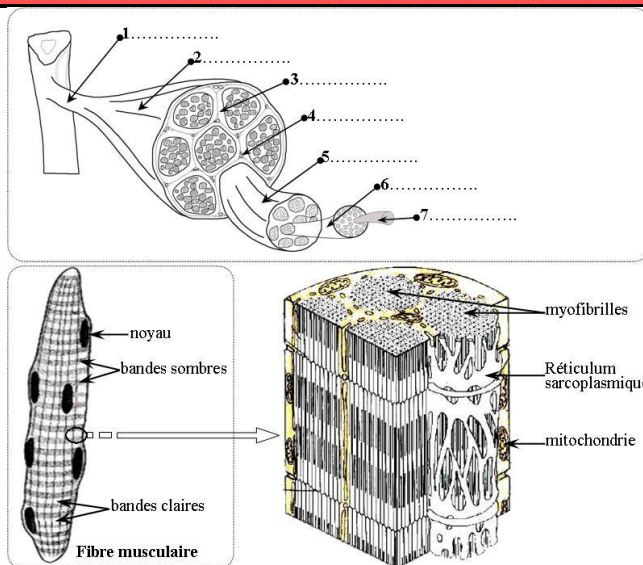
- ⇒ Bénéficie d'une augmentation du débit sanguin qui permet l'intensification des échanges lorsqu'il est en activité
- ⇒ Utilise beaucoup plus de glucose et d'O₂ et produit d'avantage de CO₂ lorsqu'il est en activité.
- ⇒ Ne consomme pas les protides et les lipides mais utilise uniquement le glucose que ce soit en activité ou au repos.

Ces phénomènes chimiques traduisent l'oxydation du glucose qui produit l'énergie nécessaire à la contraction musculaire.

III. Structure et ultra-structure du muscle strié squelettique

1. Quelques observations du tissu musculaire

Document 9



Décrivez la structure de la fibre musculaire et justifiez l'expression « muscle strié squelettique »

Légende :

1. tendon
2. muscle
3. tissu conjonctif
4. capillaire
5. faisceau de fibres musculaires
6. fibre musculaire
7. myofibrille

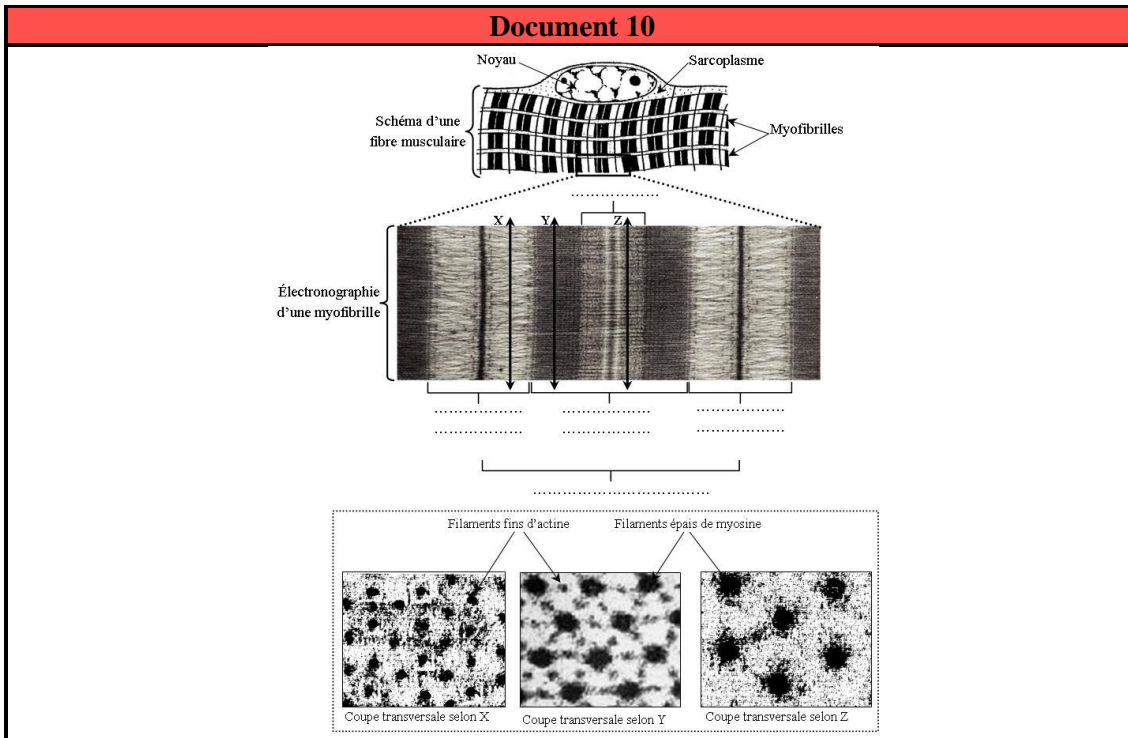
Le muscle est constitué de milliers de cellules de formes allongée et plurinucléées, appelées **fibres musculaires**. Ces fibres sont regroupées en **faisceaux** séparés par un **tissu conjonctif**.

L'observation de la fibre musculaire montre que le sarcoplasme (cytoplasme de la fibre musculaire) renferme :

- ⇒ Plusieurs éléments parallèles appelés **myofibrilles** présentant une alternance de bandes claires et sombres
- ⇒ Un organe spécialisé dans le stockage des ions Ca²⁺ appelé **réticulum sarcoplasmique**
- ⇒ Du **glycogène** : glucide constitué d'une longue chaîne de plusieurs molécules de glucose
- ⇒ De la **myoglobine** : une protéine qui fixe l'O₂
- ⇒ Des mitochondries.

2. Ultra-structure de la fibre musculaire

a. Le sarcomère : unité structurale et fonctionnelle de la myofibrille



Légende :
 Bande claire
 Bande sombre
 Bande H
 Strie Z
 Sarcomère

Sarcomère : plus petite unité contractile de la fibre musculaire (unité fonctionnelle de la fibre musculaire)

Les cellules musculaires présentent au microscope une alternance de **bandes claires (I)** et de **bandes sombres (A)**. Cette striation est due à l'organisation moléculaire des **myofibrilles** qui occupent leur **sarcoplasme**.

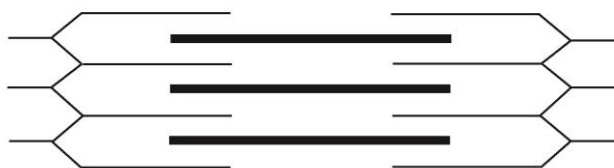
Les myofibrilles sont des structures contractiles de nature protéique. Elles sont constituées d'une succession d'unités structurales appelées **sarcomères** délimitées par deux **stries Z**. Chaque sarcomère est lui-même constitué d'une **bande sombre** médiane (bande A) encadrée par deux **demi-bandes claires** à ses extrémités.

Au microscope électronique, les myofibrilles apparaissent constituées de deux types de myofilaments :

- des myofilaments épais constitués de **myosine** (diamètre 16 nm)
- des myofilaments fins constitués d'**actine** (diamètre 5 nm)

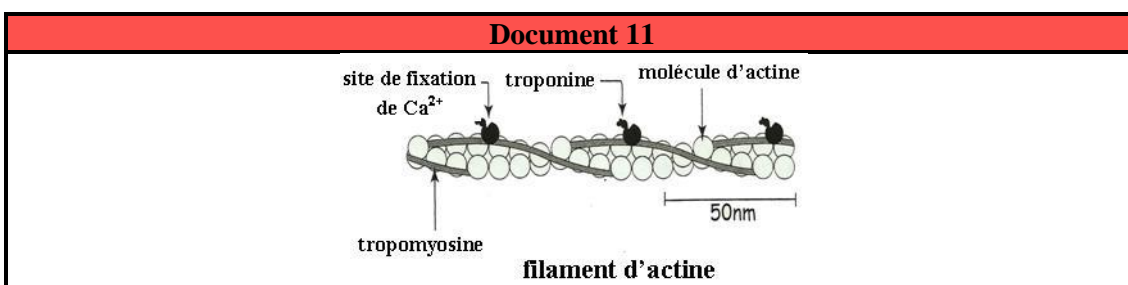
Remarque : Les bandes claires sont constituées de myofilaments d'actine tandis que les bandes sombres sont formées de myofilaments d'actine et de myofilaments de myosine sauf au niveau de la bande H qui ne contient que des filaments de myosine.

Schéma au tableau



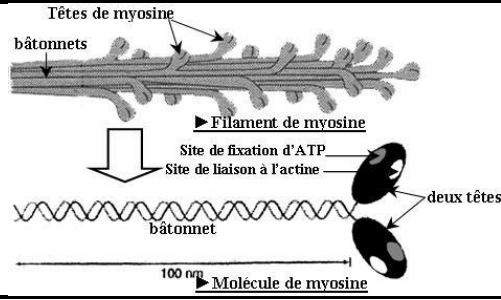
Légende :
 Filament fin d'actine
 Filament épais de myosine
 Strie Z
 Demi-bande claire (I)
 Bande sombre (A)
 Bande H

b. Structure moléculaire des filaments d'actine et de myosine



Les filaments d'actine sont formés par la polymérisation de molécules d'**actine** globulaire assemblées en hélice, associées à deux autres protéines : la **tropomyosine** et la **tropoine** (possède des sites de fixation de Ca^{2+})

Document 12



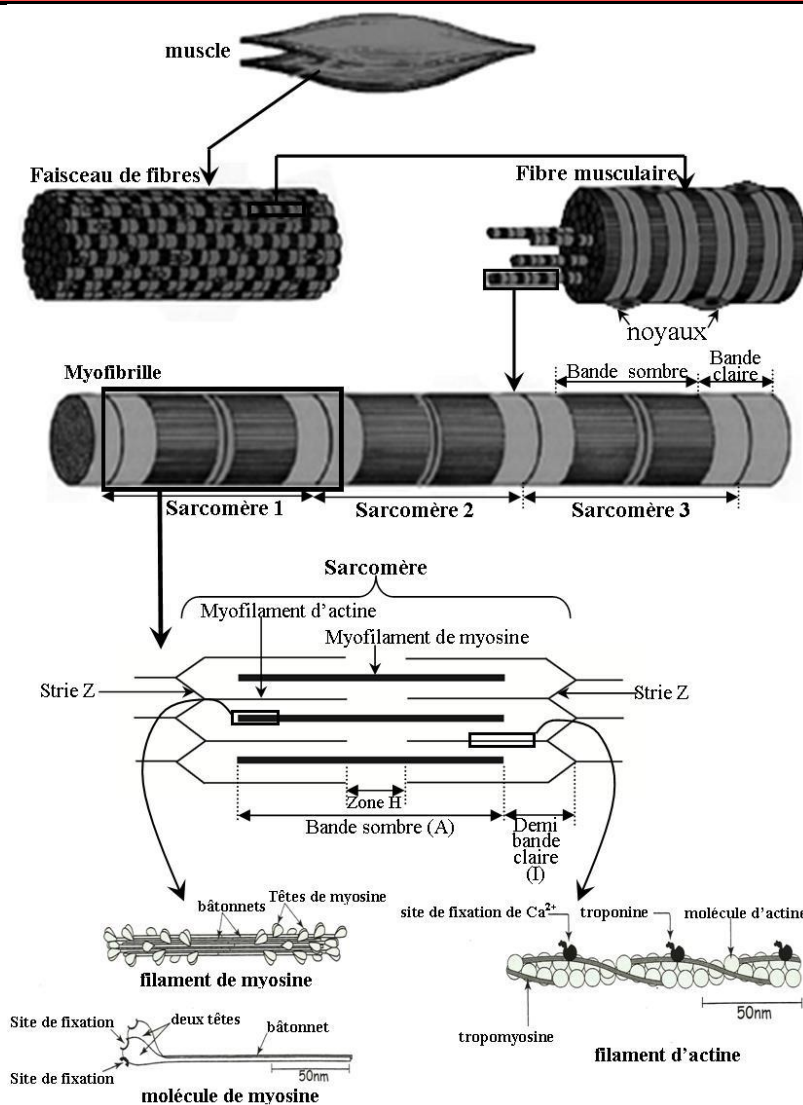
Le filament épais de myosine est constitué de plusieurs molécules de myosine.

Chaque molécule de myosine est constituée d'un bâtonnet (=queue) et deux têtes.

Les têtes de myosine possèdent :

- Un site qui fixe l'ATP.
- Un autre site permettant la liaison aux molécules d'actine.
- Une capacité de réaliser des mouvements de rotation (45°).

Document 13



Bilan :
Organisation des muscles :
de l'organe à la molécule

IV. Mécanisme de la contraction musculaire

1. Le sarcomère : la plus petite unité contractile de la fibre musculaire

Document 14

Les techniques de fixation des myofibrilles en états de contraction et de relâchement puis leurs observation en microscope électronique ont permis la mise en évidence des modifications structurales responsables de la contraction musculaire au niveau des sarcomères. La figure a présente deux électronographies de deux sarcomères : une à l'état de repos et une à l'état contracté. Alors que la figure b présente des schémas d'interprétation des deux électronographies.

Comparez l'aspect des sarcomères au repos et en état de contraction et précisez les changements qui affectent la myofibrille au cours de la contraction. Que pouvez-vous déduire de cette comparaison

La comparaison entre un sarcomère contracté et un sarcomère au repos, montre que la contraction se traduit par :

- ↳ Un raccourcissement des sarcomères (rapprochement des stries Z).
- ↳ Une réduction de la longueur des bandes claires et de la bande H.
- ↳ Une constance des bandes sombres.

Ceci prouve qu'il y a, au cours de la contraction, un **glissement des myofilaments** d'actine par rapport aux myofilaments de myosine. Le sarcomère est donc l'unité fonctionnelle de la fibre musculaire

2. Etapes de glissement des myofilaments

Document 15

Les études ont montrées que la contraction de la myofibrille est liée à l'interaction entre les têtes de myosine et les filaments d'actine: formation d'un complexe actine-myosine. Le schéma ci-dessous présente un modèle expliquant cette interaction qui permet le glissement des filaments d'actine entre les filaments de myosine.

Remarque :
Il y a environ 5 cycles (attachement → pivotement → détachement) par seconde pendant une contraction rapide ce qui correspond à une vitesse de glissement de 15 µm par seconde.

Le glissement des myofilaments se produit en 3 étapes :

- ↳ Les têtes de myosine s'attachent sur une molécule d'actine (→ formation des ponts actomyosine)
- ↳ Les têtes de myosine pivotent vers le centre du sarcomère entraînant un déplacement des filaments d'actine
- ↳ Les têtes de myosine se détachent → retour à l'état initial

3. Les besoins de la contraction musculaire

Document 16

Pour préciser les conditions de la contraction musculaire, on réalise l'expérience suivante:
 ↳ Des myofibrilles isolées et placées dans un liquide riche en ATP et en Ca²⁺. On additionne au milieu, le salyrgan (un poison qui bloque l'hydrolyse de l'ATP) puis un chélateur (une substance qui fixe les ions Ca²⁺ inhibant ainsi leur action) et on mesure la tension de la myofibrille. La figure ci-dessous montre les résultats obtenus.

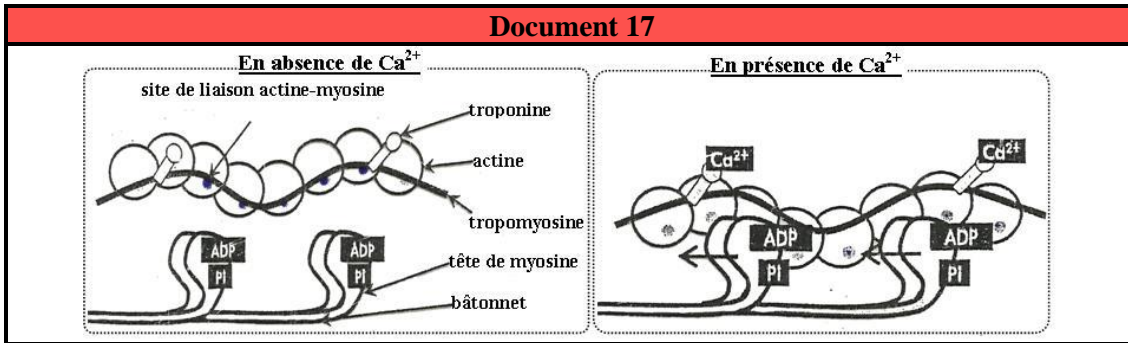
Analysez ces résultats et déduisez les conditions nécessaires à la contraction musculaire.

En présence d'ATP et d'ions Ca²⁺, on observe une augmentation de la tension de myofibrille (il y a une contraction), après l'addition du salyrgan ou du chélateur, la tension de la myofibrille diminue rapidement (arrêt de contraction)

On explique l'arrêt de contraction après l'addition du salyrgan par l'absence d'hydrolyse d'ATP et après l'addition du chélateur par l'inhibition de l'action des ions Ca^{2+}

On déduit que la contraction musculaire ne peut être réalisée qu'en présence de deux éléments essentiels, l'ATP et le calcium (Ca^{2+})

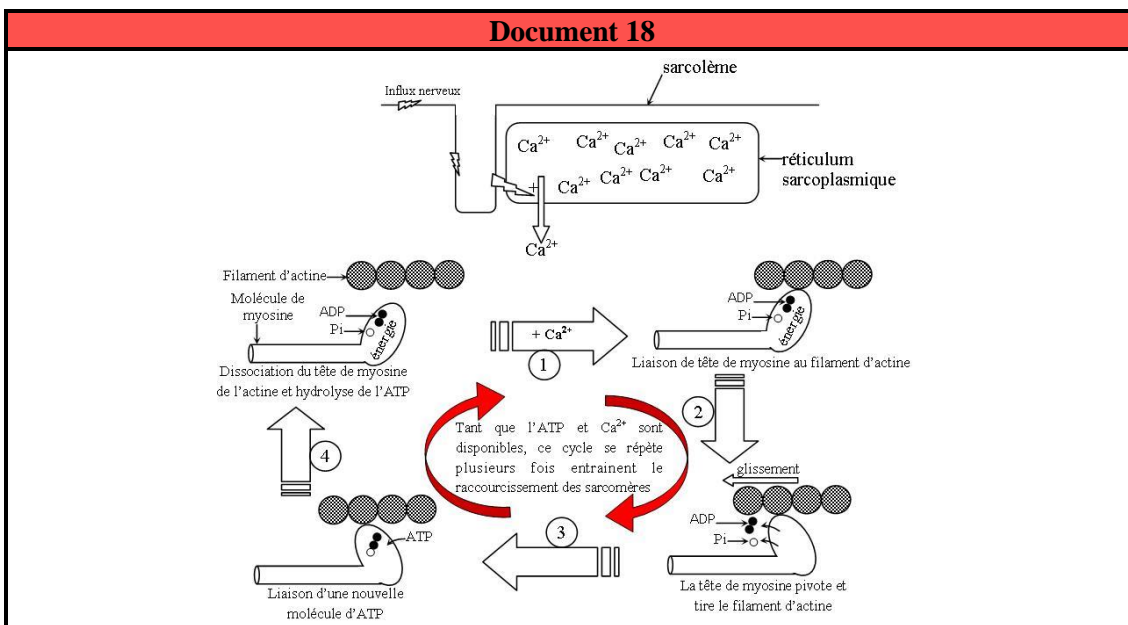
Quel est le rôle des ions Ca^{2+} dans la contraction musculaire ?



En absence des ions Ca^{2+} (au repos), la tropomyosine cache le site de fixation de la tête de myosine sur l'actine.

La fixation des ions Ca^{2+} sur la troponine entraîne le déplacement de la tropomyosine ce qui permet la fixation de myosine sur l'actine et la **formation des complexes actomyosine**.

4. Mécanisme moléculaire de la contraction musculaire



Décrivez le mécanisme de la contraction musculaire

Elaborez un schéma simplifié expliquant la succession des événements aboutissant à la contraction musculaire

Arrivée de l'influx nerveux \Rightarrow libération du Ca^{2+} par le réticulum sarcoplasmique \Rightarrow déplacement de tropomyosine par la troponine \Rightarrow formation des ponts actomyosine \Rightarrow pivotement des têtes de myosine grâce à l'énergie issue de l'hydrolyse de l'ATP \Rightarrow glissement des filaments d'actine vers le centre du sarcomère \Rightarrow fixation d'une nouvelle molécule d'ATP sur la tête de myosine \Rightarrow détachement du tête de myosine de l'actine et hydrolyse de l'ATP.

Ainsi, **l'énergie chimique contenue dans l'ATP est convertie en énergie mécanique** au niveau de chaque sarcomère entraînant son raccourcissement.

Remarque : En l'absence de nouveau potentiel d'action musculaire, le Ca^{2+} est de nouveau accumulé dans le réticulum par **transport actif** et le muscle revient à son état initial (relâchement).

V. Régénération de l'ATP nécessaire à la contraction musculaire

1. Mise en évidence d'un renouvellement d'ATP

Document 19

	Concentration musculaire d'ATP (en mmol)	Quantité d'énergie correspondante (en kJ)
Par kg de muscle	4 à 6	0,17 à 0,25

▲ Concentration d'ATP musculaire et quantité d'énergie correspondante

Type d'exercice	Quantité d'énergie dépensée en kJ/kg de muscle
Course de 100m	4,4
Une minute de marche	0,31

▲ Dépense énergétique de l'organisme au cours de quelques exercices

Mettre en relation les données des tableaux du document 19 pour montrer la nécessité d'un renouvellement rapide et permanent de l'ATP musculaire.

D'une part on observe que les réserves des cellules musculaires en ATP sont très faibles, d'autre part le muscle utilise une quantité importante d'énergie qui dépasse les réserves présentes dans les cellules ce qui suggère un renouvellement rapide et permanent de l'ATP.

Comment l'ATP est régénérée au niveau du muscle ?

2. Les différentes voies de régénération d'ATP dans les cellules musculaires

Document 20

Trois expériences A, B et C sont réalisées, sur des muscles de grenouille. A chaque expérience, le muscle est soumis à des stimulations électriques intenses, à une fréquence élevée, ce qui provoque sa contraction. La durée des excitations est la même d'une expérience à l'autre.

- A: muscle n'ayant subi aucun traitement.
 - B: muscle traité par une substance bloquant la glycolyse.
 - C: muscle traité de façon à bloquer l'utilisation de la glycolyse et de la phosphocréatine*.
- (**phosphocréatine**: Un composé phosphore riche en énergie et présent en abondance dans le muscle)

Constituants musculaires		Avant la contraction	Après la contraction		
			Exp.A	Exp.B	Exp.C
g/kg de muscle frais	Glycogène	1,08	0,8	1,08	1,08
	Acide lactique	1	1,30	1	1
mmole/kg	ATP	4 à 6	4 à 6	4 à 6	0
	phosphocréatine	15 à 17	15 à 17	3 à 4	15 à 17

En analysant les données de ce tableau, dégager les voies métaboliques de la régénération de l'ATP utilisée par le muscle en activité.

Lors d'un effort, une cellule musculaire consomme de très nombreuses molécules d'ATP. Elle régénère ces molécules grâce à trois voies métaboliques :

	Voie 1 : anaérobie alactique	Voie 2 : anaérobie lactique	Voie 3 : aérobie
Substrats utilisés	Créatine phosphate + ADP	Glucose + ADP	Glucose + O ₂ + ADP
Produits formés	Créatine + ATP	Acide lactique + ATP	H ₂ O + CO ₂ + ATP

Au cours des premières minutes d'effort, la régénération de l'ATP met en jeu principalement les voies anaérobies.

► Voies rapides anaérobies (anaérobie alactique) :

↪ La voie de la phosphocréatine permet une production rapide, car cette molécule est stockée dans le cytoplasme et peut transférer un groupement phosphate à l'ADP selon la réaction suivante



(La PC est reconstituée après l'effort avec consommation d'ATP)

↪ Une autre voie de régénération rapide d'ATP en anaérobiose est permise grâce à une enzyme spécifique du muscle appelée la myokinase selon la réaction suivante : $ADP + ADP \rightarrow ATP + AMP$

► **Voie de moyenne vitesse (anaérobie lactique)**

La fermentation lactique prend le relai avec une augmentation de la concentration sanguine d'acide lactique

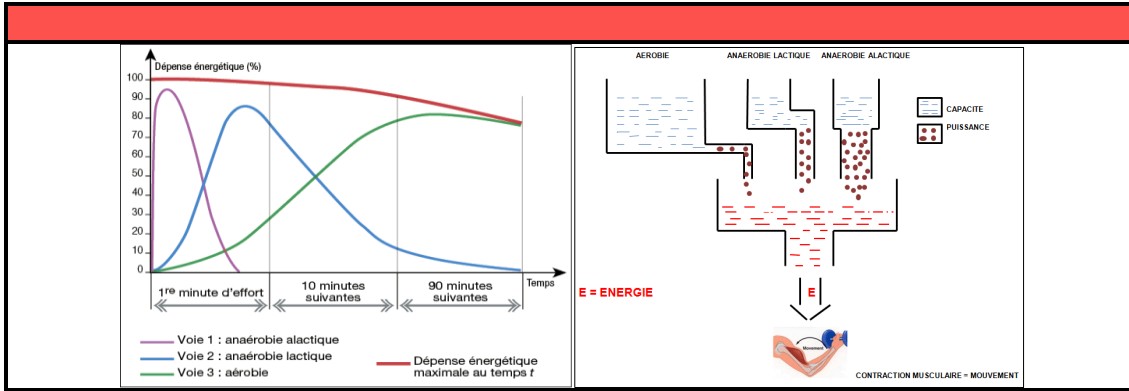
Selon la réaction : **Glucose + 2 ADP + 2 Pi → 2 acides lactiques (lactates) + 2 ATP**

► **Voie lente (la respiration cellulaire) :**

Lors d'un effort prolongé la respiration intervient pour régénérer l'ATP selon la réaction suivante :



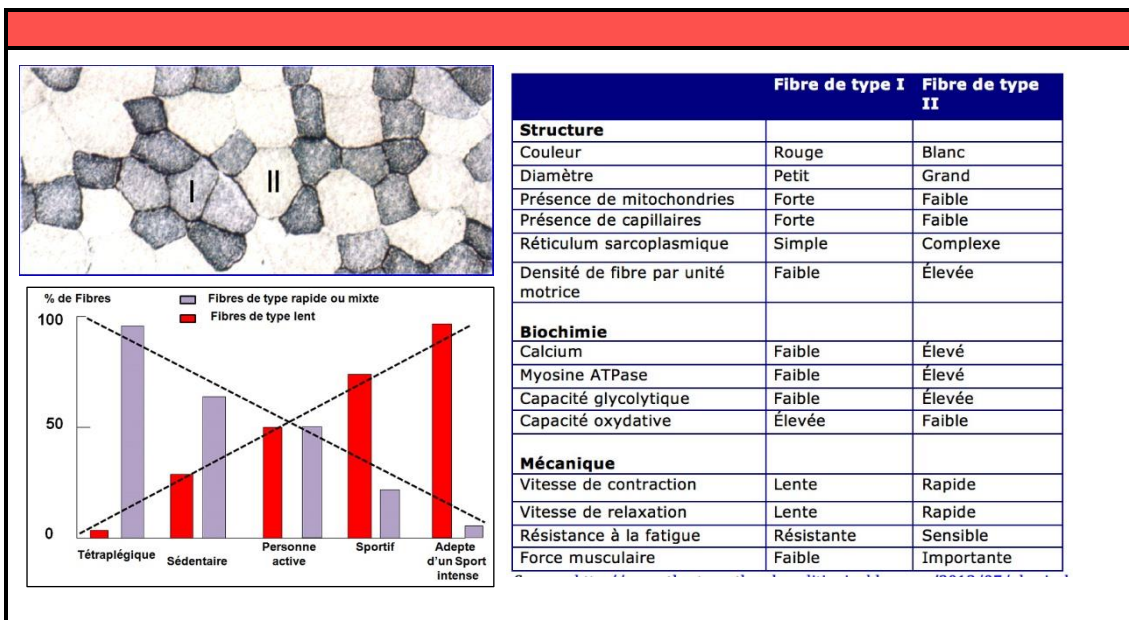
3. Relation entre type de métabolisme énergétique et intensité/durée de l'effort



⇒ Pour les **courtes distances**, ce sont les **voies métaboliques anaérobies** qui fournissent très rapidement beaucoup d'ATP, alors que la voie aérobie ne peut satisfaire les besoins en ATP pendant des efforts brefs et intenses.

⇒ Pour les **longues distances**, la régénération de l'ATP est assurée essentiellement par la **voie métabolique aérobie** et dépend en conséquence de la capacité de l'organisme à fournir du dioxygène aux muscles durant l'effort. La production d'ATP par la voie aérobie dépend aussi de la capacité des fibres musculaires à utiliser ce dioxygène grâce à leurs mitochondries.

4. Types de fibres musculaires



Il existe deux types de fibres :

► **Les fibres « lentes » (type I)**: elles sont de couleur rouge. Fines et développées, elles sont utilisées lors de sports d'endurance. Elles sont riches en myoglobine et en mitochondries.

► **Les fibres « rapides » (type II)** : elles sont de couleur blanche. Sensibles à la fatigue, elles sont plus volumineuses que les fibres lentes et utilisées lors des efforts de forte intensité et de courte durée.

Table des matières

I. Les manifestations mécaniques de l'activité musculaire	1
1. Dispositif expérimental d'enregistrement de la contraction musculaire	1
2. Analyse des myogrammes	2
a. Effet de l'intensité de stimulation sur la réponse musculaire	2
b. Réponse musculaire à deux excitations efficaces de même intensité	2
c. Réponse musculaire à une série d'excitations efficaces successives et de même intensité.....	2
d. La fatigue musculaire	3
II. Les phénomènes thermiques et métaboliques accompagnant la contraction	3
1. Les phénomènes thermiques accompagnant la contraction musculaire	3
2. Phénomènes chimiques accompagnant la contraction musculaire.....	4
III. Structure et ultra-structure du muscle strié squelettique	4
1. Quelques observations du tissu musculaire	4
2. Ultra-structure de la fibre musculaire	5
a. Le sarcomère : unité structurale et fonctionnelle de la myofibrille.....	5
b. Structure moléculaire des filaments d'actine et de myosine	5
IV. Mécanisme de la contraction musculaire	7
1. Le sarcomère : la plus petite unité contractile de la fibre musculaire	7
2. Etapes de glissement des myofilaments.....	7
3. Les besoins de la contraction musculaire.....	7
4. Mécanisme moléculaire de la contraction musculaire	8
V. Régénération de l'ATP nécessaire à la contraction musculaire	9
1. Mise en évidence d'un renouvellement d'ATP	9
2. Les différentes voies de régénération d'ATP dans les cellules musculaires.....	9
3. Relation entre type de métabolisme énergétique et intensité/durée de l'effort	10
4. Types de fibres musculaires	10