

Chapitre III L'utilisation de l'ATP par la fibre musculaire

- I - Le métabolisme des cellules musculaires

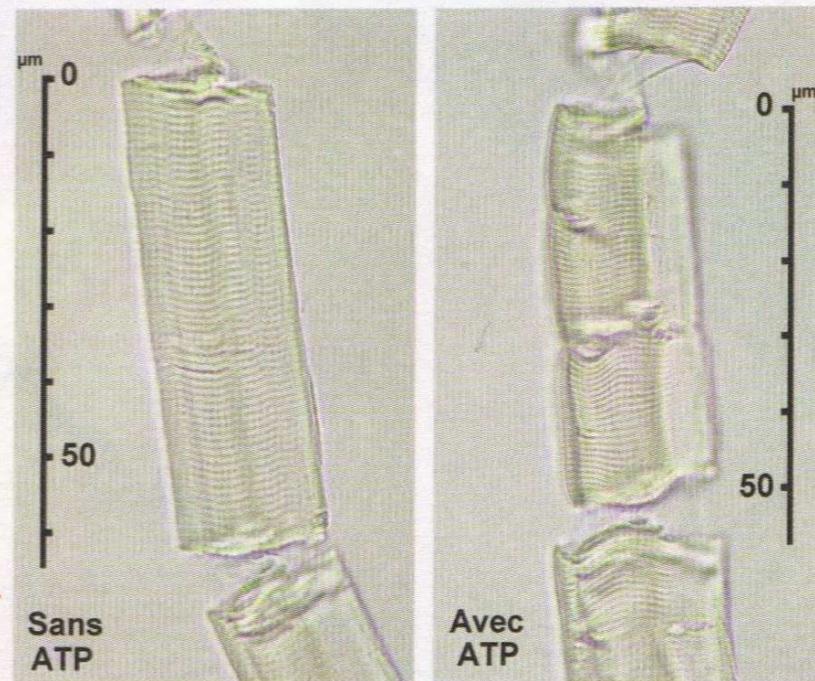
L'expérience suivante a pour objectif de mettre en évidence la nécessité de l'ATP dans la contraction musculaire. On utilise des fibres musculaires d'un animal mort, dont les propriétés peuvent être conservées pendant très longtemps à condition d'être placées dans une solution aqueuse de glycérine.

■ PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

- Des fibres musculaires glycerinées d'un muscle de lapin ont été prélevées et finement dissociées.
- Une portion de fibre a alors été placée dans une solution ionique (contenant des ions Mg^{2+} , K^+ , Cl^-) et observée au microscope à fort grossissement.
- On introduit ensuite lentement dans la préparation une solution contenant les mêmes ions et de l'ATP.

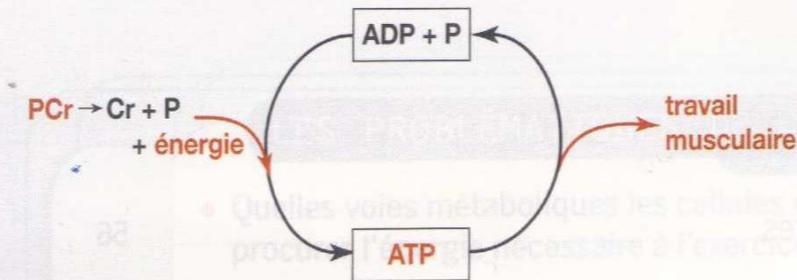
Les deux photographies ci-contre ► montrent l'aspect de la fibre au début et à la fin de l'observation.

■ EXEMPLE DE RÉSULTAT

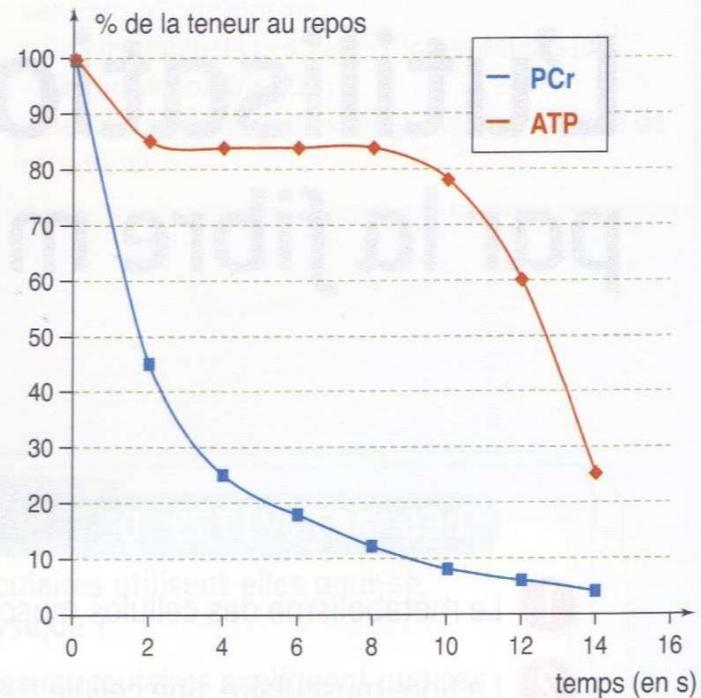


Lors d'un exercice bref et intense (haltérophilie, sprint), la puissance musculaire développée est très importante. Dans cette situation, les cellules musculaires utilisent les réserves d'ATP immédiatement disponibles.

Les réserves d'ATP dans une cellule musculaire sont infimes. Il existe cependant dans les cellules une autre molécule, la **phosphocréatine** (PCr), possédant une liaison phosphate à haut potentiel énergétique. L'énergie libérée par l'hydrolyse de la phosphocréatine n'est pas directement utilisée par le muscle mais permet de reconstituer de l'ATP :



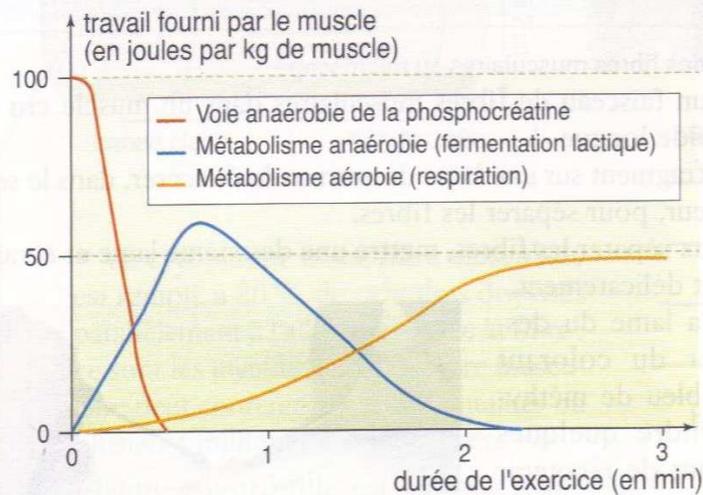
Ce système est instantané et ne nécessite aucune structure cellulaire particulière. Il permet de subvenir aux besoins immédiats, mais, très rapidement, les stocks d'ATP et de phosphocréatine s'épuisent.



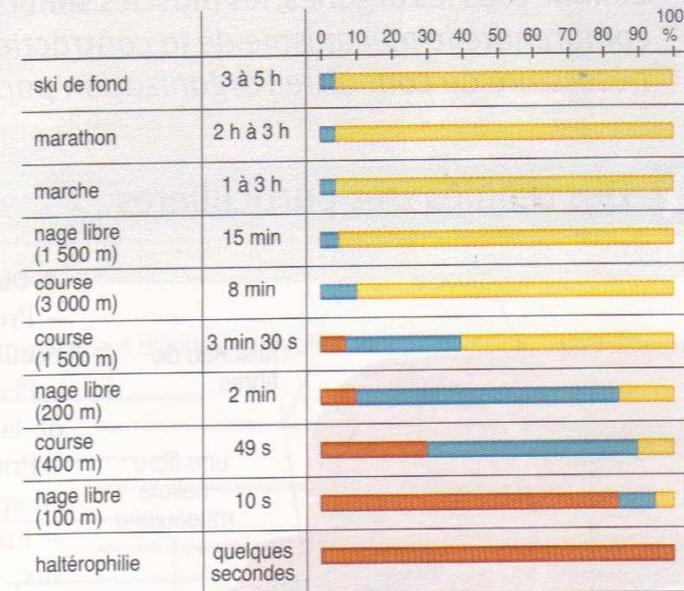
Variation des taux d'ATP et de phosphocréatine (PCr) dans les muscles au cours d'un sprint.

- Pour reconstituer durablement le stock d'ATP nécessaire à la contraction, le muscle dispose principalement de deux voies métaboliques qui utilisent du glucose provenant de l'hydrolyse du **glycogène** : la fermentation lactique (qui produit de l'acide lactique) et la respiration.

Le graphique ci-dessous montre la succession dans le temps des différentes voies métaboliques utilisées par le muscle pour produire l'ATP nécessaire à la contraction au cours d'un exercice d'intensité moyenne.

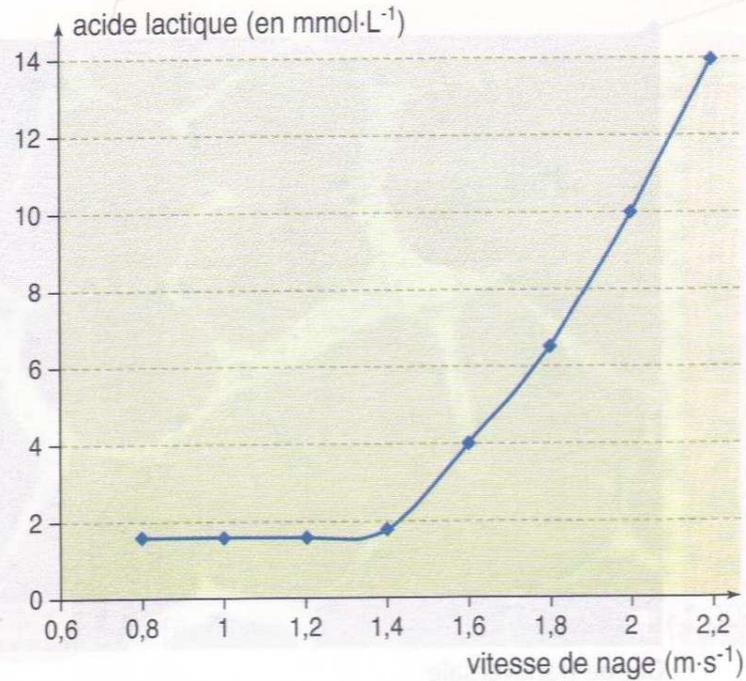


- Chaque sport a ses exigences métaboliques : ce tableau présente la part des différentes modalités de génération de l'ATP au cours de différentes pratiques sportives.



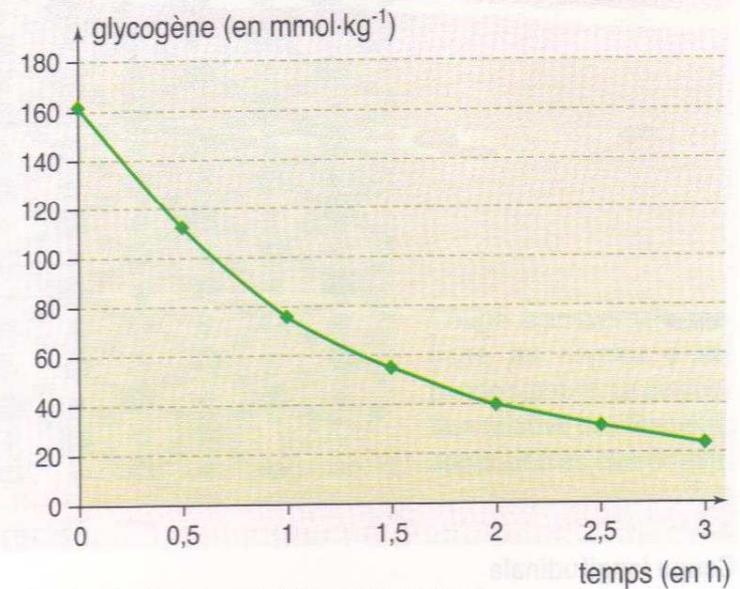
■ voie anaérobie de la phosphocréatine
■ métabolisme anaérobie (fermentation lactique)
■ métabolisme aérobie (respiration)

- Concentration en acide lactique dans le sang en fonction de la vitesse chez un nageur de haut niveau.



D'après «Physiologie du sport et de l'exercice». De Boeck.

- Le glycogène est la forme de réserve glucidique présente dans le muscle : ce graphique traduit la quantité de glycogène dans les muscles du mollet au cours d'une course de 3 heures à 70 % des capacités maximales.

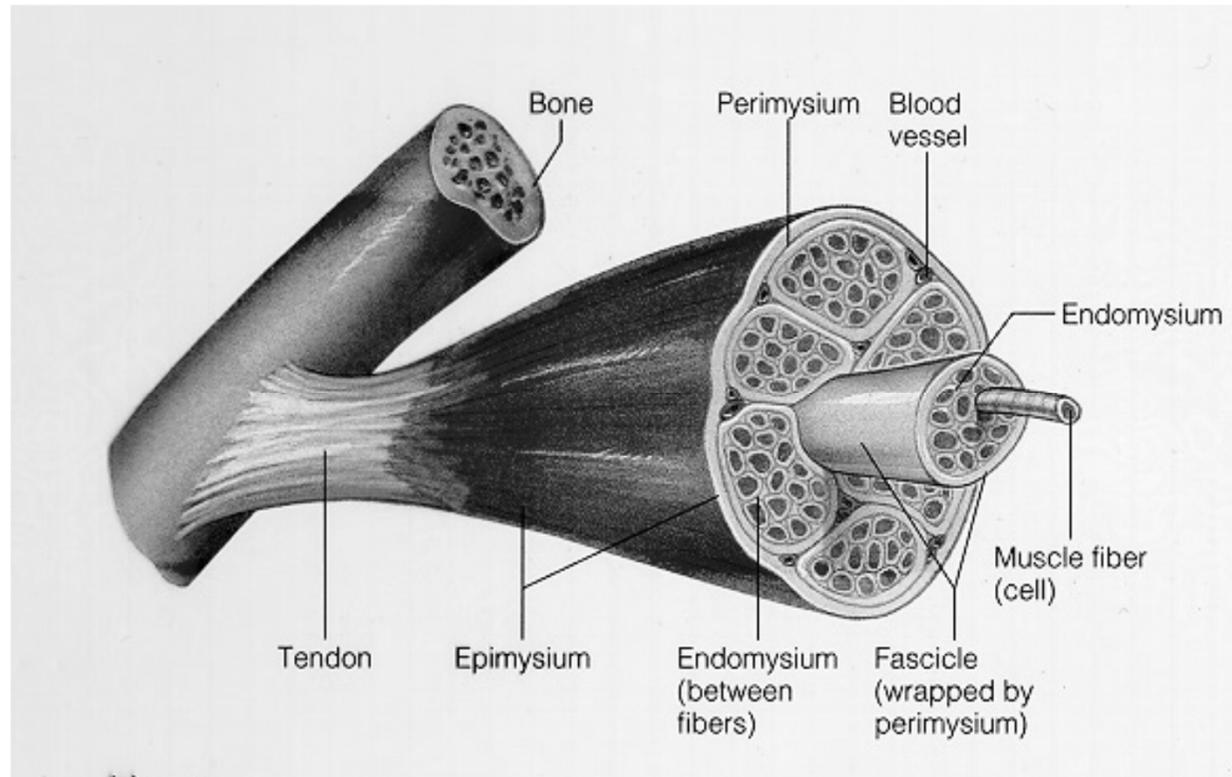


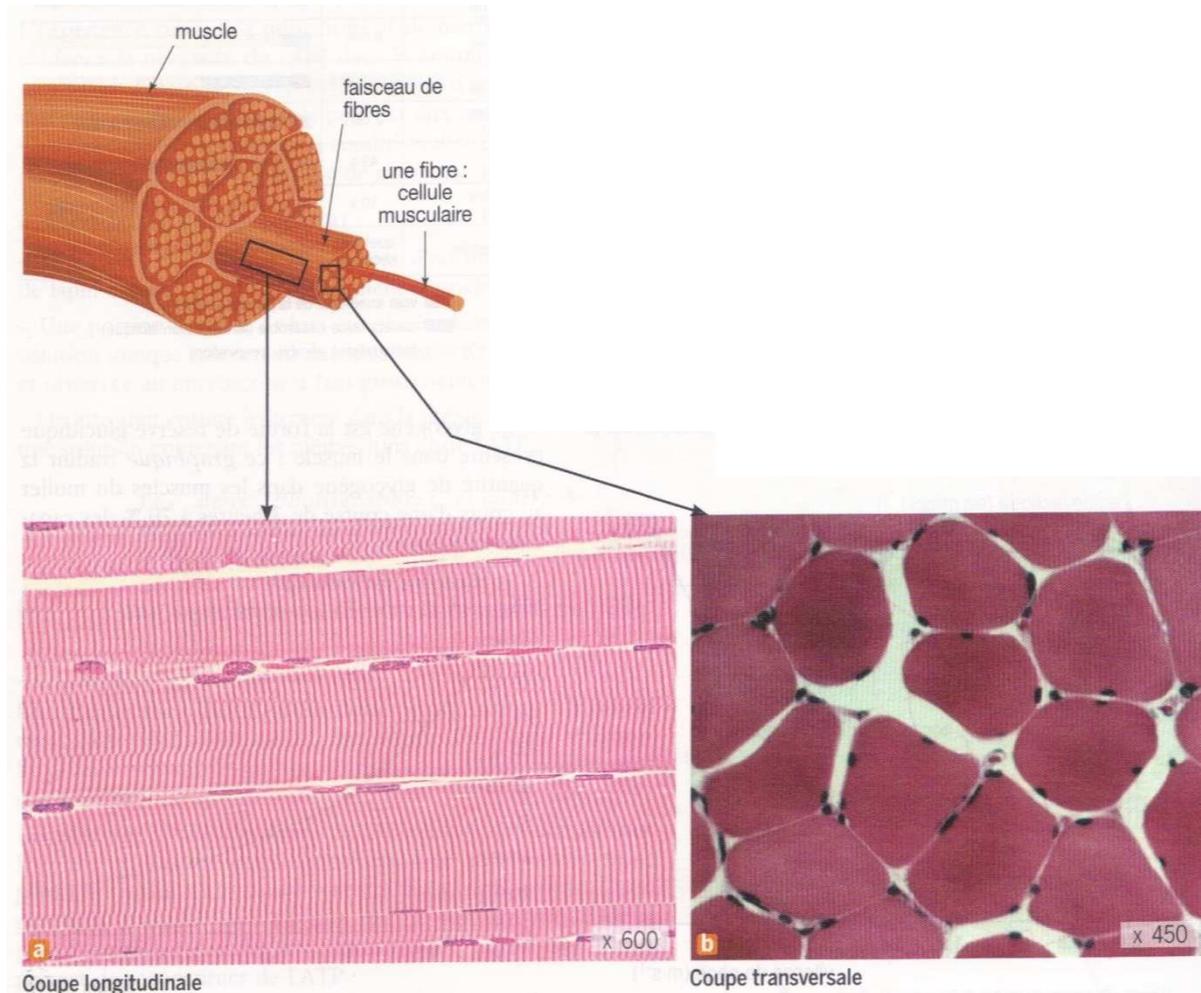
D'après «Physiologie du sport et de l'exercice». De Boeck.

	Avantages	Inconvénients
Voie de la phosphocréatine	ATP instantanément disponible : permet un effort immédiat	Stock très faible, intervention limitée aux 1ères dizaines de secondes d'un effort physique
Fermentation lactique	ATP produit rapidement. Ne nécessite pas d'approvisionnement en dioxygène. Production possible au-delà des capacités maximales d'apport en O ₂ .	Rendement faible (consommation très importante des réserves de glycogène), production d'acide lactique à l'origine d'une fatigue musculaire, voire d'un épuisement
Respiration	Rendement élevé, production d'ATP importante et durable, pas de production d'acide lactique	Nécessite le temps d'adaptation des systèmes cardiaque et ventilatoire permettant l'accroissement de l'apport en O ₂ . Production d'ATP limitée par les capacités maximales d'approvisionnement en O ₂ .

- II - La fibre musculaire, une cellule très spécialisée

Niveaux d'organisation du muscle strié



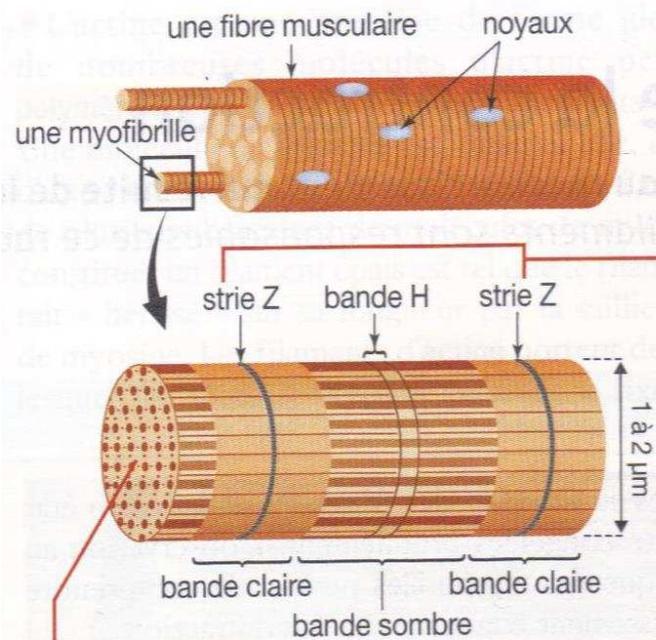


Les deux photographies ci-dessus sont des observations microscopiques obtenues à partir de coupes très fines de fibres musculaires (et non de fibres dilacérées). Une coloration particulière permet de bien mettre en évidence les constituants cellulaires.

- Les cellules des **muscles squelettiques** ont la forme de fibres très allongées. Chaque fibre musculaire est une structure fuselée d'une longueur pouvant atteindre plusieurs centimètres et d'un diamètre de 10 à 100 μm . Une seule fibre contient des centaines de noyaux cellu-

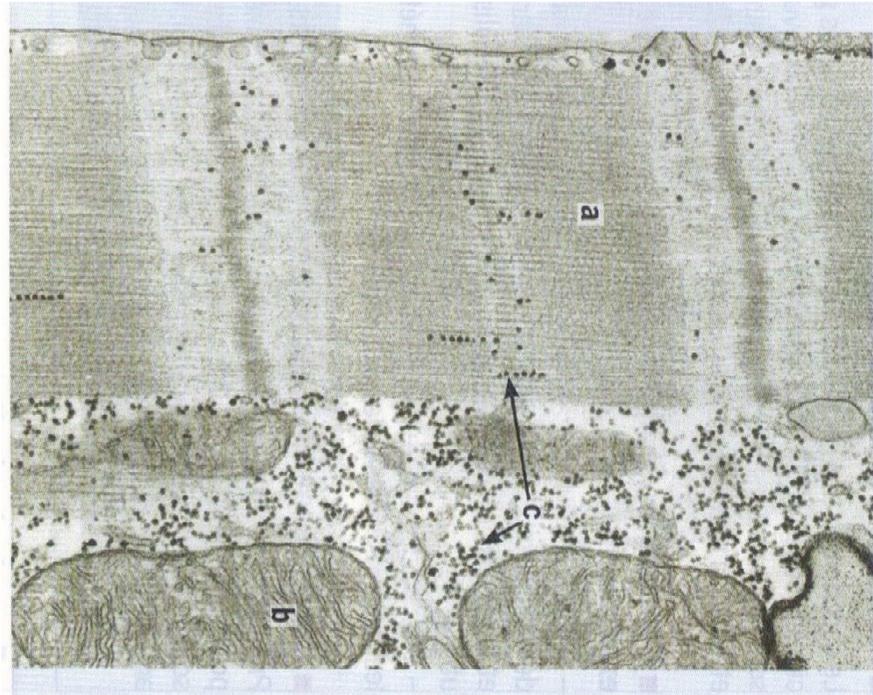
laire : en réalité, une fibre résulte de la fusion, au cours du développement embryonnaire, de très nombreuses cellules.

- Observées au microscope, les fibres d'un muscle squelettique présentent une striation transversale très nette, d'où le qualificatif de **muscle strié** donné à ce type de muscle. Le cytoplasme d'une fibre musculaire est essentiellement occupé par des filaments protéiques responsables de la contraction (voir pages suivantes). Les noyaux d'une fibre se trouvent plaqués contre la membrane plasmique.



• Le cytoplasme d'une fibre musculaire est rempli, à 80 %, de cylindres disposés parallèlement à l'allongement de la fibre : ce sont les **myofibrilles**. Une fibre musculaire peut contenir plusieurs centaines ou plusieurs milliers de myofibrilles.

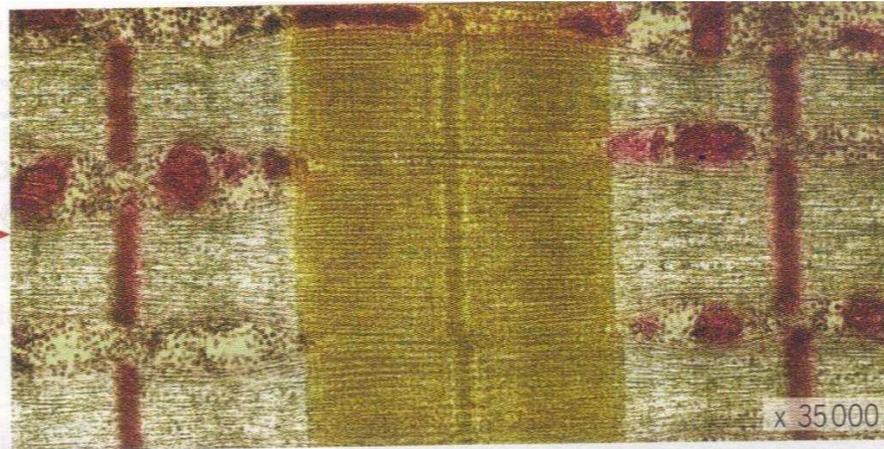
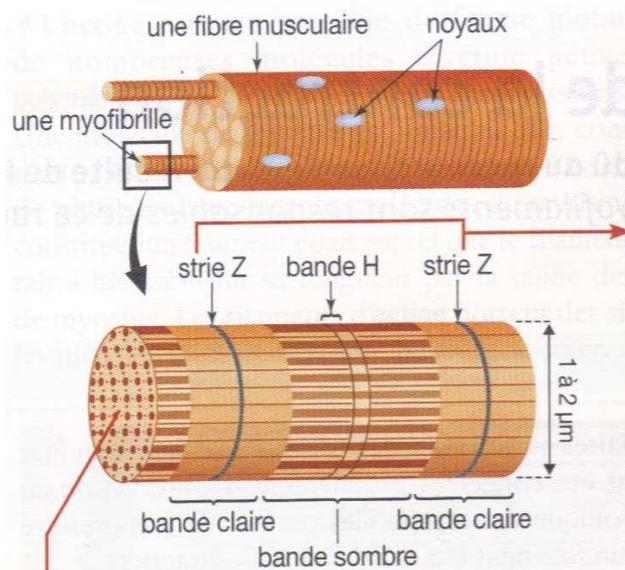
Chaque myofibrille est formée d'une succession de **sarcomères**. Deux sarcomères successifs sont unis au niveau d'une strie Z.



Une cellule bien particulière

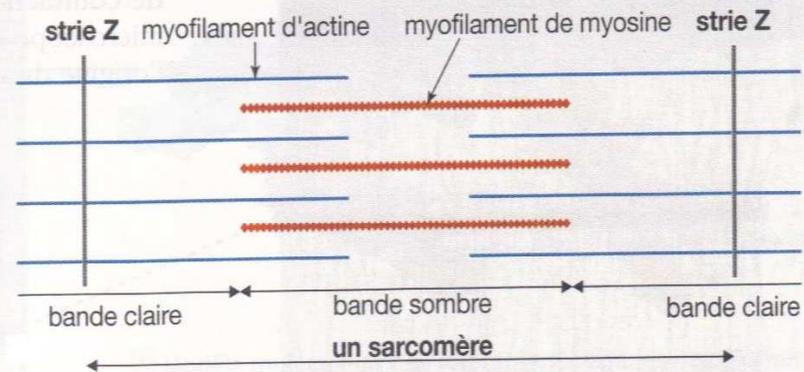
Sur cette portion de fibre musculaire observée au microscope électronique (x22 000), on peut observer dans le cytoplasme :

- un ensemble de protéines filamenteuses (**a**) ;
- des mitochondries (**b**) ;
- de nombreux granules de glycogène, glucide de réserve (**c**).

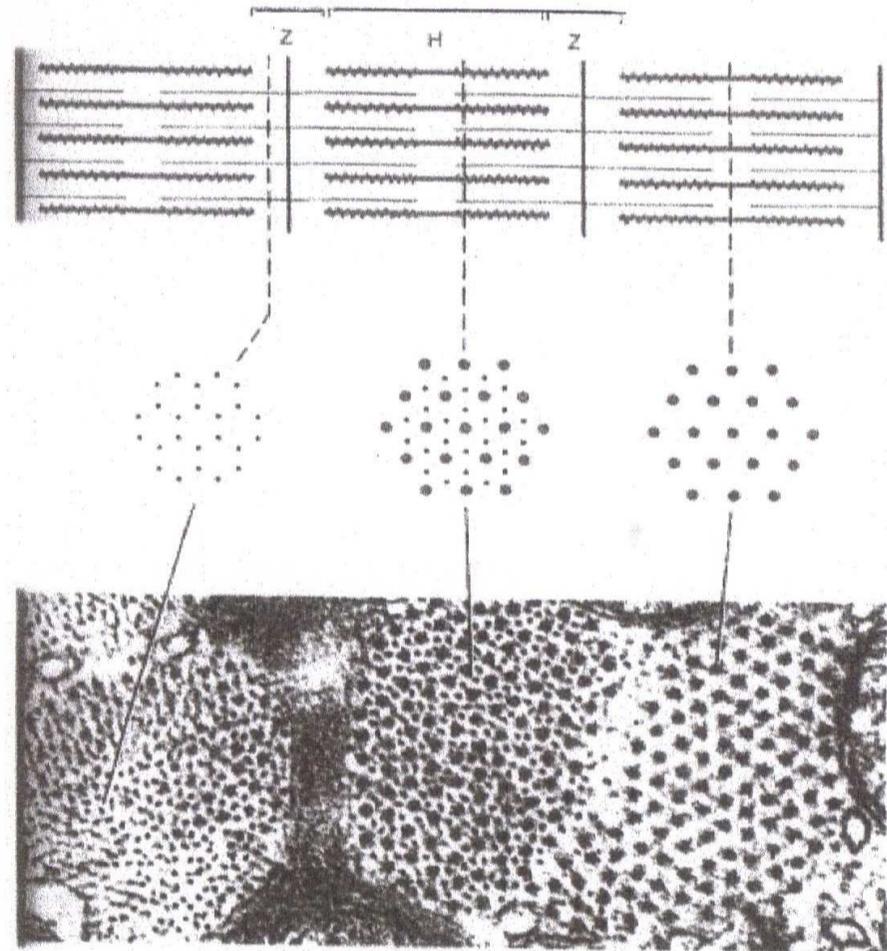
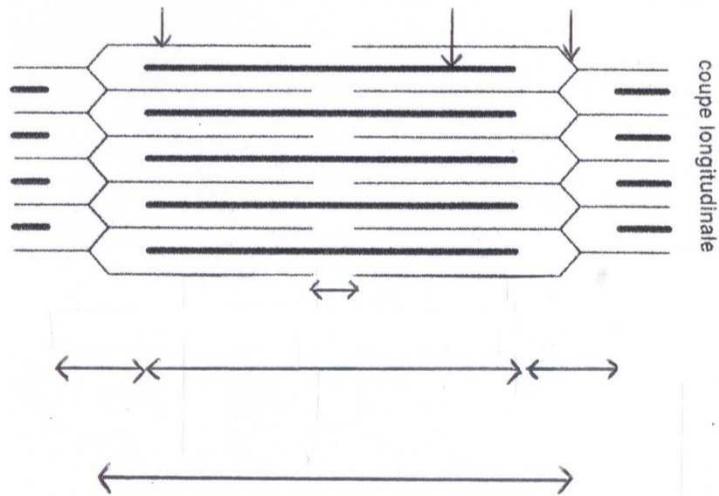
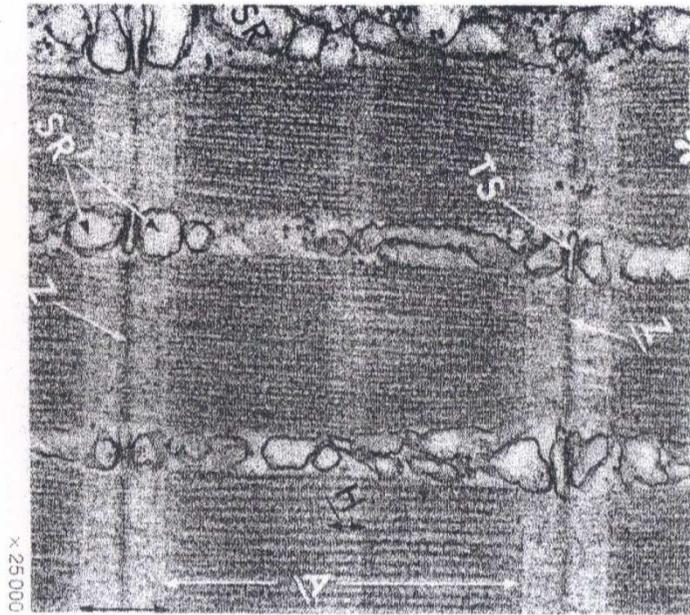


- Le cytoplasme d'une fibre musculaire est rempli, à 80 %, de cylindres disposés parallèlement à l'allongement de la fibre : ce sont les **myofibrilles**. Une fibre musculaire peut contenir plusieurs centaines ou plusieurs milliers de myofibrilles.

Chaque myofibrille est formée d'une succession de **sarcomères**. Deux sarcomères successifs sont unis au niveau d'une strie Z.



- Chaque sarcomère est constitué de deux types de **myofilaments** :
 - des myofilaments épais de **myosine**, localisés au niveau des bandes sombres ;
 - des myofilaments fins d'**actine** rattachés aux stries Z.



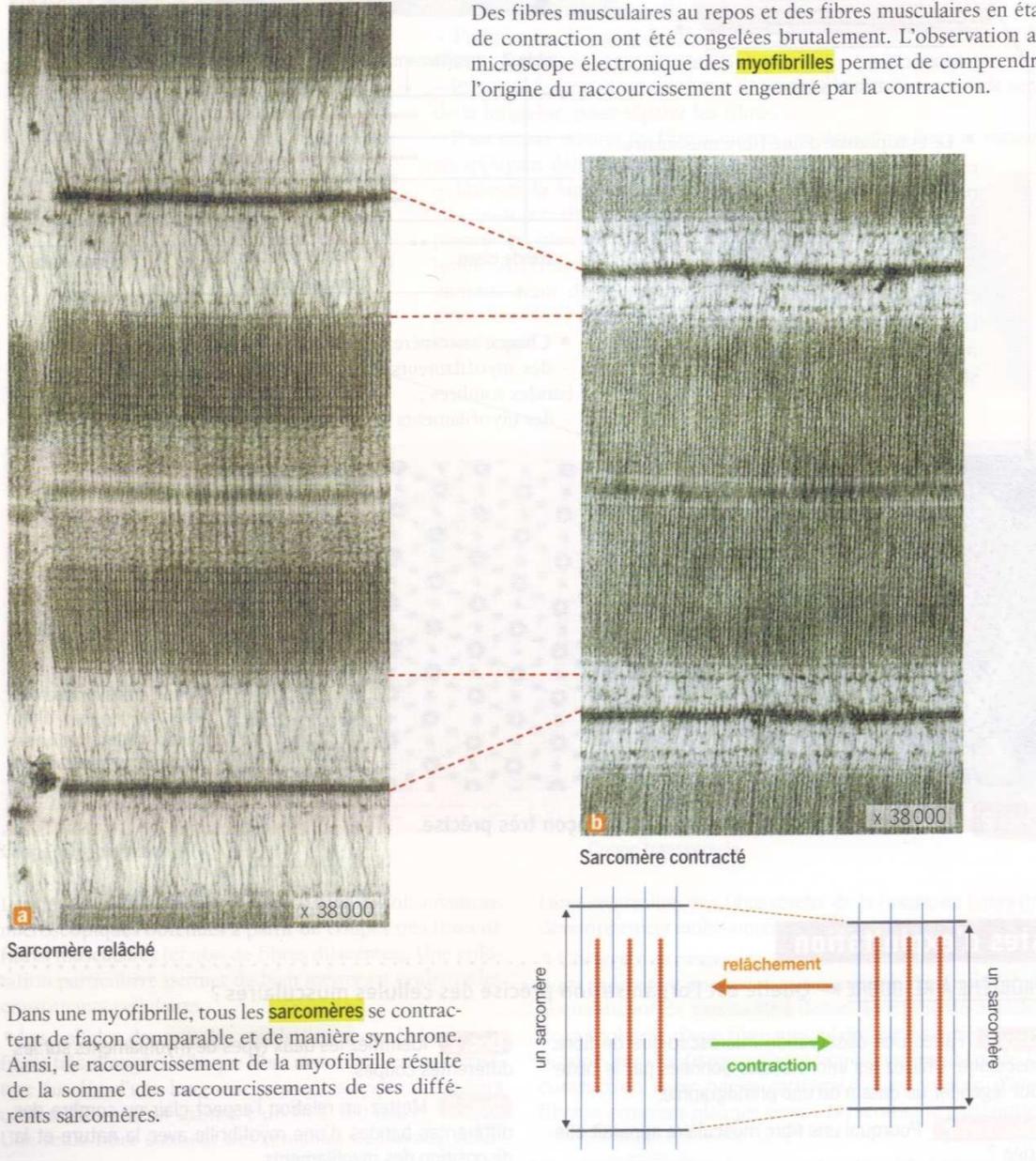
Coupe transversale

Les zones qui ne comportent que des filaments d'actine apparaissent claires alors que les zones qui comportent des filaments de myosine apparaissent globalement sombres.

Dans une bande sombre, la partie centrale (qui ne comporte que des filaments de myosine) apparaît légèrement moins foncée que les deux extrémités (qui comportent les deux types de filaments).

- III - Le mécanisme moléculaire de la contraction

Des fibres musculaires au repos et des fibres musculaires en état de contraction ont été congelées brutalement. L'observation au microscope électronique des **myofibrilles** permet de comprendre l'origine du raccourcissement engendré par la contraction.

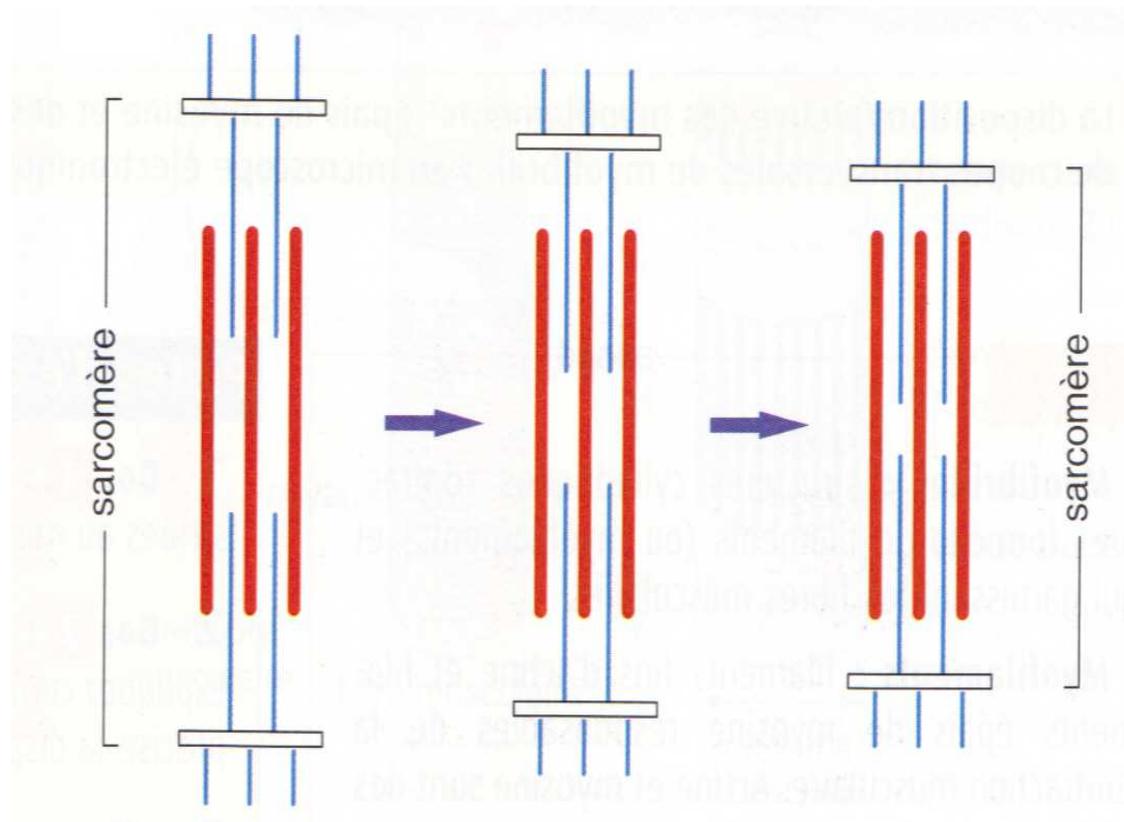


a Sarcomère relâché

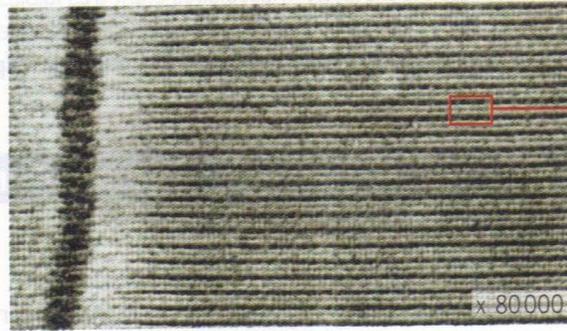
Dans une myofibrille, tous les **sarcomères** se contractent de façon comparable et de manière synchrone. Ainsi, le raccourcissement de la myofibrille résulte de la somme des raccourcissements de ses différents sarcomères.

b Sarcomère contracté

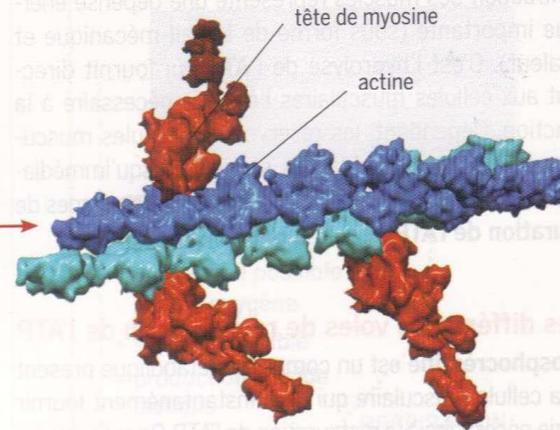
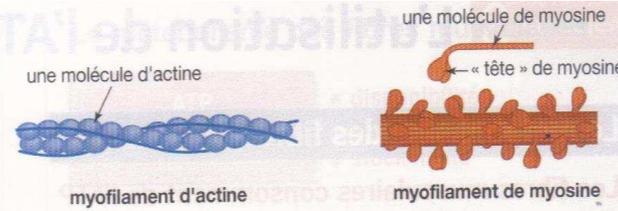
Le raccourcissement du sarcomère



- L'actine est une protéine de forme globuleuse: de nombreuses molécules d'actine peuvent se **polymériser** pour former de longs filaments fins. Une molécule de **myosine** est, quant à elle, constituée d'une « tige » et d'une « tête » globuleuse : l'assemblage de plusieurs centaines de molécules de myosine pour constituer un filament épais est tel que le filament apparaît « hérissé » sur sa longueur par la saillie des têtes de myosine. Les filaments d'**actine** portent des sites auxquels les têtes de myosine peuvent se fixer.

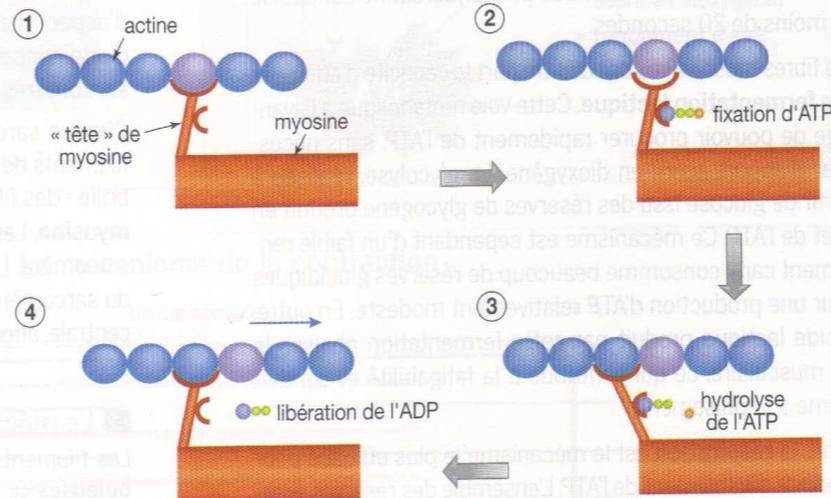


a Observation au microscope électronique à très fort grossissement

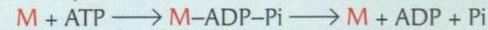


b Modèle moléculaire de l'interaction entre les myofilaments

- Pendant la contraction, les têtes de myosine se déplient et s'accrochent aux filaments d'actine. Ensuite, elles pivotent, ce qui fait glisser les filaments, puis se détachent. Ce cycle peut se répéter plusieurs fois par seconde, ce qui fait progressivement glisser les filaments à une vitesse de 15 μm par seconde. Comme le montre le *schéma ci-contre*, la fixation puis l'hydrolyse d'une molécule d'ATP sont nécessaires au changement de conformation de la tête de myosine et donc à l'entretien de ce mécanisme.



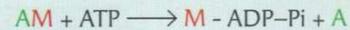
La myosine (M) catalyse l'hydrolyse de l'ATP. La réaction est lente si la myosine est seule :



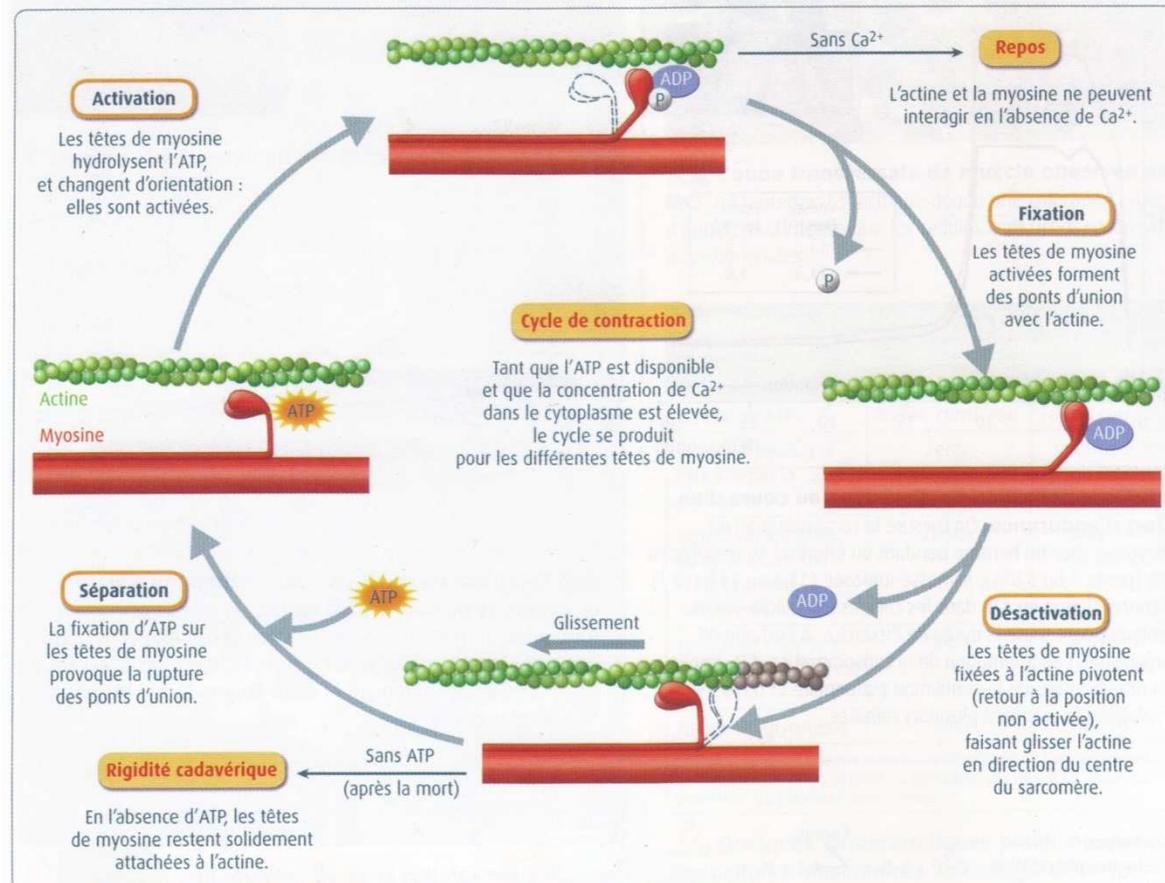
En présence d'actine (A), l'hydrolyse de l'ATP par la myosine est 200 fois plus rapide. Il se forme un complexe actine-myosine :



La dissociation du complexe actine-myosine nécessite la fixation d'ATP :



5 Les modalités d'hydrolyse de l'ATP. On a étudié *in vitro* les modalités d'hydrolyse de l'ATP en présence des protéines constitutives des myofilaments : la myosine (M) et/ou l'actine (A). Purifiées, ces protéines peuvent s'associer en un complexe actine-myosine (AM). On a constaté qu'en présence d'actine seule, l'ATP n'est pas hydrolysé. En présence de myosine, l'ATP est hydrolysé en deux étapes : dissociation de l'ATP en ADP et phosphate inorganique (Pi), qui tous deux restent fixés à la myosine (M-ADP-Pi), puis libération de l'ADP et du Pi.



6 Modèle du couplage entre l'hydrolyse de l'ATP et le mouvement. Une seule tête de myosine est figurée. Le cycle de contraction se répète le long du filament d'actine.

Le raccourcissement du sarcomère n'est pas dû à un raccourcissement des myofilaments. C'est le glissement des filaments d'actine et de myosine qui rapproche les 2 stries Z et raccourcit le sarcomère. Ce glissement s'effectue par une succession de cycles au cours desquels les têtes de myosine s'attachent aux filaments d'actine, pivotent et exercent une traction sur ceux-ci.

Renouvellement de l'ATP indispensable au cours de la contraction musculaire

La contraction d'un muscle est due à la répétition de cycles au cours desquels les molécules de myosine s'attachent aux molécules d'actine, pivotent de façon à faire glisser le filament d'actine, se détachent et se fixent à nouveau, mais plus en amont, sur le filament d'actine.

Ce mécanisme, plus précisément le pivotement de la tête de myosine, nécessite de l'énergie. Cette énergie est fournie par l'hydrolyse d'une molécule d'ATP venue se fixer sur la tête d'une molécule de myosine.

Au cours de la contraction, il faut donc un renouvellement d'ATP pour permettre la répétition de tels cycles.

Conversion de l'énergie chimique en énergie mécanique dans une cellule musculaire

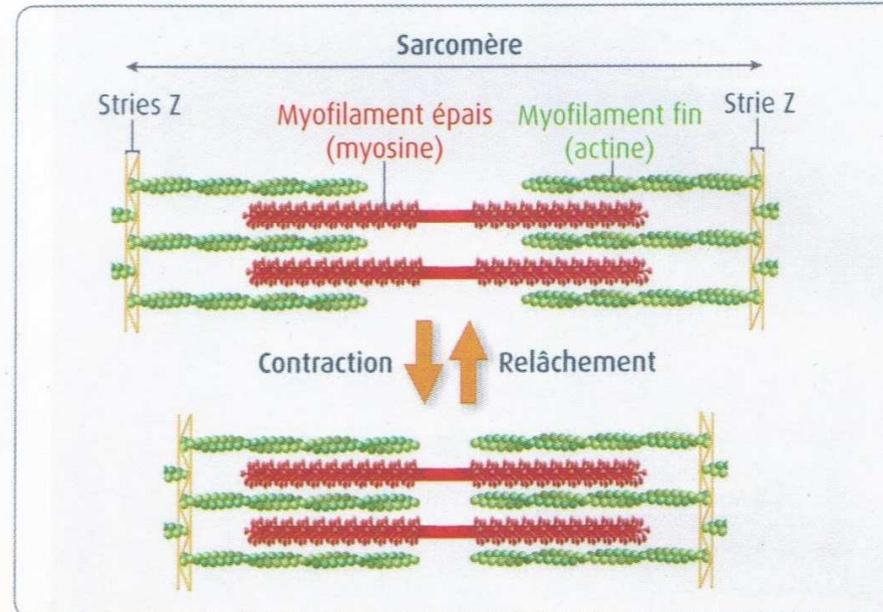
Dans une cellule musculaire, la conversion d'énergie chimique en énergie mécanique se fait grâce à des interactions moléculaires entre myosine, actine et ATP. Ces interactions génèrent le glissement des myofilaments d'actine et de myosine, donc la contraction. L'hydrolyse de l'ATP par la myosine liée à l'actine est une réaction chimique qui libère de l'énergie, ce qui rend possible le glissement relatif des myofilaments donc la production d'énergie mécanique. On parle de couplage chimio-mécanique.

UNITÉ

1

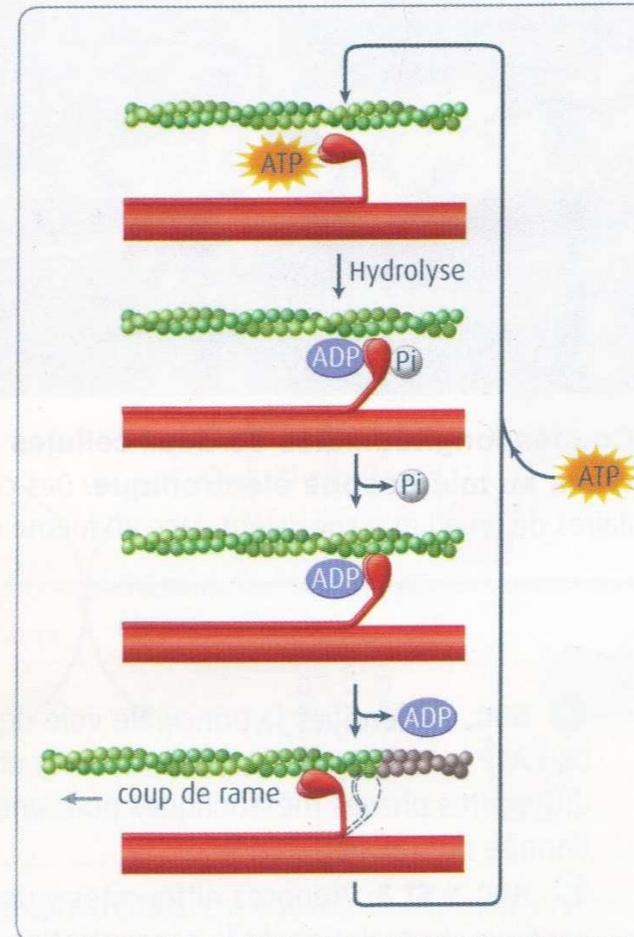
Des cellules spécialisées dans la contraction musculaire

- La contraction des muscles squelettiques se fait grâce aux cellules musculaires qui les constituent.
- Ces cellules (ou fibres) musculaires, très allongées, présentent au microscope une alternance de bandes sombres et claires. Cette striation est due à l'organisation moléculaire des **myofibrilles** qui occupent leur cytoplasme.
- Les myofibrilles sont des structures contractiles de nature protéique. Elles sont constituées d'une succession d'unités fonctionnelles, les **sarcomères**. Chaque sarcomère contient des **myofilaments** fins d'**actine** et des myofilaments épais de **myosine**. Lors de la contraction, les sarcomères raccourcissent, bien que la longueur des myofilaments ne varie pas: il y a glissement des myofilaments fins par rapport aux myofilaments épais.
- À l'échelle moléculaire, la contraction musculaire se fait donc par déplacement relatif des protéines qui forment les myofilaments.



Architecture moléculaire d'un sarcomère relâché et contracté.

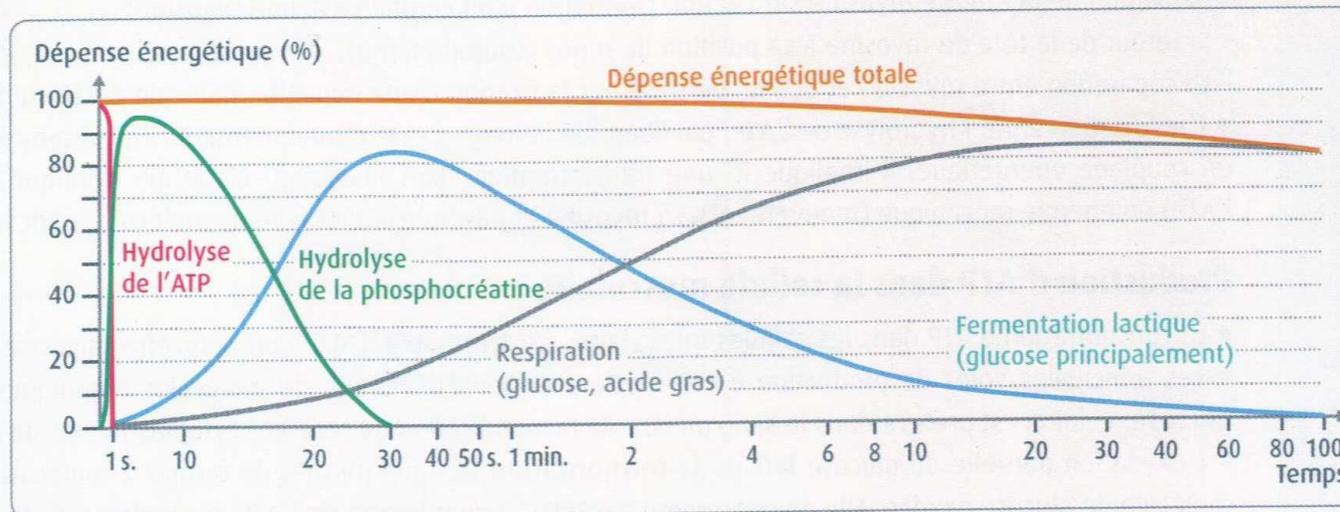
- Lors de la contraction musculaire, de l'énergie chimique sous forme d'ATP est convertie en énergie mécanique au niveau de chaque sarcomère. Cette conversion est permise par les propriétés de la myosine et de l'actine des myofilaments.
- Les molécules de myosine possèdent des zones globulaires, les « têtes ». Chaque tête peut se mouvoir le long d'un filament d'actine selon une succession cyclique d'étapes (le **cycle de contraction**).
- Une tête fixe une molécule d'ATP et catalyse son hydrolyse, ce qui fournit l'énergie nécessaire à l'activation de la tête (changement d'orientation). En présence d'ions Ca^{2+} , la tête activée se lie à l'actine. Le complexe actine-myosine obtenu libère les produits d'hydrolyse de l'ATP, ce qui s'accompagne d'un retour de la tête à sa position de repos. C'est le « coup de rame », dont l'occurrence au niveau de nombreuses têtes de myosine provoque le mouvement relatif des myofilaments. La fixation d'une nouvelle molécule d'ATP entraîne la dissociation du complexe actine-myosine. Un autre cycle peut commencer.
- Si l'ATP n'est pas renouvelé, les têtes de myosine ne se détachent pas de l'actine et la myofibrille reste contractée.



Le cycle de contraction.

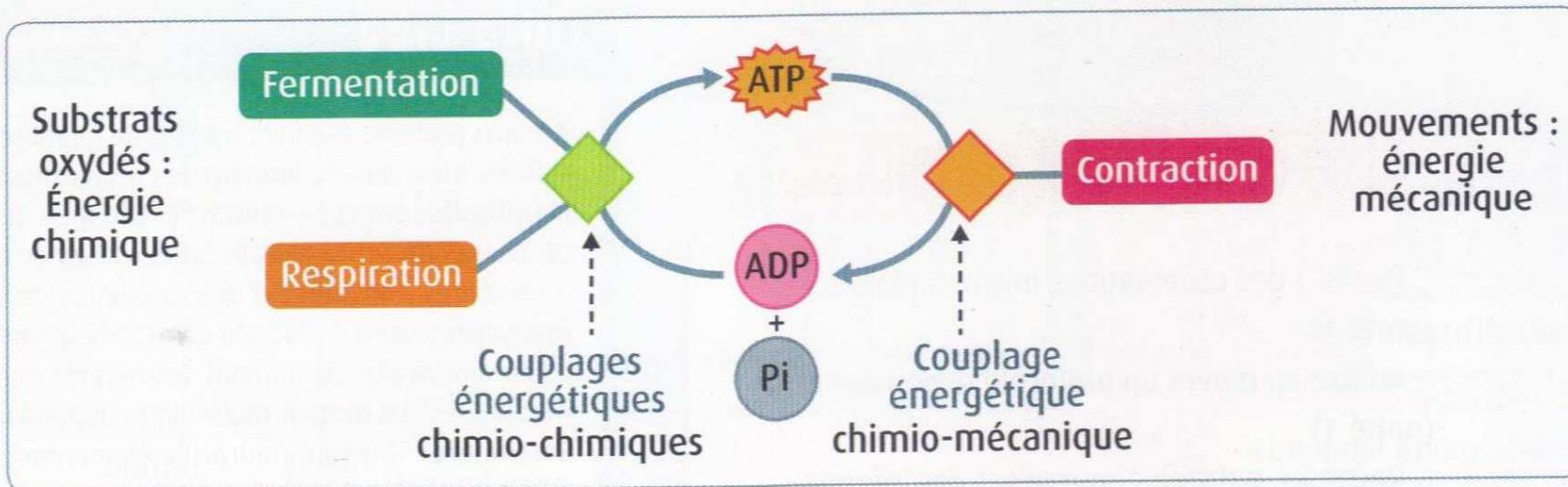
La régénération de l'ATP dans la cellule musculaire

- La concentration d'ATP dans les cellules musculaires est faible (à peine suffisante pour assurer 1 seconde d'effort) et ne varie quasiment pas pendant l'effort musculaire. L'ATP est donc régénéré au fur et à mesure de sa consommation.
- Au cours des premières minutes d'effort, la régénération de l'ATP met en jeu principalement des voies **anaérobies**.
- La voie de la **phosphocréatine** permet une production d'ATP très rapide car la phosphocréatine stockée dans le cytoplasme peut transférer un groupement phosphate à l'ADP, grâce à un couplage énergétique. Les stocks cytoplasmiques de phosphocréatine sont épuisés au bout de quelques secondes d'effort d'intensité maximale. Ils seront reconstitués à l'issue de l'effort, avec consommation d'ATP.
- La **fermentation lactique** prend le relai de la voie de la phosphocréatine, comme en témoigne l'augmentation de la concentration sanguine d'acide lactique lors d'un effort intense. Cette voie métabolique anaérobie permet de produire seulement 2 molécules d'ATP par molécule de glucose consommée.
- Après quelques minutes d'effort, nécessaires à l'adaptation du système cardiovasculaire et respiratoire, les cellules musculaires sont correctement approvisionnées en dioxygène et l'ATP est principalement produit par la **respiration** cellulaire, qui permet de produire beaucoup plus d'ATP par molécule de glucose utilisée.



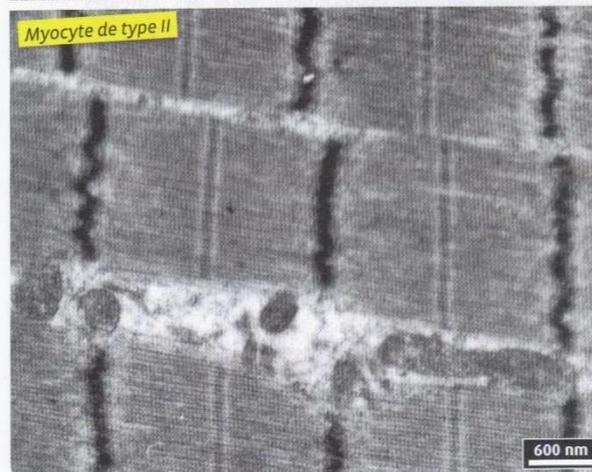
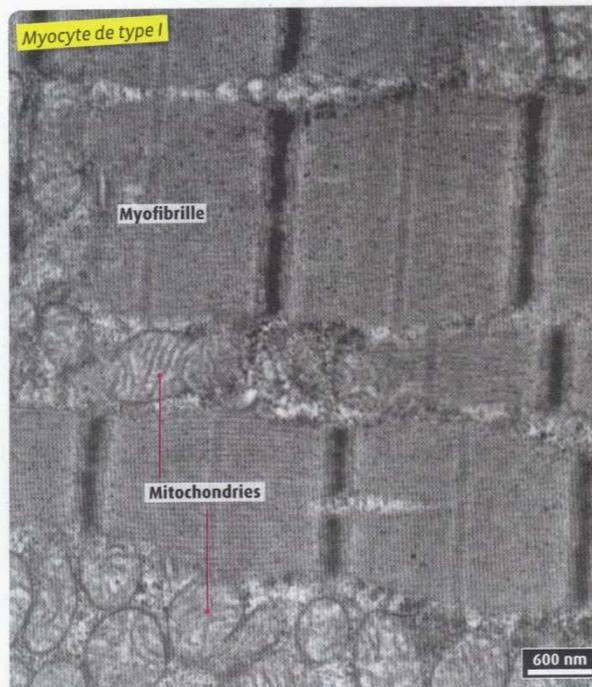
Relai entre modalités de régénération de l'ATP lors d'un effort musculaire.

- Un muscle contient des cellules musculaires spécialisées dans des efforts de différentes natures. Les cellules musculaires de type I se contractent lentement et peuvent se contracter longtemps. Elles sont riches en **mitochondries**, et leur voie principale de régénération de l'ATP est la respiration mitochondriale.
- Les cellules musculaires de type II se contractent rapidement. Elles régénèrent l'ATP principalement par fermentation lactique. Les grandes quantités de **glucose** consommées par la fermentation lactique sont fournies par mobilisation de stocks de **glycogène**. Ces stocks seront reconstitués à l'issue de l'effort, avec consommation d'ATP.
- Dans une cellule musculaire, l'ATP est donc produit principalement par la fermentation lactique et/ou par la respiration, suivant la nature de l'exercice, la phase de l'exercice et le type de cellule musculaire.

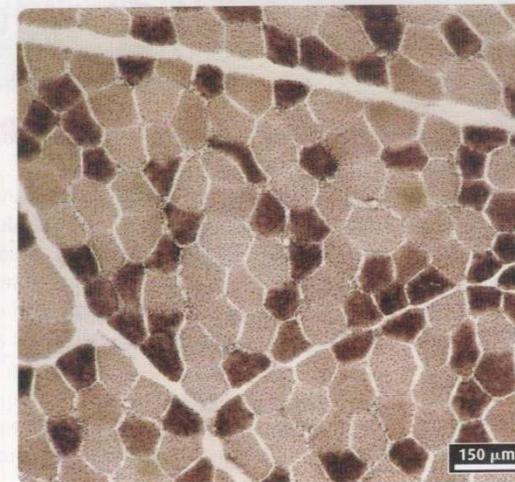


Place du système ATP/ADP dans le fonctionnement de la cellule musculaire.

Deux types de cellules musculaires



4 Coupes longitudinales de deux cellules musculaires observées au microscope électronique. Des cellules musculaires de type I et II coexistent dans un même muscle.



5 Coupe transversale de muscle observée au MO. Un traitement spécifique donne une coloration brune d'autant plus intense que les cellules sont riches en enzymes mitochondriales.

Caractéristique biochimique	Type de cellule musculaire	
	I	II
Teneur en ATP	Faible, constante	Faible, constante
Vitesse d'hydrolyse de l'ATP par la myosine	Lente	Intermédiaire ou rapide
Teneur en enzymes du cycle de Krebs et de la chaîne respiratoire	Élevée	Moyenne à faible
Teneur en enzymes de la fermentation lactique	Faible	Moyenne à élevée
Teneur en glycogène	Faible	Élevée

* Le glycogène est une macromolécule constituée de l'enchaînement de nombreuses unités glucose. La glycogénolyse fournit du glucose-6-phosphate qui peut subir la glycolyse.

6 Quelques caractéristiques biochimiques des cellules musculaires. On distingue deux types de cellules musculaires, dont les caractéristiques biochimiques sont différentes.

3 Deux types de fibres musculaires Pratiquer une démarche scientifique

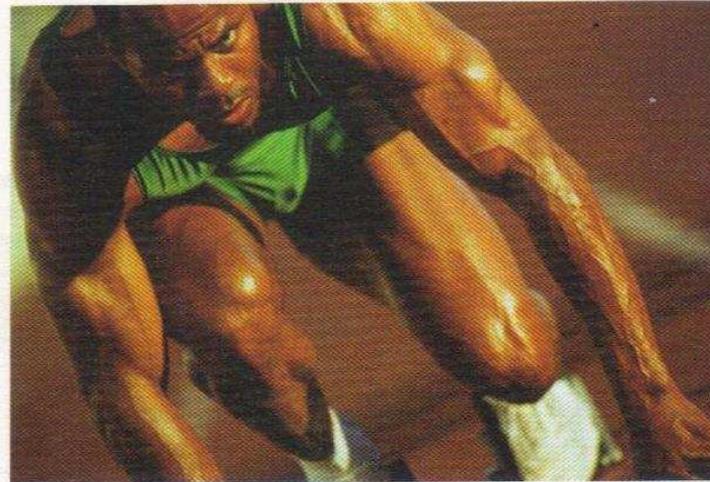
Exercice TYPE
BAC

Dans un muscle squelettique, il est souvent possible de différencier deux principaux types de fibres musculaires, dénommées « fibres de type I » et « fibres de type II ». Les fibres de type I sont qualifiées de « fibres lentes rouges » tandis que les fibres de type II sont qualifiées de « fibres rapides blanches ».

QUESTIONS :

En exploitant ces documents et à l'aide de vos connaissances :

- montrez que les deux types de fibres se caractérisent par un métabolisme prédominant différent et justifiez les qualificatifs donnés aux deux types de fibres ;
- établissez la relation entre la proportion des deux types de fibres et la spécialité des sportifs présentées par le document 2.



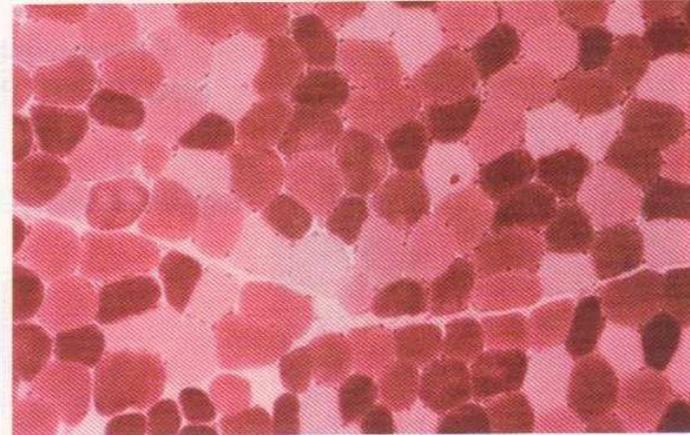
Les muscles des sprinters sont très riches en fibres de type II, d'où un volume musculaire souvent impressionnant !

DOCUMENT 1 : Coupe transversale d'un muscle squelettique observée au microscope optique (x 40).

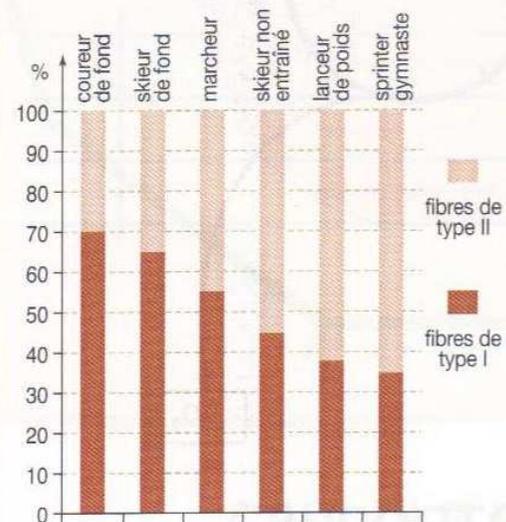
Cette observation des fibres musculaires d'un muscle a été réalisée après coloration particulière : l'intensité de la coloration traduit en effet l'activité d'une enzyme intervenant dans la production d'ATP par les mitochondries.

On y distingue deux types principaux de fibres musculaires :

- les fibres de type I, de couleur foncée, à forte activité enzymatique ;
- les fibres de type II, de couleur claire, à faible activité enzymatique.



DOCUMENT 2 : Proportions des deux types de fibres dans les muscles de sportifs en fonction de leur spécialité.



DOCUMENT 3 : Quelques caractéristiques des deux types de fibres musculaires (le nombre de croix indique l'importance relative de chaque caractéristique).

	Fibres de type I	Fibres de type II
Réserves de glycogène	++	+++
Densité en myofibrilles	++	+++
Mitochondries	+++	+
Densité en capillaires sanguins	+++	+
Myoglobine*	+++	+
Vitesse de contraction	+	+++
Force développée	+	+++
Fatigabilité	+	++
Volume	+	+++

* La myoglobine est une protéine de couleur rouge présente dans le cytoplasme des fibres musculaires, dont le rôle est de fixer et diffuser dans la fibre le dioxygène apporté par le sang.