



CHAPITRE 46

L'appareil locomoteur

Aperçu du chapitre

- 46.1 Types de système squelettique
- 46.2 Un examen plus détaillé des os
- 46.3 Les mouvements articulaires et squelettiques
- 46.4 Contraction musculaire
- 46.5 Modes de locomotion animale

Introduction

La capacité de se déplacer fait tellement partie de notre vie quotidienne que nous avons tendance à la tenir pour acquise. Elle est rendue possible par la combinaison d'un système squelettique semi-rigide, d'articulations qui agissent comme des charnières et d'un système musculaire qui peut tirer sur ce squelette. La locomotion animale peut être considérée comme une action musculaire changeant la forme du corps, ce qui exerce une force sur l'environnement extérieur. Quand un cheval de course parcourt la piste, ses pattes se déplacent vers l'avant et vers l'arrière et, lorsque ses pattes contactent le sol, la force qu'elles exercent déplacent son corps vers l'avant à une vitesse considérable. De la même façon, quand un oiseau prend son envol, ses ailes exercent une pression sur l'air ; les mouvements d'un poisson en train de nager poussent contre l'eau. Dans ce chapitre, nous examinerons la nature des systèmes musculaire et squelettique qui permettent aux animaux de se mouvoir.

46.1 Types de système squelettique

Objectifs

1. Comparer les squelettes hydrostatiques, les exosquelettes et les endosquelettes.
2. Expliquer comment des animaux pourvus d'un squelette hydrostatique se déplacent.

Les muscles doivent tirer sur quelque chose afin de produire des changements qui causent le mouvement. La structure qui offre ce soutien est appelée un système squelettique. Les zoologistes distinguent en général trois types de système squelettique chez les animaux : les **squelettes hydrostatiques**, les **exosquelettes** et les **endosquelettes**.

Les squelettes hydrostatiques utilisent la pression de l'eau à l'intérieur d'une cavité corporelle

Les **squelettes hydrostatiques**, ou hydrosquelettes, se trouvent surtout chez les invertébrés terrestres au corps mou, comme les vers de terre, les limaces et les méduses ainsi que chez les invertébrés aquatiques au corps mou, comme les méduses et les calmars.

La locomotion du ver de terre

Chez ces animaux, une cavité centrale remplie de liquide est entourée de deux groupes de muscles présents dans la paroi corporelle : les muscles circulaires qui se répètent de manière segmentaire et sont présents sur toute la longueur du corps, et les muscles longitudinaux qui s'opposent à l'action des muscles circulaires.

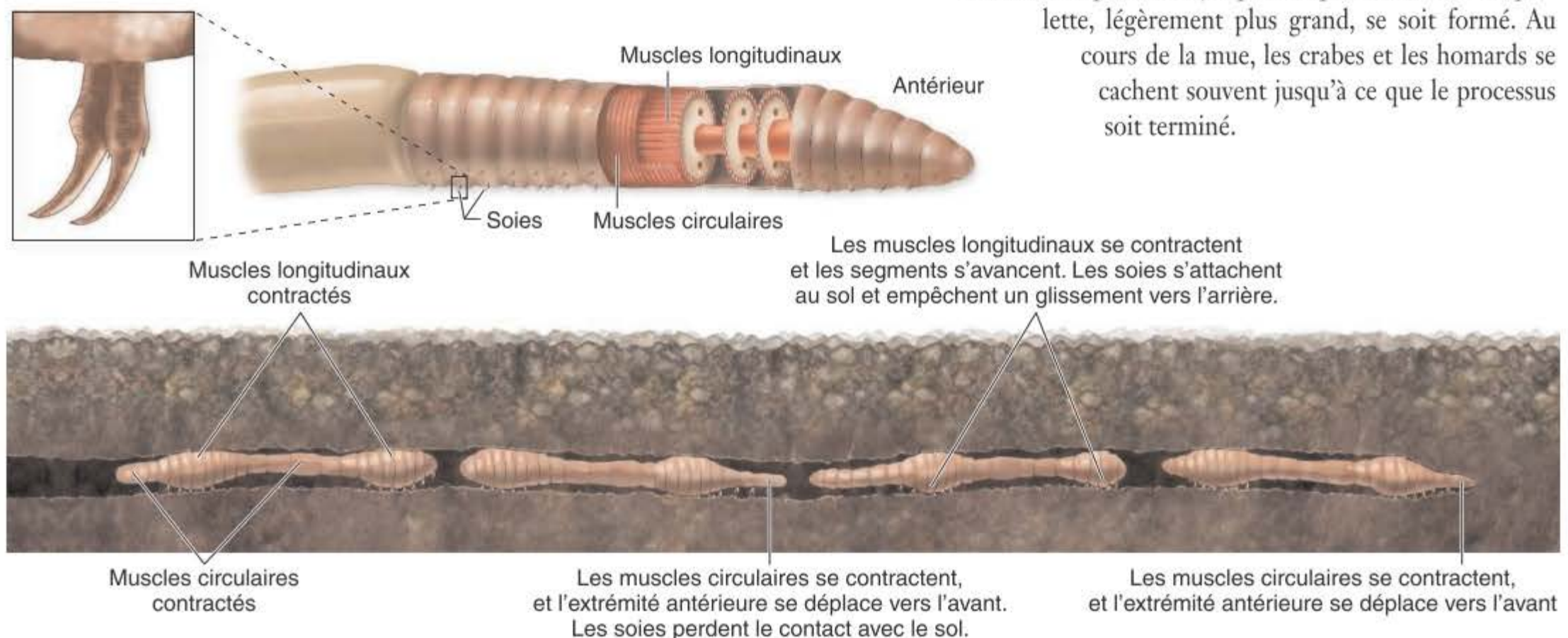


Figure 46.1 La locomotion des vers de terre. Le squelette hydrostatique du ver de terre utilise des muscles pour mouvoir le liquide dans la cavité corporelle segmentée, changeant ainsi la forme de l'animal. Lorsque les muscles circulaires d'un ver de terre se contractent, la pression dans le liquide augmente. En même temps, les muscles longitudinaux se relâchent, et le corps s'allonge et s'amincit. Lorsque les muscles longitudinaux se contractent alors que les muscles circulaires se relâchent, les soies de la surface inférieure du ver s'étendent pour prévenir un glissement vers l'arrière. Une onde de contractions des muscles circulaires suivie de celle des muscles longitudinaux parcourt le corps du ver de terre et produit un mouvement vers l'avant.

Les muscles agissent sur le liquide de l'espace central du corps, qui représente l'hydrosquelette. Lorsque la locomotion commence (figure 46.1), les muscles circulaires antérieurs se contractent, ce qui comprime le liquide intérieur et force la partie frontale du corps à s'amincir, alors que la paroi corporelle de cette région s'étend vers l'avant.

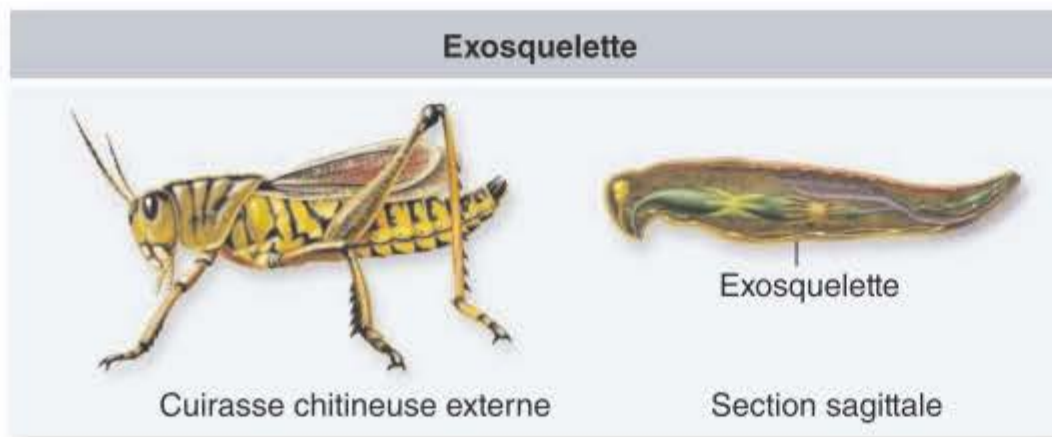
à la face inférieure du corps d'un ver se trouvent des soies, qui sont des structures courtes, ressemblant à des poils. Lorsque les muscles circulaires entrent en action, les soies de cette région sont ramenées près du corps et perdent le contact avec le sol. La contraction des muscles circulaires se poursuit alors vers l'arrière, segment par segment, ce qui crée une vague contractile rétrograde.

Alors que la vague continue, les muscles circulaires antérieurs se détendent, et les muscles longitudinaux entrent en action, épaississant l'extrémité avant, ce qui permet aux soies de refaire saillie et de reprendre contact avec le sol. Les soies empêchent maintenant que cette section corporelle ne glisse vers l'arrière. Ce processus de locomotion comprend donc une vague de contraction des muscles circulaires suivie d'une vague de contraction des muscles longitudinaux.

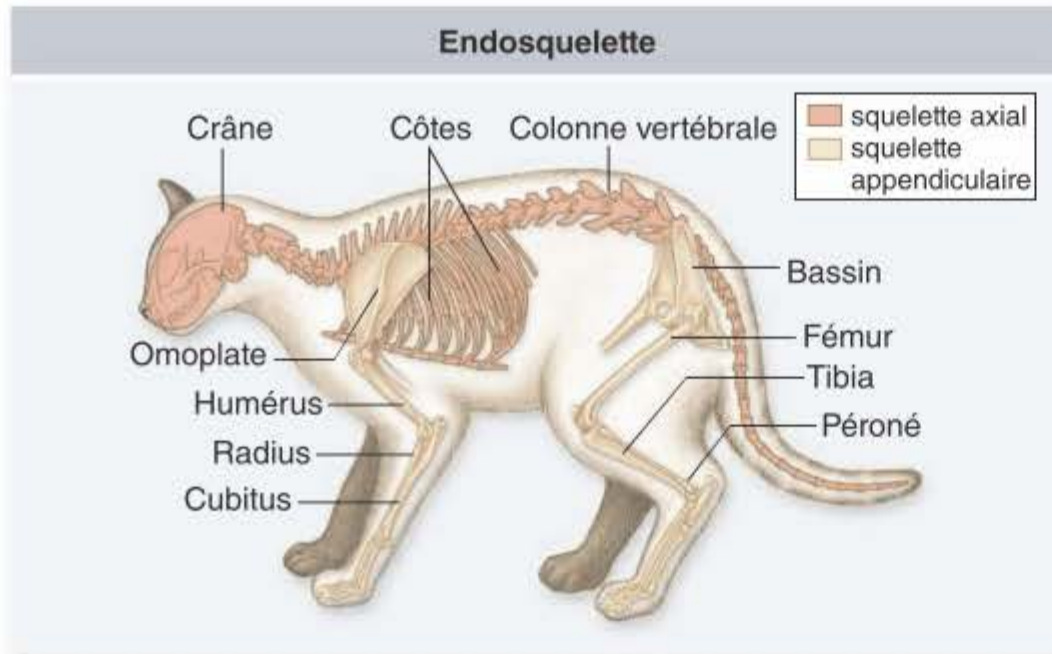
Les exosquelettes consistent en une enveloppe extérieure rigide

Les exosquelettes sont des enveloppes corporelles rigides. Les arthropodes, comme les crustacés et les insectes, ont un exosquelette composé d'un polysaccharide, la *chitine* (figure 46.2a). Comme vous l'avez appris dans les chapitres précédents, la chitine se trouve dans les parois cellulaires des champignons et de certains protistes ainsi que dans l'exosquelette des arthropodes.

Un exosquelette chitineux résiste à la flexion et sert donc de charpente squelettique ; il protège également les organes internes et fournit des points de fixation aux muscles, qui se trouvent à l'intérieur de l'exosquelette. Mais pour grandir, l'animal doit périodiquement muer, c'est-à-dire rejeter son exosquelette (voir chapitre 34). L'animal est vulnérable à la prédation jusqu'à ce que le nouvel exosquelette, légèrement plus grand, se soit formé. Au cours de la mue, les crabes et les homards se cachent souvent jusqu'à ce que le processus soit terminé.



a.



b.

Figure 46.2 L'exosquelette et l'endosquelette. *a.* La cuirasse externe solide et dure d'un arthropode, comme cette sauterelle, est son exosquelette et est composée de chitine. *b.* Les vertébrés, comme ce chat, ont un endosquelette formé d'os et de cartilage. Certains des principaux os sont indiqués.

Les exosquelettes ont d'autres inconvénients. Le cadre chitineux n'est pas aussi solide qu'un squelette osseux interne. Ce fait par lui-même fixe une limite à la taille d'insectes, mais un autre conséquence est plus dommageable : les insectes respirent par des orifices corporels qui conduisent dans des tubes minuscules ; si la taille d'un insecte augmente au-delà d'une certaine limite, le rapport entre la surface intérieure des tubes et le volume du corps rend ce système respiratoire inefficace. Enfin, lorsque les muscles sont confinés dans un exosquelette, leur taille et leur puissance ne peuvent s'accroître avec leur utilisation, comme c'est le cas chez les animaux pourvu d'un endosquelette.

Les endosquelettes sont composés de structures internes dures

Les **endosquelettes**, chez les vertébrés et les échinodermes, sont des squelettes internes et rigides qui forment la charpente de l'organisme et qui offrent les surfaces pour la fixation des muscles. Les échinodermes, comme les oursins et les dollars de sable, ont un squelette en calcite, une forme cristalline de carbonate de calcium. Ce composé de calcium est différent de celui de l'os, qui est à base de phosphate de calcium.

Les tissus squelettiques des vertébrés

L'endosquelette des vertébrés (figure 46.2b) comprend du tissu conjonctif dense et fibreux ainsi que des tissus conjonctifs spéciaux plus rigides, le cartilage et l'os (voir chapitre 42). Le cartilage est solide et légèrement flexible, une caractéristique importante pour des fonctions, comme la couverture des extrémités des os, là où ils se rejoignent pour former une

articulation. Bien que le squelette de grands animaux, tels que les requins, soit totalement cartilagineux, l'os est le composant principal des squelettes des vertébrés. L'os est beaucoup plus solide que le cartilage et beaucoup moins souple.

Contrairement à la chitine, le cartilage et l'os sont des tissus vivants. L'os, en particulier, peut avoir une forte activité métabolique, surtout si les cellules osseuses sont présentes dans la matrice, ce qui est généralement le cas. L'os et, dans une certaine mesure, le cartilage peuvent changer et se remodeler à la suite de blessures ou de contraintes physiques.

Questions d'apprentissage 46.1

Chez l'animal pourvu d'un hydrosquelette, la contraction musculaire exerce une pression sur le liquide corporel interne, forçant le corps à s'étendre. Ensuite, des muscles opposés le raccourcissent pour tirer l'animal vers l'avant. L'exosquelette des invertébrés est composé de chitine dure ; il doit être éliminé et renouvelé (mue) pour que l'animal puisse croître. Les endosquelettes sont composés de tissu fibreux conjonctif dense ainsi que de cartilage ou d'os minéralisé.

- Quelles sont les limitations imposées par un exosquelette aux invertébrés terrestres ?

46.2 Un examen plus détaillé des os

Objectifs

1. Comparer l'ossification de membrane et endochondrale.
2. Décrire la croissance dans les épiphyses.
3. Expliquer comment se déroule le remodelage osseux.

L'os est un tissu dur mais résilient qui est propre aux animaux vertébrés. Ce tissu conjonctif apparu il y a 520 millions d'années est présent maintenant chez tous les vertébrés sauf chez les poissons cartilagineux (voir chapitre 35).

Les os peuvent être classés sur base de deux modes de développement

Le tissu osseux lui-même peut être de différents types et classés de différentes manières, mais le système le plus commun est basé sur le mode de développement de l'os.

L'ossification de membrane

Dans l'ossification de membrane, les os se forment dans une couche de tissu conjonctif. De nombreux os plats qui composent l'enveloppe crânienne et la mâchoire sont membraneux.

En règle générale, le site où l'os membraneux va se développer est une région désignée dans le derme cutané. Pendant le développement embryonnaire, le derme est formé en grande partie de **mésenchyme**, un tissu conjonctif lâche comprenant des cellules mésenchymateuses



Figure 46.3 Cellules impliquées dans le développement osseux. La lignée des types cellulaires impliqués dans la formation osseuse commence par des cellules mésenchymateuses indifférenciées, qui se différencient en divers types de cellules exerçant des fonctions distinctes. Les fibroblastes produisent du collagène, les chondroblastes forment du cartilage et deviennent des chondrocytes (les cellules du cartilage), les ostéoblastes étant les cellules de la formation osseuse. Quand un ostéoblaste se retrouve piégé dans la matrice osseuse qu'il construit, il devient un ostéocyte, ou cellule osseuse. L'ostéocyte est représenté avec une section de l'os montrant les systèmes de Havers et les ostéocytes entre leurs lamelles. Les ostéocytes résident dans des espaces appelés lacunes. De petits canaux (canalicules) rayonnent à partir de l'espace lacunaire central, qui contient les bras des ostéocytes. Les ostéoclastes, les cellules qui éliminent l'os, ne sont pas issus des cellules mésenchymateuses, mais sont formés par fusion de monocytes, un type de globules blancs.

indifférenciées et d'autres cellules qui en dérivent ainsi que des fibres de collagène. Certaines des cellules mésenchymateuses se différencient en cellules spécialisées, appelées **ostéoblastes** (figure 46.3). Ces derniers se rangent le long des fibres de collagène et commencent à sécréter l'enzyme, phosphatase alcaline, ce qui fait prendre aux sels de phosphate de calcium une configuration cristalline appelée *hydroxyapatite*. Les cristaux fusionnent le long des fibres et les enrobent.

Les cristaux donnent à l'os sa dureté, mais sans la résistance offerte par la capacité d'étirement du collagène, l'os serait rigide, mais dangereusement fragile. Typiquement, les os ont des volumes à peu près égaux de collagène et d'hydroxyapatite, mais ce composant contribue pour environ 65 % du poids de l'os.

Parmi les ostéoblastes qui continuent à produire des cristaux, certains sont piégés dans la matrice osseuse et subissent de profonds changements de forme et de fonction ; ils deviennent des ostéocytes (voir figure 46.3), qui sont logés dans des espaces étroits de la matrice osseuse appelés lacunes. De celles-ci se détachent des **canalicules** qui permettent aux ostéocytes de se contacter entre eux par des extensions de type dendritique (voir figure 46.3). De cette façon, de nombreuses cellules osseuses peuvent communiquer.

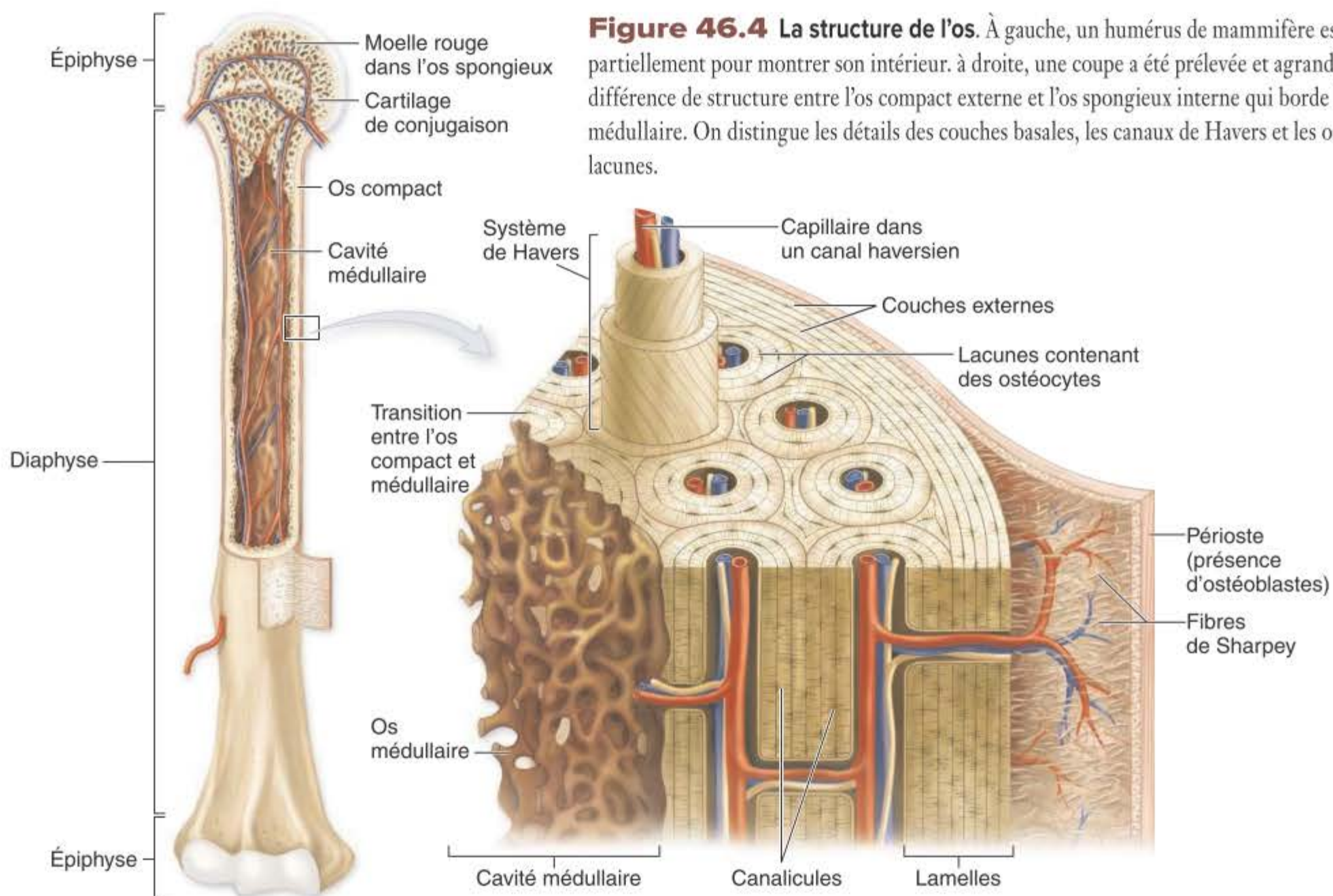
Avec l'ossification de membrane, des modifications de forme sont nécessaires. Imaginez que vous soyez en train de modeler de l'argile. Vous voulez agrandir un bol trop petit. À cet effet, il ne suffit pas d'ajouter de l'argile à l'extérieur, vous devez également enlever de l'argile à l'intérieur pour augmenter la capacité du bol. Comme l'os se développe, il doit également subir un processus de remodelage, de la matrice devant être ajoutée dans certaines régions et enlevée dans d'autres. C'est là que les ostéoclastes entrent en jeu. Ces cellules inhabituelles proviennent de monocytes, un type de globules blancs, qui en fusionnant forment de grandes cellules plurinucléées. Leur fonction est de décomposer la matrice osseuse.

Le développement endochondral

Les os qui se forment par développement endochondral sont généralement ceux qui sont situés le plus profondément dans le corps et qui constituent sa charpente architecturale ; les vertèbres, les côtes, les os de l'épaule et du bassin, les os longs des membres et les os les plus internes des du crâne sont des exemples. Le point de départ est un petit modèle cartilagineux qui a la forme approximative de l'os qui sera produit. Le développement osseux de ce type consiste à ajouter de l'os à l'extérieur du modèle cartilagineux, tout en remplaçant le cartilage intérieur de l'os.

L'os ajouté à l'extérieur du modèle est produit dans la gaine fibreuse qui enveloppe le cartilage. Cette gaine est dure et faite de fibres de collagène, mais elle contient aussi des cellules mésenchymateuses indifférenciées. Certaines se différencient en ostéoblastes qui se positionnent le long des fibres dans la partie la plus profonde de la gaine. L'os est alors formé entre la gaine et la matrice cartilagineuse. Ce processus est assez semblable à ce qui se passe dans le derme dans l'ossification de membrane.

Pendant que l'os externe se forme, le cartilage intérieur commence à se calcifier. La source de calcium pour ce processus semble être les cellules du cartilage elles-mêmes. La calcification progressant, le tissu cartilagineux intérieur se décompose en fragments. Les vaisseaux sanguins de la gaine, appelée maintenant périoste, se frayent un chemin à travers l'enveloppe osseuse externe, entrant ainsi dans le modèle cartilagineux, dont ils éliminent les débris. Pris au piège, les ostéoblastes se transforment à nouveau, cette fois, en ostéocytes, et les ostéoclastes nécessaires au remodelage osseux proviennent de la fusion de cellules de la même manière que dans l'os membraneux. L'os s'épaissit ensuite par addition de couches osseuses supplémentaires juste en dessous du périoste.



L'os endochondral s'allonge d'une manière différente à celle de l'os membraneux. A titre d'exemple, considérons un os long, comme un humérus de mammifères (chez l'homme, l'os du bras). Comme de nombreux os des membres, il est formé d'une **diaphyse**, la partie médiane des os longs, et d'**épiphyes**, les extrémités élargies des os longs (figure 46.4). Entre les épiphyses et la diaphyse se trouvent les *cartilages de conjugaison*. Tant que l'os grandit, ces plaques de croissance sont composées de cartilage (voir figure 46.4). Les événements réels qui se déroulent dans les plaques ne sont pas simples, mais ils peuvent se résumer comme suit.

1. Au cours de la croissance d'un os long, le cartilage de conjugaison s'épaissit activement.
2. Cette croissance écarte les épiphyses de la diaphyse, ce qui augmente la longueur de l'os.
3. En même temps, du côté de la diaphyse, un processus de calcification envahit le cartilage de conjugaison, ce qui allonge la partie osseuse de la diaphyse.

Tant que la vitesse d'épaississement du cartilage dépasse celle de la calcification envahissante, l'os continue à s'allonger. Finalement, l'expansion cartilagineuse ralentit ; elle est alors rattrapée par la calcification, qui oblitère cette zone de croissance.

La croissance en longueur cesse habituellement chez l'homme à la fin de l'adolescence. Bien que l'allongement de l'os s'arrête à ce moment-là, la croissance en largeur continue. La diaphyse peut s'élargir par l'addition d'os juste au-dessous du périoste tout au long de la vie d'un individu.

La structure osseuse peut inclure des vaisseaux sanguins et des nerfs

L'os en développement a souvent un apport sanguin, qui est particulièrement évident dans l'os endochondral. La vascularisation interne, cependant, ne reste pas nécessairement après la fin du développement de l'os. Chez la plupart des mammifères, l'os endochondral garde des vaisseaux sanguins internes, d'où sa dénomination d'**os vasculaire**. Celui-ci est également présent chez de nombreux reptiles et quelques amphibiens. L'*os cellulaire* contient des ostéocytes, et un tel type d'os est souvent vasculaire. Cet os reste métaboliquement actif (voir figure 46.4).

Chez les poissons et les oiseaux, les os sont **avasculaires**. Typiquement, l'os avasculaire ne contient pas d'ostéocytes ; il peut donc être appelé également *os acellulaire*. Ce type d'os est assez inerte, sauf à sa surface, où le périoste avec ses cellules mésenchymateuses est capable de réparer l'os.

De nombreux os, en particulier les os longs endochondraux, ont une cavité centrale appelée *cavité médullaire*. Chez de nombreux vertébrés, celle-ci contient la moelle osseuse, importante pour la production des globules rouges et des globules blancs. Dans de tels cas, on parle alors d'**espace médullaire**. Cependant, toutes les cavités médullaires ne contiennent pas de la moelle. Par exemple, les oiseaux, dont les os sont légers, ont de vastes cavités intérieures, mais elles sont vides de moelle. Chez les oiseaux, les cellules souches, dont dérivent les globules rouges, sont présentes dans d'autres endroits de l'organisme.

L'os qui tapisse les cavités médullaires diffère de l'os dense et lisse, proche de la surface extérieure. Sur la base de sa densité et de sa texture, l'os peut être classé en trois catégories : l'**os compact**, dense et externe, l'**os médullaire** qui tapisse la cavité interne et l'**os spongieux** qui a une structure en nid d'abeilles et forme généralement les épiphyses à l'intérieur d'une épaisse coque d'os compact. Les deux types d'os, compact et

spongieux, contribuent à la résistance osseuse. Les cavités médullaires sont bordées d'un tissu mince appelé l'**endoste**, qui ne contient pas de fibres de collagène, mais possède d'autres constituants, notamment des cellules mésenchymateuses.

L'os vasculaire a généralement une organisation interne spéciale appelée **système de Havers**. Sous les couches extérieures de base, l'os endochondral est constitué de couches concentriques appelés *lamelles de Havers*. Ces lamelles concentriques sont disposées autour de canaux étroits appelés *canaux de Havers* qui sont parallèles à la longueur de l'os. Les canaux de Havers peuvent contenir des fibres nerveuses, alors qu'ils sont toujours parcourus par des vaisseaux sanguins qui gardent les ostéocytes en vie, même s'ils sont ensevelis dans la matrice osseuse.

Les petits vaisseaux dans les canaux comprennent des artérioles et des veinules ou des capillaires ; ils se connectent à de plus grands vaisseaux qui s'étendent vers l'intérieur, dans des canaux perpendiculaires aux canaux de Havers, à partir du périoste et de l'endoste.

Les os se remodelent en fonction de leur usage ou de leur désuétude

On pourrait croire que les os sont des structures inertes, en particulier puisque que nous les rencontrons rarement, sauf comme squelettes d'animaux morts. Mais à l'instar des muscles, de la peau et d'autres tissus qui peuvent changer en fonction des contraintes de l'environnement, l'os est également un tissu dynamique qui peut s'adapter à la suite des tractions et des pressions qui lui sont imposées.

Les contraintes mécaniques, comme la pression sur les articulations, les forces musculaires s'exerçant sur certaines structures osseuses ainsi que divers effets similaires, peuvent contribuer au remodelage osseux qui intervient non seulement au cours du développement embryonnaire, mais aussi après la naissance. Selon la direction et l'intensité des forces appliquées à un os, il peut s'épaissir ; la taille et la forme des structures de surface à laquelle les muscles, les tendons ou les liga-

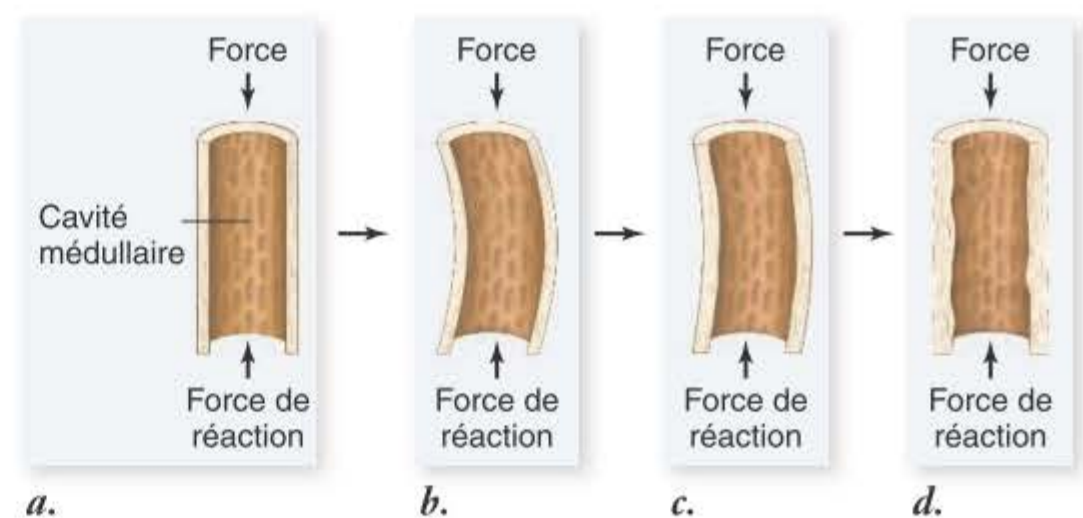


Figure 46.5 Modèle de contrainte et de remodelage d'un os long. Cette figure montre une coupe schématique d'un os long, par exemple un os de la jambe. Il est placé sous une charge, ce qui provoque une force de réaction du sol sur lequel la jambe est posée. *a.* Sous une charge légère, l'os ne plie pas. *b.* Si la charge est suffisamment lourde et si l'os n'est pas assez épais, celui-ci plie (la courbure est exagérée pour plus de clarté). *c.* Les contraintes signalent aux ostéoblastes de la région courbée la nécessité de produire de l'os supplémentaire. Avec l'épaississement osseux, le degré de courbure est moindre. *d.* Lorsque suffisamment d'os a été ajouté pour éviter une flexion importante, la production de nouveaux ostéoblastes et l'addition d'os sont arrêtées.

ments sont attachés peuvent changer la taille et la forme de l'os ; même l'orientation des lamelles osseuses qui constituent l'os spongieux peut être modifiée. L'exercice et l'usage fréquent des muscles pour une tâche particulière changent non seulement les muscles, mais ils augmentent la vascularisation, renforcent les tissus conjonctifs fibreux et solidifient la trame osseuse en l'épaississant.

Tous les os peuvent se remodeler, mais le processus est plus évident lorsqu'il touche les os longs. Pour que le remodelage commence, il faut que les forces atteignent une certaine intensité. La figure 46.5 illustre le processus. Même si la courbure est imperceptible, un os soumis à une pression tend à plier, ce qui favorise son épaississement, mais réduit la possibilité de flexion (figure 46.5c), à un point tel, finalement, que toute flexion significative est devenue impossible (figure 46.5d). Une fois ce point atteint, l'addition d'os s'arrête. C'est un exemple de plus de rétrocontrôle négatif.

On peut constater l'effet du remodelage en examinant l'épaisseur osseuse chez des rongeurs soumis à des exercices. Les pressions continues exercées sur les membres favorisent l'épaississement des os et renforcent ainsi leur solidité (figure 46.6).

Ce concept du remodelage osseux a des implications médicales. L'ostéoporose, une perte de la densité minérale osseuse, est une maladie débilante et potentiellement mortelle qui touche, aux États-Unis, plus de 10 millions de personnes et 34 millions à risque, affectant principalement les femmes ménopausées, mais aussi ceux qui souffrent de malnutrition et de diverses maladies. Les exercices de musculation, qui favorisent le dépôt osseux, constituent un des traitements utiles de lutte contre l'ostéoporose.

RÉFLEXION SCIENTIFIQUE

Hypothèse : le remodelage osseux renforce les os en réponse à des pressions extérieures.

Prédiction : les os soumis à des activités plus contraignantes se renforceront en s'épaississant.

Test : fournir à des souris de laboratoire une roue d'exercice et s'assurer qu'elles courent pendant plusieurs heures par jour ; garder un groupe témoin sans roue.



Souris dans une roue d'exercice

Souris sans roue d'exercice

Résultat : après 10 semaines, les souris soumises à l'exercice ont des os des pattes plus épais.

D'autres expériences : la microélectronique moderne a permis le développement de capteurs de contrainte assez petits pour être implantés sur les os des pattes d'une souris. De tels capteurs permettent de quantifier l'intensité des contraintes imposées à un os par différentes activités et de mieux étudier les relations entre la direction et l'ampleur des forces placées sur un os et l'importance du remodelage.

Figure 46.6 L'effet de l'exercice sur le remodelage osseux.

Questions d'apprentissage 46.2

L'ossification de membrane se déroule au sein d'une couche de tissu conjonctif ; l'os endochondral se forme à partir d'un modèle cartilagineux, remplacé progressivement par du tissu osseux. Dans les os endochondraux, les épiphyses sont séparées de la diaphyse par un cartilage de conjugaison responsable de l'allongement de l'os ; son ossification entraîne l'arrêt de la croissance. L'os est remodelé en réaction à des contraintes répétées liées à la gravité ou aux contractions musculaires.

- Pourquoi la vitamine D est-elle particulièrement importante pour les enfants et les personnes âgées ?

46.3 Les mouvements articulaires et squelettiques

Objectifs

1. Décrire les différents types d'articulation.
2. Expliquer comment les muscles mobilisent les articulations.
3. Décrire comment les muscles antagonistes interviennent dans le fonctionnement d'une articulation.

La musculature squelettique, comme son nom l'indique, assure les mouvements de l'endosquelette, dont les os se rencontrent dans les articulations, qui servent de charnières.

On distingue différents types d'articulation sur base de la mobilité

Chaque articulation mobile du squelette a une amplitude de mouvement caractéristique. Quatre modèles de base du mouvement articulaire peuvent être distingués : l'articulation sphérique ou *énarthrose*, l'articulation charnière ou *trochléenne*, l'articulation à glissement ou *arthrodie* et l'articulation à mouvements combinés.

Un exemple d'articulation sphérique est celui de la hanche, où la partie supérieure de l'os de la cuisse (fémur) a la forme d'une sphère qui s'emboîte dans une cavité (acétabulum) du bassin. Ce type d'articulation permet un mouvement dans toutes les directions, ainsi qu'une torsion de la sphère (figure 46.7a).

L'articulation charnière est le type le plus simple ; le genou, par exemple, permet un mouvement de la jambe en avant ou en arrière, mais pas de mouvement latéral (figure 46.7b).

Les articulations à glissement se trouvent dans le crâne de plusieurs vertébrés non mammifères, mais elles sont également présentes entre les projections vertébrales latérales chez beaucoup d'entre eux ainsi que chez les mammifères (figure 46.7c). Les projections vertébrales sont appariées et s'étendent de chaque vertèbre vers l'avant et vers l'arrière. Les projections vers l'avant sont un peu plus basses, et chacune peut glisser le long de la face inférieure de la saillie postérieure de la vertèbre située juste devant elle. Cette articulation coulissante donne la stabilité à la colonne vertébrale tout en

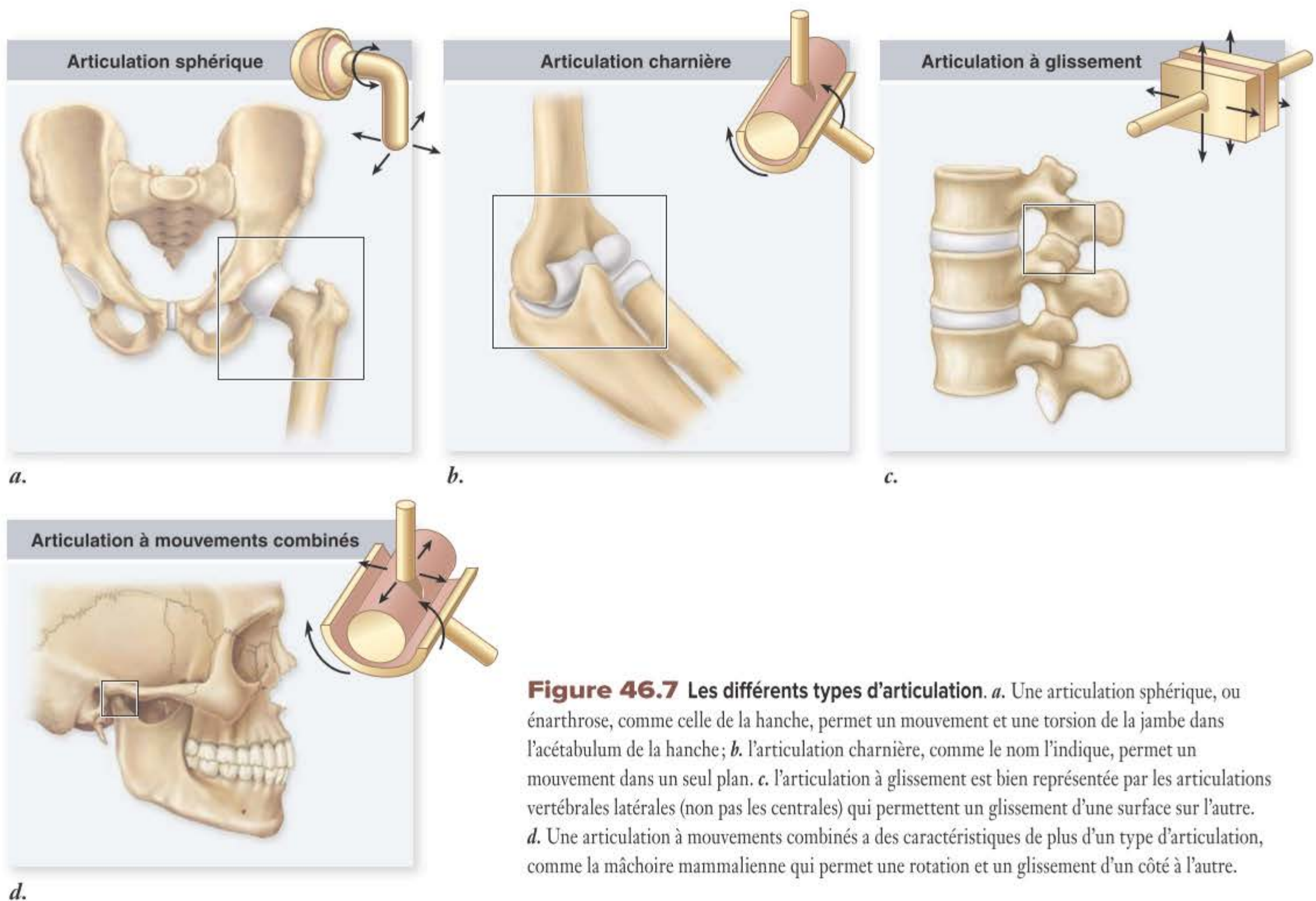


Figure 46.7 Les différents types d'articulation. *a.* Une articulation sphérique, ou énarthrose, comme celle de la hanche, permet un mouvement et une torsion de la jambe dans l'acétabulum de la hanche; *b.* l'articulation charnière, comme le nom l'indique, permet un mouvement dans un seul plan. *c.* l'articulation à glissement est bien représentée par les articulations vertébrales latérales (non pas les centrales) qui permettent un glissement d'une surface sur l'autre. *d.* Une articulation à mouvements combinés a des caractéristiques de plus d'un type d'articulation, comme la mâchoire mammalienne qui permet une rotation et un glissement d'un côté à l'autre.

permettant une certaine souplesse de mouvement entre les vertèbres.

L'articulation à mouvements combinés est, comme vous pouvez le supposer, celle qui est capable de mouvements propres à plusieurs types articulaires. L'articulation de la mâchoire chez les mammifères en illustre bien la complexité. En mâchant la nourriture, la plupart des mammifères la réduisent en petits fragments. Or, pour y parvenir, la mandibule doit se mouvoir latéralement afin d'établir le contact le plus efficace entre les dents supérieures et inférieures. Elle doit aussi glisser légèrement en avant et en arrière. En même temps, cette articulation doit avoir une forme qui lui permet le mouvement de charnière nécessaire à l'ouverture et à la fermeture de la bouche. La conformation de l'articulation mammalienne combine donc des caractéristiques d'articulation charnière et à glissement (figure 46.7d).

Les muscles squelettiques mobilisent les os à hauteur des articulations

Les muscles squelettiques assurent, par leurs contractions, la mobilité du squelette. Habituellement, les deux extrémités du muscle squelettique sont attachées à des os différents, bien que dans certains cas une extrémité (ou les deux) puisse être connectée à d'autres sortes de structures, par exemple la peau. La liaison aux os se fait de deux manières : les fibres musculaires peuvent se fixer directement au périoste, l'enveloppe fibreuse de l'os ou des feuilletts musculaires peuvent être connectés à l'os par une lanière ou cordage de tissu conjonctif dense, un tendon, qui se fixe au périoste (figure 46.8).

Une attache du muscle, l'origine, reste relativement stationnaire durant la contraction. L'autre extrémité du muscle, l'insertion, est attachée à l'os qui bouge lorsque le muscle se contracte. Par exemple, la contraction du muscle quadriceps de la cuisse étend la jambe, qui s'aligne alors sur la cuisse.

En règle générale, les muscles sont disposés de telle sorte que tout mouvement produit par un muscle peut être inversé par un autre. Les muscles fléchisseurs de la jambe ou ischio-jambiers (voir la figure 46.8), tirent la jambe en arrière et vers le haut, fléchissant le genou. Ce mouvement est contrecarré par le muscle quadriceps. Le concept important est que deux muscles, ou groupes musculaires, peuvent agir de manière antagoniste, l'action de l'un contrant l'action de l'autre.

Questions d'apprentissage 46.3

On distingue l'articulation sphérique, l'articulation charnière, l'articulation à glissement et l'articulation à mouvements combinés. En se contractant et en exerçant une force de traction, les muscles disposés à hauteur d'une articulation mobilisent les os l'un par rapport à l'autre. Des muscles antagonistes s'opposent entre eux, un concept fondamental puisque les muscles ne peuvent que se contracter ; ils ne peuvent pas pousser.

- Pour les formes de vie terrestres, de quelles façons un endosquelette osseux surmonte-t-il les limites d'un exosquelette ?

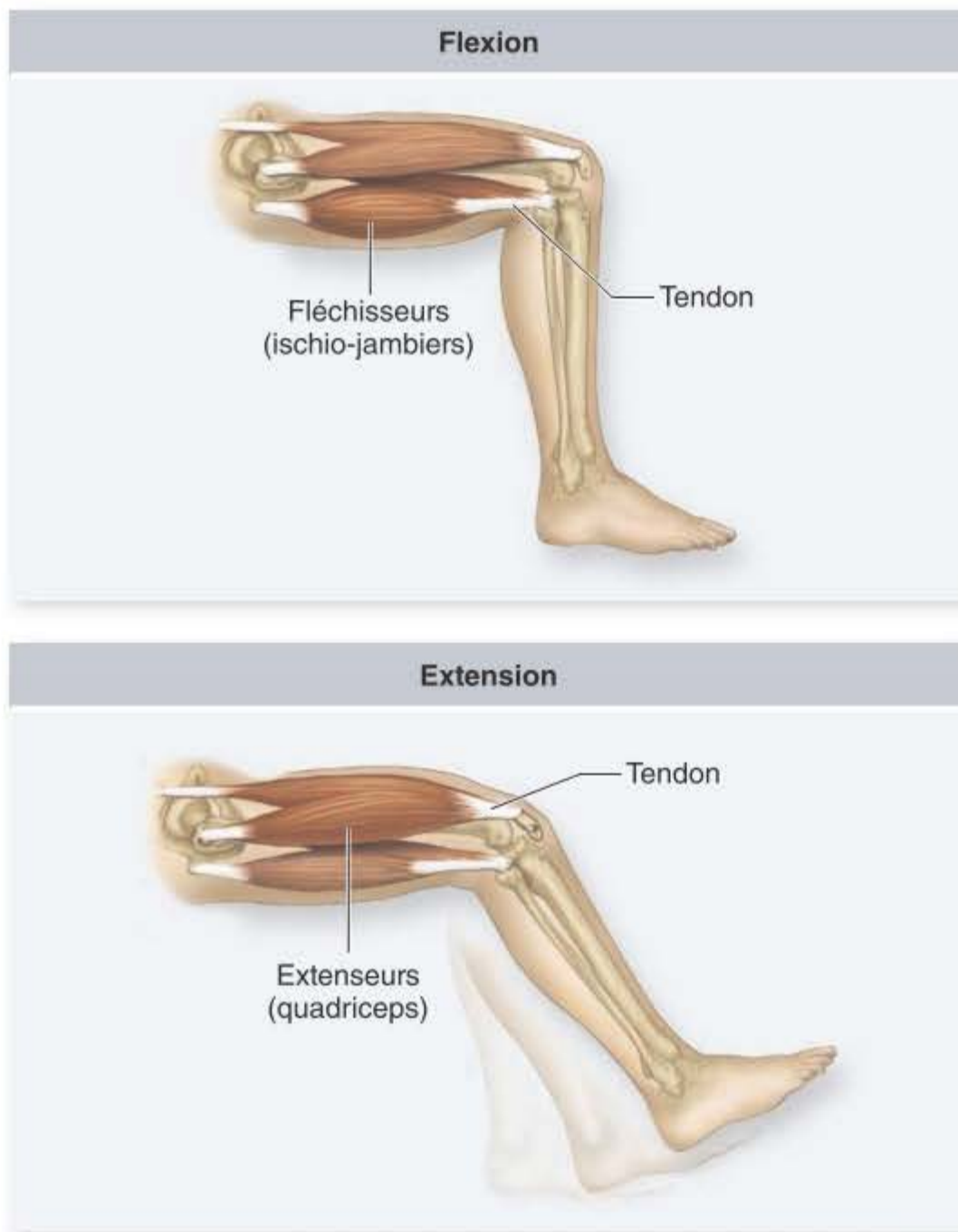


Figure 46.8 Muscles fléchisseurs et extenseurs de la jambe. Les muscles antagonistes agissent de manière opposée. Chez l'homme, les ischio-jambiers, un groupe de trois muscles, fléchissent le genou, tandis que les quatre muscles qui composent le quadriceps l'étendent.

? **Question** Les muscles antagonistes travaillent-ils de la même façon dans les pattes d'un animal pourvu d'un exosquelette, comme la sauterelle de la figure 46.2?

46.4 Contraction musculaire

Objectifs

1. Expliquer le mécanisme de la contraction musculaire par glissement des filaments
2. Décrire le rôle du calcium dans la contraction musculaire.
3. Distinguer les fibres musculaires à contraction lente et à contraction rapide.

Cette section est consacrée au muscle squelettique des vertébrés. Ce type musculaire a été le mieux étudié et son mode de fonctionnement est actuellement bien compris. Chaque muscle contient de nombreuses fibres musculaires, comme décrit au chapitre 42. Chaque fibre musculaire contient un faisceau de 4 à 20 structures allongées appelées **myo-**

fibrilles. Chaque myofibrille, à son tour, est composée de **myofilaments** épais et minces (figure 46.9).

Au microscope, les myofibrilles comportent en alternance des bandes sombres et claires qui donnent aux fibres musculaires squelettiques leur aspect strié. Les myofilaments épais sont tassés pour produire les bandes sombres, appelées *bandes A* ; les filaments minces seuls composent les bandes claires, ou *bandes I*.

Chaque bande I dans une myofibrille est divisée en deux par un disque protéique, appelé *ligne Z* à cause de son apparence au microscope électronique. Les filaments minces sont ancrés à ces disques protéiques. Si vous examinez la micrographie électronique d'une myofibrille (figure 46.10), vous verrez que la structure de la myofibrille se répète de ligne Z à ligne Z. Cette structure répétitive, appelée un **sarcomère**, est la sous-unité la plus petite impliquée dans la contraction musculaire.

Les fibres musculaires se contractent lorsque des filaments superposés glissent l'un sur l'autre

Les filaments minces se superposent aux filaments épais de chaque côté d'une bande A, mais dans un muscle au repos, ils ne s'étendent pas jusqu'au centre de la bande A. En conséquence, le centre d'une bande A (appelé *bande H*) est plus clair que les zones adjacentes où les filaments épais et minces sont interdigités. Cet aspect des sarcomères change lorsque le muscle se contracte.

Un muscle se contracte et raccourcit parce que ses myofibrilles se contractent et raccourcissent. Lorsque cela survient, les myofilaments ne raccourcissent pas, mais les filaments minces glissent plus profondément dans les bandes A (figure 46.10). Ce qui rend les bandes H de plus en

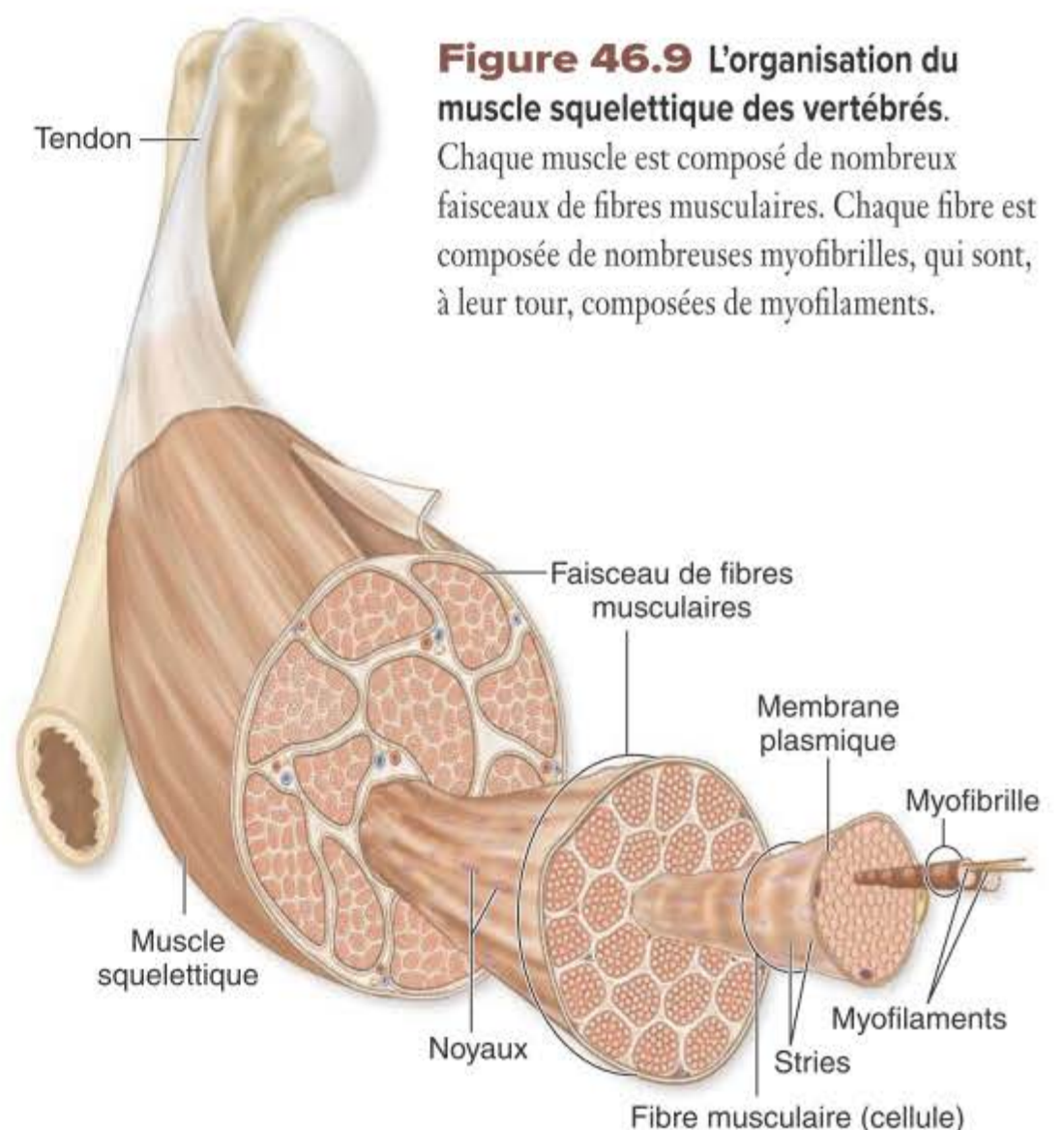


Figure 46.9 L'organisation du muscle squelettique des vertébrés.

Chaque muscle est composé de nombreux faisceaux de fibres musculaires. Chaque fibre est composée de nombreuses myofibrilles, qui sont, à leur tour, composées de myofilaments.

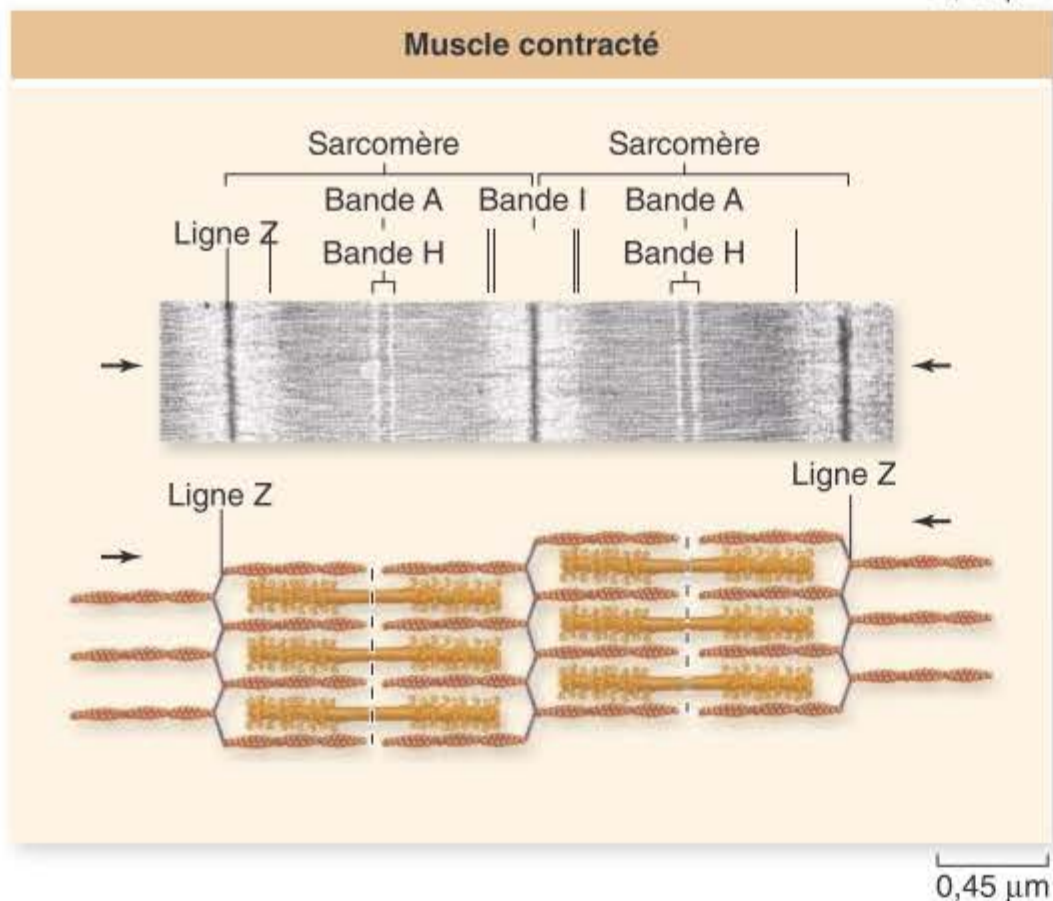
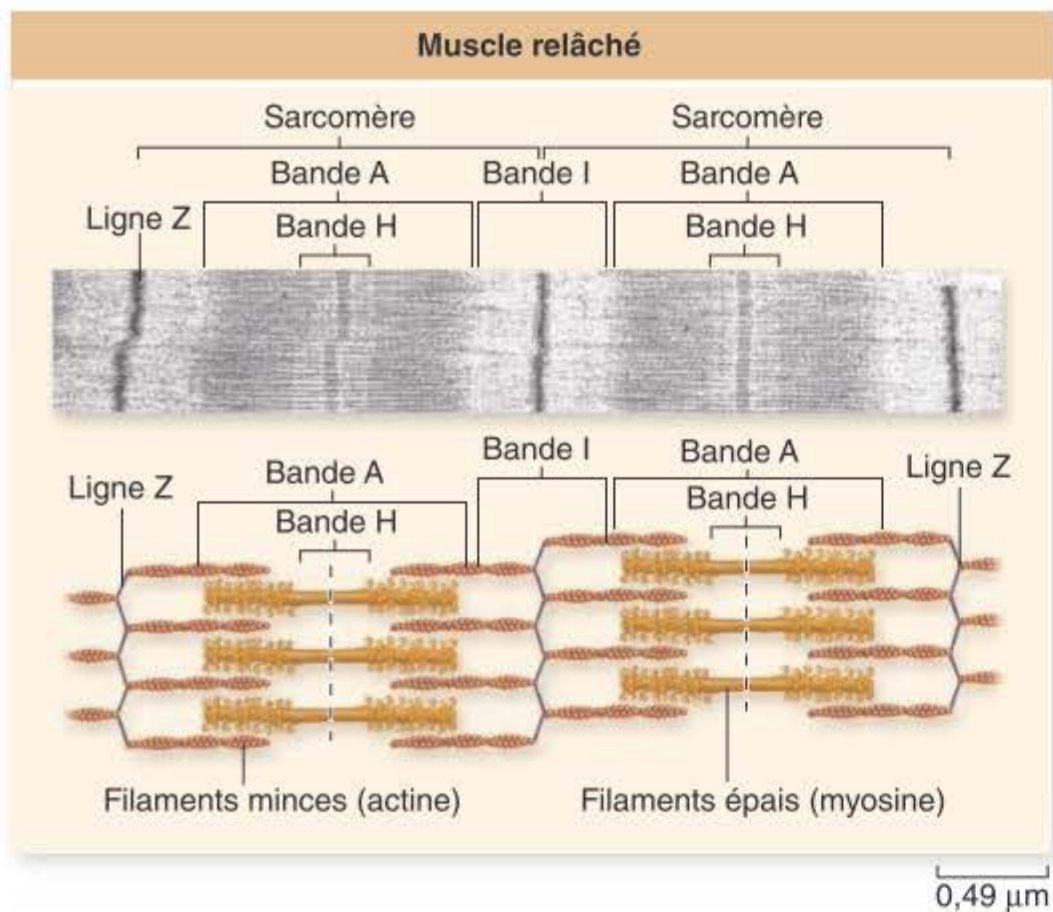


Figure 46.10 La structure des sarcomères dans des muscles relâchés et contractés. Deux sarcomères sont montrés dans des micrographies et sous forme de dessins des filaments minces et épais. Les lignes Z forment les limites de chaque sarcomère et les bandes A représentent les filaments épais. Les filaments minces se trouvent dans les bandes I et débordent partiellement dans les bandes A, se superposant aux filaments épais. La bande H est la région centrale d'aspect plus clair de la bande A ne contenant que des filaments épais. Le muscle dans le panneau supérieur est relâché. Dans le muscle contracté (panneau inférieur), les lignes Z se sont rapprochées, les bandes I et les bandes H devenant plus courtes. La bande A ne change pas de taille car elle contient les filaments épais, qui ne changent pas de longueur.

plus étroites jusqu'à disparaître lorsque le raccourcissement est maximal. Les bandes I rétrécissent également puisque les bandes sombres A se rapprochent. Ce mécanisme de glissement des filaments assure la contraction.

Le mécanisme de glissement des filaments

Des micrographies électroniques montrent les ponts qui relient les filaments épais et minces, suggérant l'existence d'un mécanisme qui ferait glisser les filaments. Pour comprendre comment cela se déroule, nous

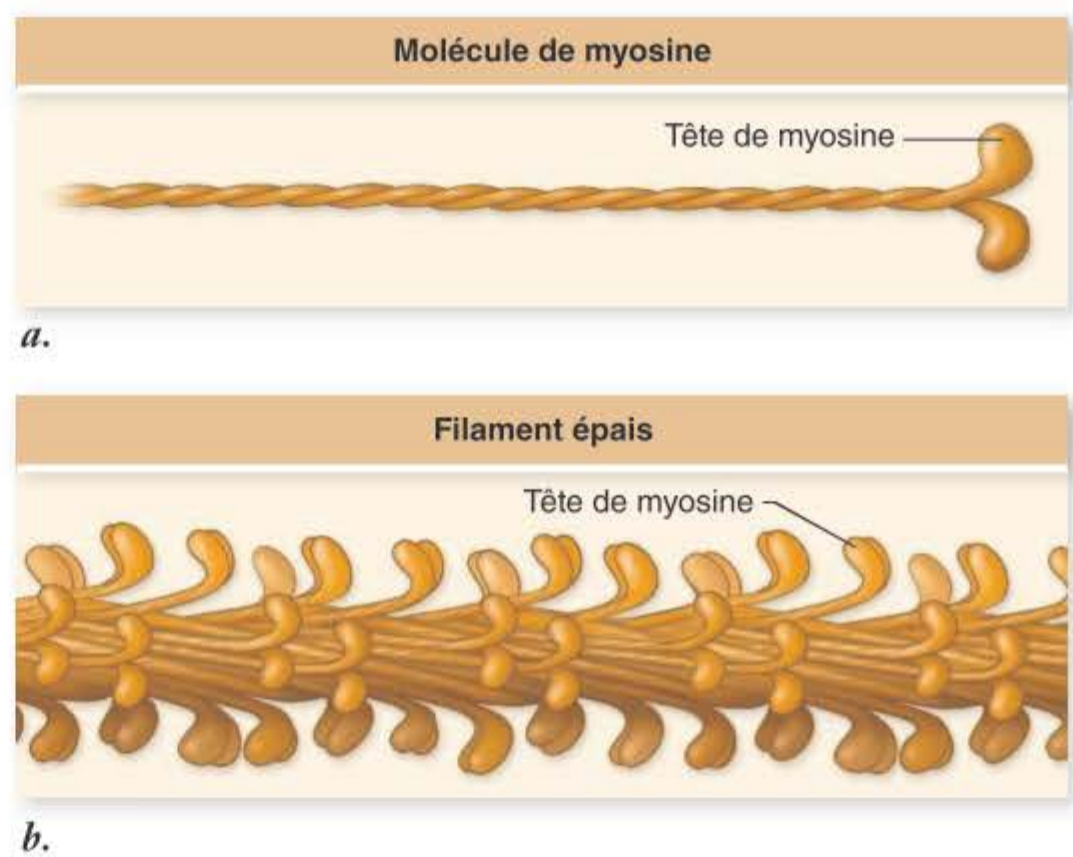


Figure 46.11 Les filaments épais sont composés de myosine. *a.* Chaque molécule de myosine comporte deux chaînes polypeptidiques qui ont la forme d'un club de golf et qui sont enroulées l'une autour de l'autre; à l'extrémité de chaque chaîne se trouve une région globulaire, la « tête ». *b.* Les filaments épais sont faits de molécules de myosine disposées en faisceaux d'où les têtes ressortent à intervalles réguliers.

devons examiner les filaments épais et minces à l'échelle moléculaire. Des études biochimiques montrent que chaque filament épais est composé de nombreuses molécules de myosine tassées les unes contre les autres. La protéine myosine comporte deux sous-unités, chacune ayant la forme d'un club de golf avec une « tête » qui ressort d'un long filament, les filaments étant torsadés. Les filaments épais sont composés de nombreuses copies de myosine disposées avec leur tête ressortant tout au long de la fibre (figure 46.11). Ces têtes de myosine forment les ponts vus en microscopie électronique.

Chaque filament mince consiste avant tout en nombreuses molécules protéiques globulaires d'actine, disposées en deux fibres torsadées en une double hélice (figure 46.12). Dès lors, si nous étions capables de voir un sarcomère à l'échelle moléculaire, il ressemblerait à la structure représentée à la figure 46.13.

La myosine fait partie des *protéines motrices*, c'est-à-dire capables de convertir l'énergie chimique de l'ATP en énergie mécanique (voir chapitre 4). Le processus se déroule en plusieurs phases qui forment ce que l'on appelle le cycle des ponts (figure 46.14). Lorsque les têtes de myosine hydrolysent l'ATP en ADP et P_i , la conformation de la myosine change, ce qui va lui permettre de déclencher le coup propulseur. L'ADP

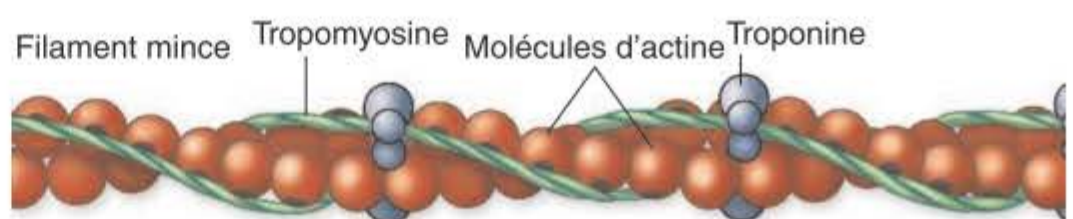
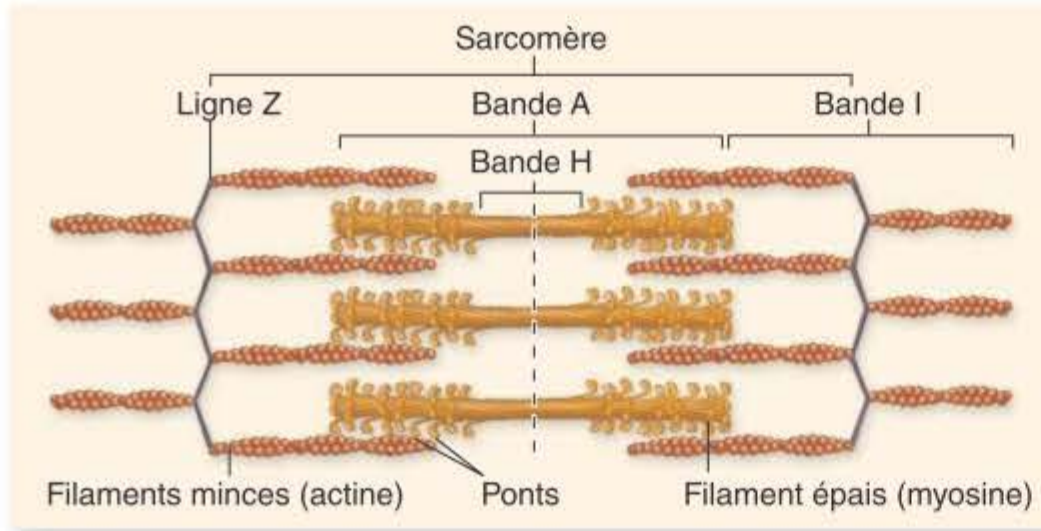
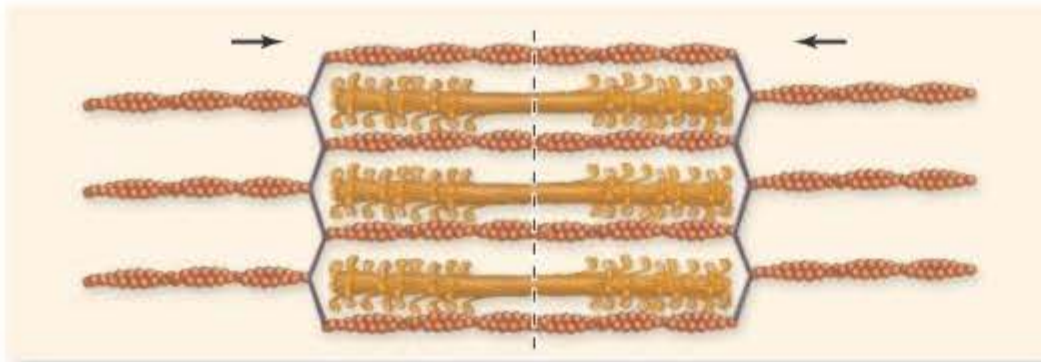


Figure 46.12 Les filaments minces sont composés d'une protéine globulaire, l'actine. Deux rangées de protéines d'actine sont enroulées et forment une hélice qui constitue les filaments minces. D'autres protéines, la tropomyosine et la troponine, s'associent aux brins d'actine et sont impliquées dans la contraction musculaire. Il sera question de ces autres protéines plus loin dans le chapitre.



a.



b.

Figure 46.13 L'interaction entre les filaments épais et minces dans les sarcomères d'un muscle strié. *a.* Les têtes aux deux bouts des filaments épais sont orientées en directions opposées, de telle manière que les ponts tirent les filaments minces et les lignes Z de chaque côté du sarcomère vers le centre. *b.* Ce glissement des filaments contracte le muscle.

et le P_i restent attachés à la tête de la myosine, la maintenant dans cette conformation activée. L'analogie avec un piège à souris, prêt à sauter, est souvent utilisée pour décrire cette action. Dans cette position, la tête de la myosine peut se lier à l'actine et ainsi former des ponts. Lorsqu'une tête de myosine se lie à l'actine, elle libère le P_i et subit un autre changement de conformation, c'est le *coup propulseur*, au cours duquel le filament mince est tiré vers le centre du sarcomère ; à ce point, elle perd l'ADP (voir figure 46.13b, 46.14). à la fin du coup propulseur, la tête de la myosine lie une nouvelle molécule d'ATP, ce qui la détache de l'actine. Ce cycle des ponts, qui se répète aussi longtemps que le muscle est stimulé, peut être comparé à l'acte de tirer une corde main après main. Les têtes de myosine sont les mains et les fibres d'actine sont la corde.

En cas de mort, la cellule ne peut plus produire d'ATP, et dès lors les ponts ne peuvent être rompus, ce qui cause la rigidité cadavérique, ou *rigor mortis*. Une cellule vivante, elle, dispose toujours d'assez d'ATP pour permettre aux têtes de se détacher de l'actine. Comment, alors, le cycle des ponts s'arrête-t-il pour que le muscle puisse se relâcher ? La régulation de la contraction et de la relaxation musculaires requiert des facteurs supplémentaires, dont il va être question.

La contraction musculaire dépend de la libération de l'ion calcique à la suite de l'impulsion nerveuse

Lorsqu'un muscle est relâché, ses têtes de myosine sont dans une conformation activée liée à l'ADP et au P_i , mais elles ne peuvent se lier à l'actine. Dans cet état de relâchement, les sites de liaison pour les têtes de myosine sont bloqués physiquement par une autre protéine présente dans les fila-

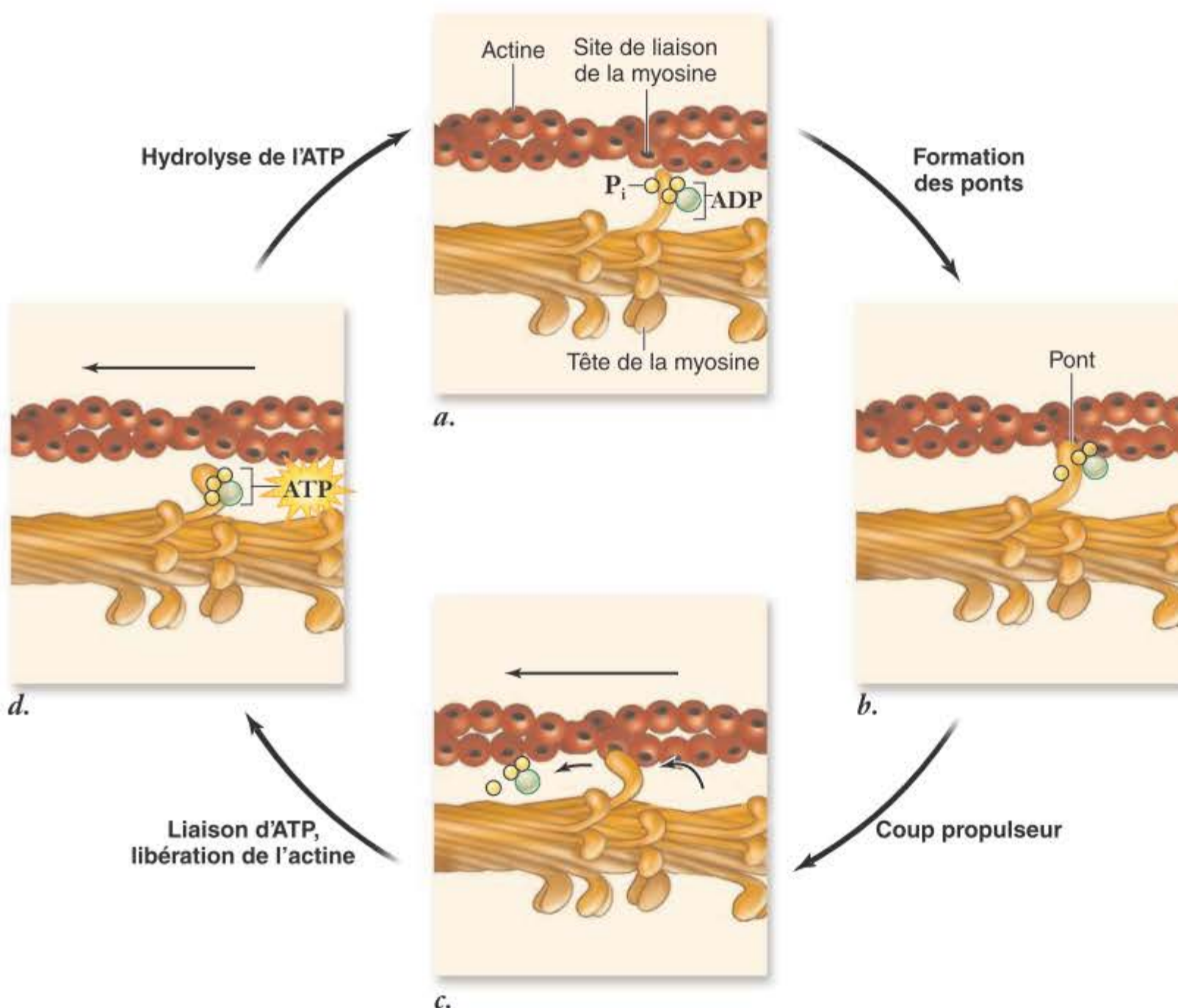
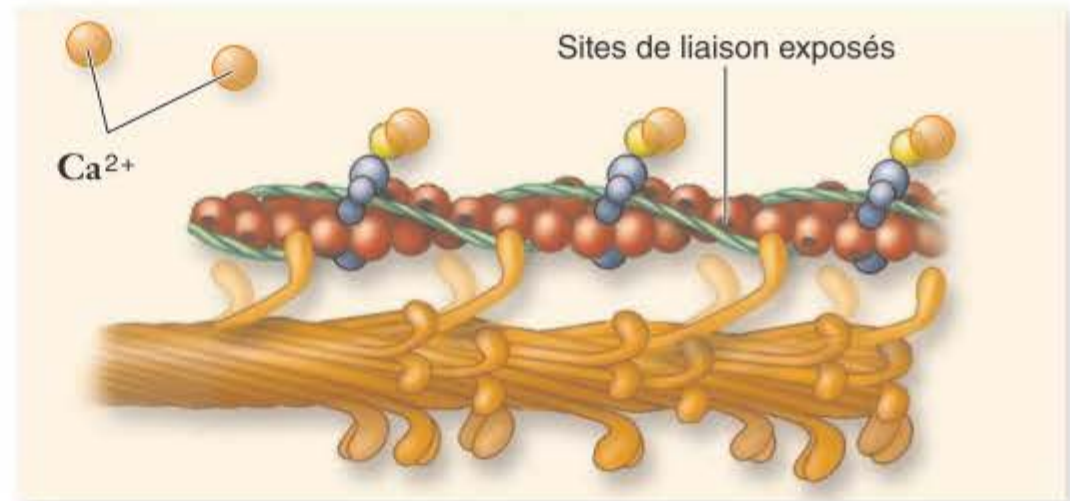
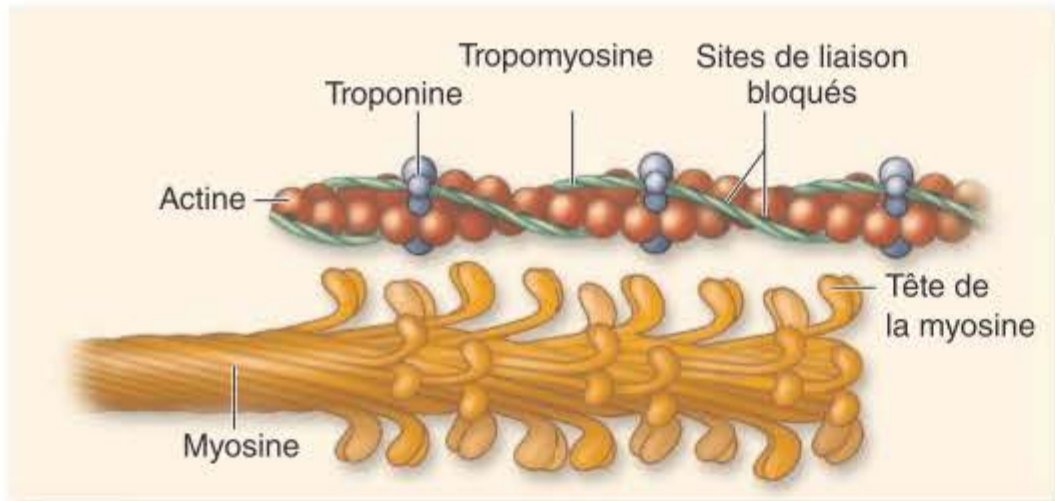


Figure 46.14 Le cycle des ponts au cours de la contraction musculaire. *a.* L'hydrolyse de l'ATP par la myosine cause un changement de conformation qui place la tête dans un état activé. L'ADP et le P_i restent attachés à la tête de la myosine, qui peut se lier à l'actine. *b.* La myosine se lie à l'actine et forme un pont. *c.* Durant le coup propulseur, la myosine reprend sa conformation originale, tout en libérant l'ADP et le P_i . *d.* La liaison de l'ATP à la tête détache le pont. L'hydrolyse de l'ATP remet la tête dans sa conformation activée, permettant au cycle de recommencer.



a.

b.

Figure 46.15 Comment le calcium contrôle la contraction des muscles striés. *a.* Lorsque le muscle est au repos, un long filament protéique de tropomyosine bloque les sites de liaison de la myosine sur la molécule d'actine. Puisque la myosine est incapable de former des ponts avec l'actine, le muscle ne peut se contracter. *b.* Lorsque le Ca^{2+} se lie à une autre protéine, la troponine, le complexe Ca^{2+} -troponine déplace la tropomyosine et expose les sites de liaison de l'actine à la myosine permettant la formation des ponts et donc la contraction musculaire.

ments minces et appelée **tropomyosine**. Les ponts ne peuvent dès lors se former dans le muscle relâché, et les filaments ne peuvent coulisser.

Pour qu'un muscle se contracte, la tropomyosine doit être écartée afin que les têtes de myosine puissent se lier aux sites de fixation présents sur l'actine. Ce qui nécessite l'intervention de la **troponine**, un complexe protéique régulateur qui contribue à l'association de la tropomyosine à l'actine. Les interactions régulatrices entre troponine et tropomyosine sont contrôlées par la concentration de l'ion calcique (Ca^{2+}) dans le cytoplasme de la fibre musculaire.

Lorsque la concentration du Ca^{2+} cytoplasmique de la cellule musculaire est basse, la tropomyosine inhibe la formation des ponts, et le muscle est relâché (figure 46.15a). Lorsque la concentration calcique augmente, l'ion se lie à la troponine. Ce qui détache le complexe troponine-tropomyosine des sites de liaison de l'actine aux têtes de myosine. Les ponts peuvent alors se former et, sous l'effet des coups propulseurs, entraîner la contraction musculaire (figure 46.15b).

Les muscles ont besoin d'un apport fiable de Ca^{2+} . Les fibres musculaires l'accumulent dans un réticulum endoplasmique modifié, appelé **réticulum sarcoplasmique**, ou **RS** (figure 46.16). Lorsqu'une fibre musculaire est stimulée, sa membrane devient dépolarisée, et cet état se propage en profondeur dans la fibre musculaire par des invaginations de la membrane cellulaire appelées **tubules transverses (tubules T)**. Leur

dépolarisation déclenche l'ouverture des canaux calciques du RS et la libération du Ca^{2+} , qui diffuse alors dans les myofibrilles, où il se fixe à la troponine, change sa conformation et déclenche la contraction. L'implication du Ca^{2+} dans la contraction musculaire est appelée **couplage excitation-contraction** car c'est la libération de Ca^{2+} qui lie l'excitation de la fibre musculaire par le neurone moteur à la contraction musculaire.

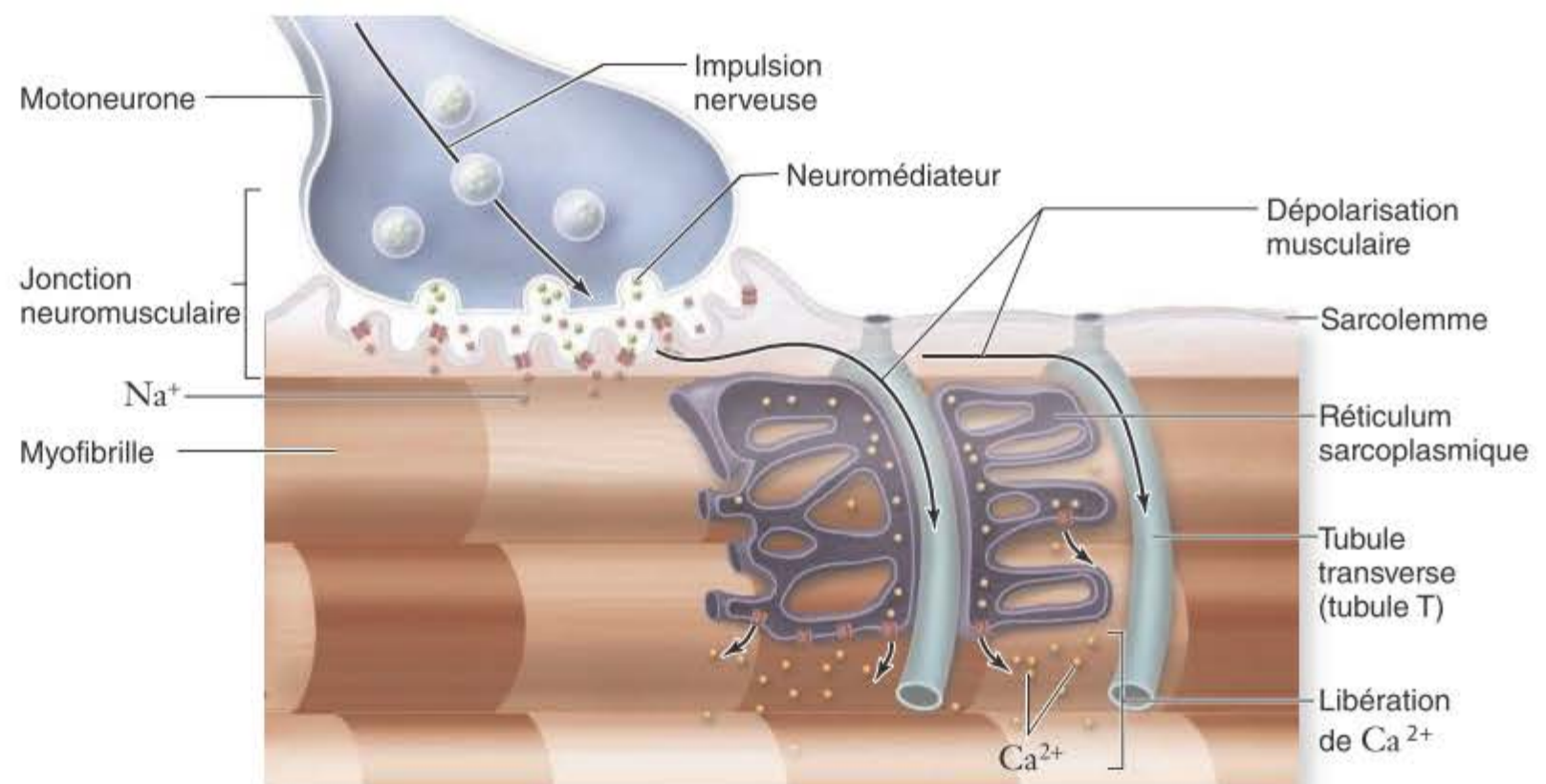
Les impulsions nerveuses des neurones moteurs

La contraction des muscles est stimulée par les neurones moteurs. Les neurones moteurs particuliers qui stimulent les muscles squelettiques, par opposition aux muscles cardiaques et aux muscles lisses, sont appelés **neurones moteurs somatiques**. L'axone d'un neurone moteur somatique s'étend du corps cellulaire du neurone et se ramifie pour établir des synapses avec plusieurs fibres musculaires. Ces synapses entre neurones et cellules musculaires sont appelées **jonctions neuromusculaires** (voir figure 46.16). Un axone peut stimuler de nombreuses fibres musculaires, et chez certains animaux, une fibre musculaire peut être innervée par plus d'un neurone moteur. Cependant, chez l'homme, chaque fibre musculaire ne possède qu'une seule synapse avec une branche d'un axone.

Lorsqu'un neurone moteur somatique transmet des impulsions électrochimiques, il stimule la contraction des fibres musculaires qu'il innerve (il établit des synapses) en passant par les processus suivants.

Figure 46.16 Relation entre les myofibrilles, les tubules transverses et le réticulum sarcoplasmique.

Le neuromédiateur libéré à la jonction neuromusculaire se lie aux canaux à Na^+ chimiodépendants, causant la dépolarisation de la membrane de la cellule musculaire. Cette dépolarisation est conduite le long de la membrane de la cellule musculaire et en profondeur par les tubules transverses; elle induit la libération du Ca^{2+} du réticulum sarcoplasmique dans le cytoplasme. Le Ca^{2+} diffuse vers les myofibrilles et déclenche la contraction.



1. À la jonction neuromusculaire, le neurone moteur libère le neuromédiateur, l'acétylcholine (ACh). L'ACh se lie aux récepteurs de la membrane de la fibre musculaire, ce qui ouvre les canaux à Na^+ . L'influx d'ions Na^+ dépolarise la membrane de la cellule musculaire.
2. Les impulsions se répandent le long de la membrane de la fibre musculaire et pénètrent au sein des fibres musculaires par les tubules T.
3. Les tubules T transmettent les impulsions vers le réticulum sarcoplasmique, qui libère le Ca^{2+} . Comme nous l'avons vu, le Ca^{2+} se lie à la troponine qui libère les sites de liaison sur les myofilaments d'actine et permet ainsi la formation des ponts nécessaires à la contraction musculaire.

Lorsque les impulsions nerveuses cessent, le nerf interrompt la libération d'ACh. Ce qui arrête la production des impulsions dans la fibre musculaire. Une autre protéine de membrane du RS utilise alors l'énergie libérée par l'hydrolyse de l'ATP pour ramener le Ca^{2+} dans le RS par un transport actif. Le Ca^{2+} n'étant plus lié à la troponine, la tropomyosine reprend sa position inhibitrice, ce qui permet au muscle de se relâcher.

Unités motrices et recrutement

Une seule fibre musculaire peut produire une tension variable selon la fréquence de la stimulation. La réponse d'un muscle entier dépend du nombre de fibres individuelles impliquées et de leur degré de tension. Le groupe de fibres musculaires innervées par toutes les branches axonales d'un neurone moteur donné constitue, avec le neurone moteur lui-même, une **unité motrice** (figure 46.17).

Chaque fois que le neurone moteur génère des impulsions, toutes les fibres musculaires de cette unité motrice se contractent simultanément. La division du muscle en unités motrices permet un ajustement précis de la force de contraction, ce qui est nécessaire à la coordination des mouvements. Les muscles qui requièrent un contrôle plus précis, comme ceux qui sont responsables des mouvements oculaires, ont des unités motrices plus petites et donc moins de fibres musculaires par neurone. Les muscles qui requièrent un contrôle moins précis, mais qui doivent exercer plus de force, comme les puissants muscles des jambes ont plus de fibres musculaires par neurone.

La plupart des muscles contiennent des unités motrices de taille diverse qui peuvent être activées sélectivement par le système nerveux. Les contractions les plus faibles d'un muscle impliquent l'activation de quelques petites unités motrices. Si une contraction légèrement plus forte est nécessaire, de petites unités motrices supplémentaires sont activées. Les incréments initiaux à la force totale générée par le muscle sont dès lors relativement faibles. Si jamais des forces plus grandes sont requises, plus d'unités motrices et de plus grandes sont mises en action et les incréments de force s'amplifient. L'usage par le système nerveux d'un nombre accru d'unités motrices et de taille plus grande afin de produire une contraction plus forte est appelé **recrutement**.

Les deux types principaux de fibre musculaire se distinguent par leur vitesse de contraction, lente ou rapide

On peut étudier un muscle squelettique isolé en le stimulant artificiellement par des chocs électriques. Si un muscle est stimulé par un seul choc électrique, il se contractera et se relâchera rapidement ; cette réponse est appelée secousse isolée. L'augmentation du voltage stimulant accroît la

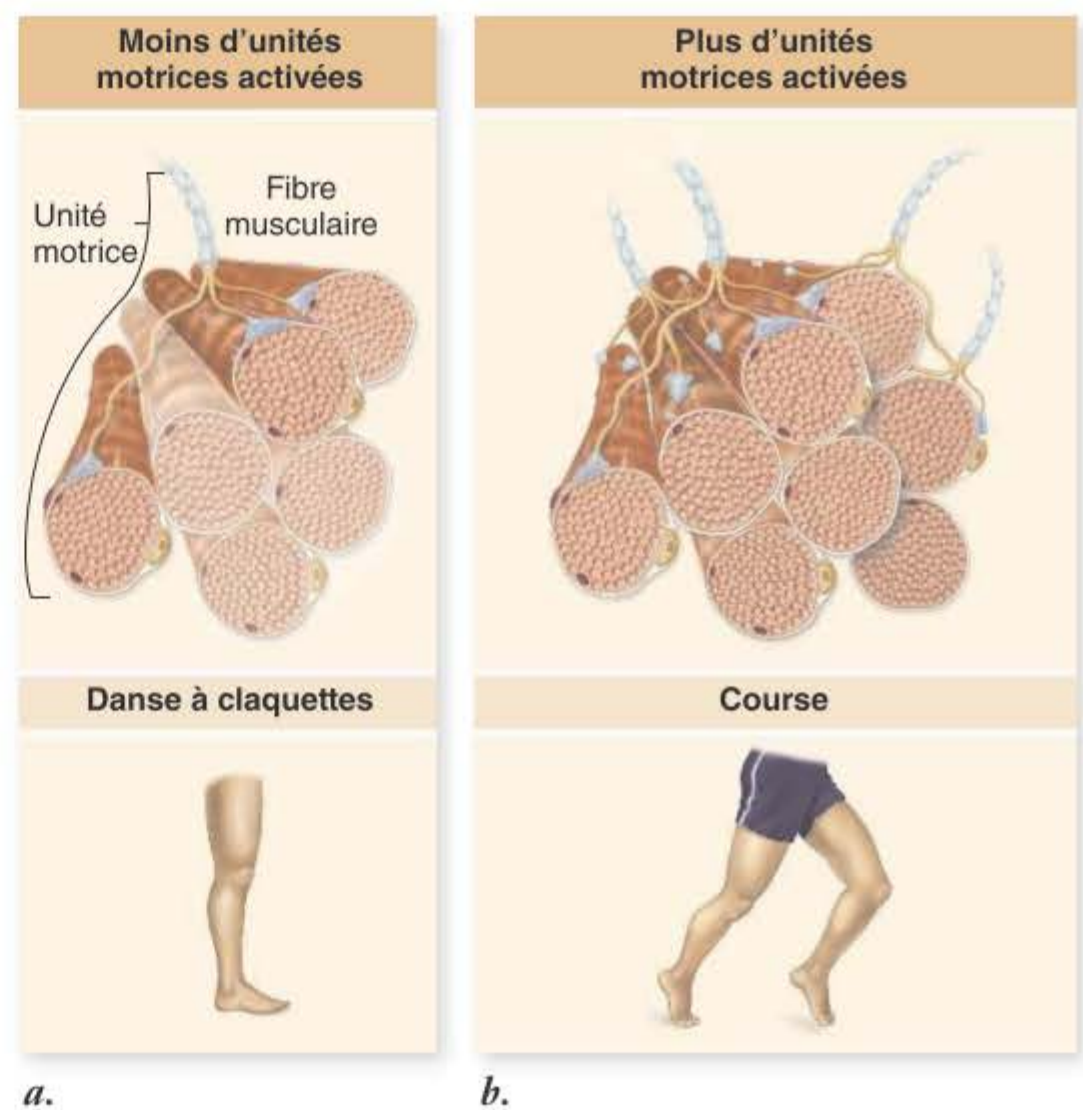


Figure 46.17 Le nombre et la taille des unités motrices. Une unité motrice comprend une motoneurone et toutes les fibres musculaires qu'il innerve. *a.* Des contractions musculaires précises requièrent des unités motrices plus petites. *b.* Les mouvements des grands muscles requièrent des unités motrices plus grandes. Plus il y a d'unités motrices activées, plus forte est la contraction.

force de cette secousse jusqu'à un maximum. Si un second choc électrique est délivré immédiatement après le premier, il produira une seconde secousse qui peut partiellement chevaucher la première. Ce cumul est appelé **sommation** (figure 46.18).

Une fréquence accrue des chocs électriques raccourcit le temps de relaxation entre les secousses, alors que la force de la contraction augmente. Finalement, à une fréquence particulière de stimulation, plus aucune relaxation n'est visible entre les secousses successives. La contraction est uniforme et soutenue, comme durant une contraction musculaire normale. Ce type de contraction est appelé **tétanos**. La maladie du même nom a été appelée de la sorte, car les muscles de la victime restent dans un état pénible de contraction.

Les fibres musculaires squelettiques peuvent être réparties sur base de leur vitesse de contraction en *fibres à contraction lente*, ou *fibres de type I* et en *fibres à contraction rapide* ou *fibres de type II*. Les muscles responsables des mouvements oculaires, par exemple, contiennent une grande proportion de fibres à contraction rapide et atteignent une tension maximale en 7,3 millisecondes (msec) environ ; le muscle soléaire de la jambe, par contre, contient une grande proportion de fibres à contraction lente et n'atteint sa tension maximale qu'après environ 100 msec (figure 46.19).

Fibres à contraction lente

Les **fibres à contraction lente** ont un réseau capillaire dense, de nombreuses mitochondries, des enzymes respiratoires aérobies et une forte concentration de **myoglobine**. Cette protéine est un pigment rouge, semblable à l'hémoglobine des globules rouges, mais sa haute affinité pour l'oxygène améliore l'apport d'oxygène aux fibres à contraction

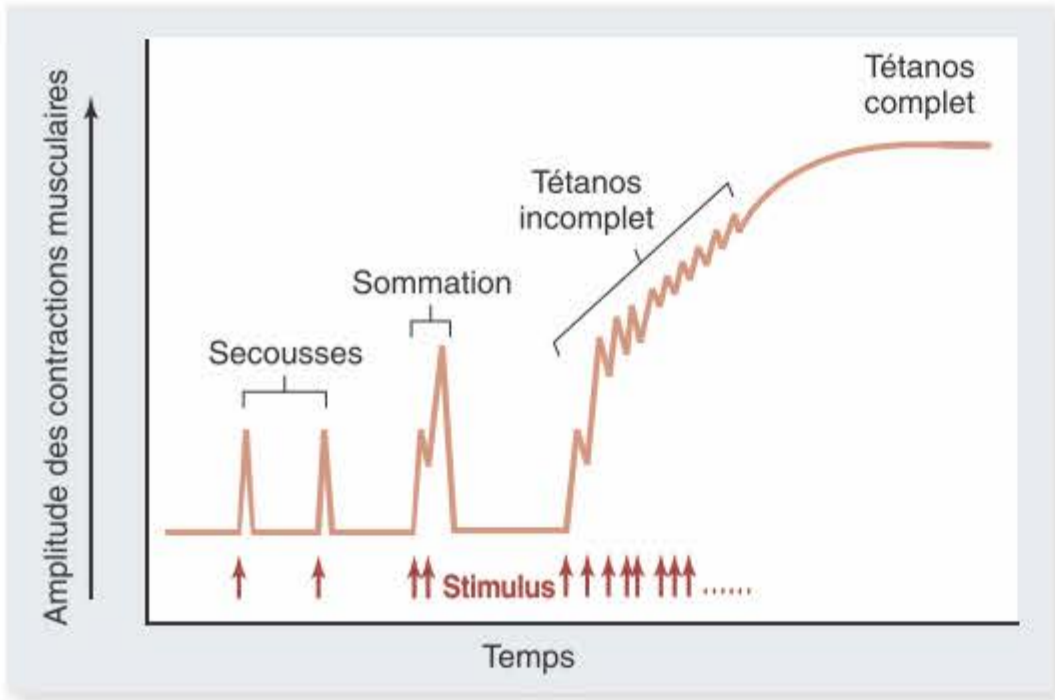


Figure 46.18 Sommeil. Les secousses musculaires isolées, lorsqu'elles s'additionnent, aboutissent à une contraction tétenique soutenue. Ce résultat est obtenu lorsque le muscle est stimulé électriquement ou naturellement par des neurones. La contraction uniforme et soutenue, dite tétenos, est le type normal de contraction musculaire naturelle.

Question Qu'est-ce qui détermine l'amplitude maximale d'une contraction musculaire avec sommation?

lente. En raison de leur contenu élevé en myoglobine, les fibres à contraction lente sont aussi appelées *fibres rouges*. Ces fibres peuvent exercer une activité durant une longue période sans fatigue.

Fibres à contraction rapide

Les **fibres à contraction rapide**, plus épaisses, ont moins de capillaires et de mitochondries que les fibres à contraction lente et pas autant de myoglobine ; c'est pourquoi, ces fibres sont aussi appelées *fibres blanches*. Les fibres à contraction rapide sont adaptées à la respiration anaérobie

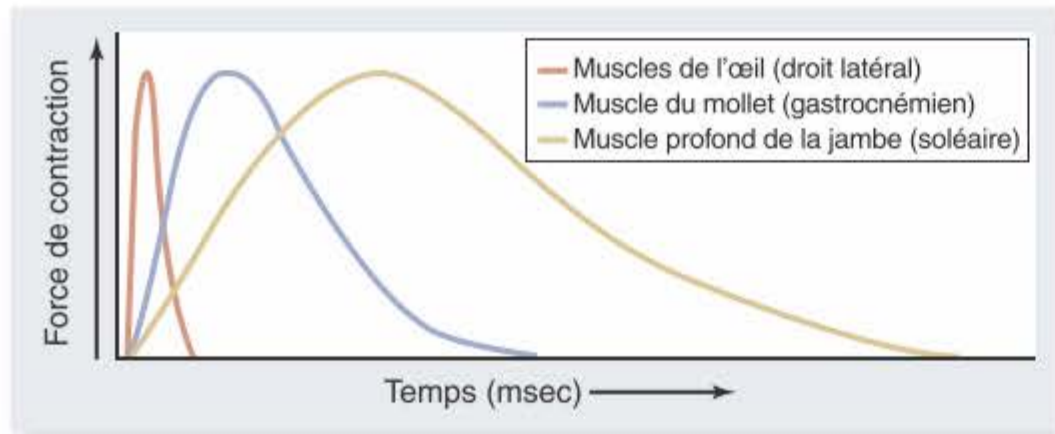


Figure 46.19 Les muscles squelettiques ont des proportions différentes de fibres à contraction rapide et à contraction lente. Les muscles qui font bouger l'œil contiennent surtout des fibres à contraction rapide, tandis que les muscles profonds de la jambe (le soléaire) contiennent une majorité de fibres à contraction lente. Le muscle du mollet (gastrocnémien) a une composition intermédiaire.

Question Comment pourriez-vous déterminer si le muscle du mollet contient un mélange de fibres à contraction rapide et à contraction lente, ou est composé d'une forme intermédiaire de fibres?

en recourant à une importante réserve de glycogène et une haute concentration d'enzymes glycolytiques. La « viande rouge » et la « viande blanche » que l'on trouve dans les poulets et les dindes consistent respectivement en muscles à fibres rouges et fibres blanches. Les fibres à contraction rapide sont adaptées à la génération rapide de puissance et peuvent grossir et fortifier en réponse aux exercices de musculation ; cependant, ils manquent des caractéristiques d'endurance des fibres à contraction lente.

En plus des fibres de type I et de type II, les muscles humains ont aussi une forme intermédiaire de fibres qui sont de contraction rapide mais ont aussi une haute capacité oxydative, et sont ainsi plus résistants à la fatigue. Les exercices d'endurance augmentent la proportion de ces fibres dans les muscles.

En général, les sprinters tendent à avoir plus de fibres à contraction rapide, tandis que les coureurs de fond ont plus de fibres à contraction lente. On retrouve ces différences dans le monde animal. Une comparaison d'espèces étroitement apparentées qui diffèrent dans leur style de vie montre que les espèces qui dépendent de mouvements rapides mais brefs pour capturer leur proie ou échapper aux prédateurs tendent à avoir plus de fibres à contraction rapide, tandis que des espèces étroitement apparentées qui se déplacent plus lentement, mais durant des périodes plus longues ont plus de fibres à contraction lente.

Le métabolisme musculaire change en fonction des besoins

Les muscles squelettiques au repos tirent surtout leur énergie de l'oxydation aérobie des acides gras (voir chapitre 7). Au cours d'un exercice, le glycogène musculaire et le glucose sanguin sont aussi utilisés comme sources énergétiques. L'énergie obtenue par la respiration cellulaire est utilisée pour faire de l'ATP, qui est nécessaire pour l'établissement des ponts durant la contraction musculaire et le retour du Ca^{2+} dans le réticulum sarcoplasmique durant la relaxation musculaire.

Les muscles squelettiques respirent en anaérobie durant les premières 45 à 90 secondes d'un exercice modéré à lourd, puisque le système cardiovasculaire requiert cet intervalle pour augmenter suffisamment l'apport d'oxygène aux muscles qui travaillent. Si l'exercice est modéré, la respiration aérobie contribue pour la majeure partie aux besoins énergétiques du muscle squelettique après les 2 premières minutes d'exercice. Cependant, un exercice plus vigoureux peut requérir plus d'ATP que ne peut en fournir la respiration aérobie ; dans ce cas, la respiration anaérobie continue à fournir de l'ATP.

Pour une personne donnée, le caractère léger, modéré ou intense dépend de sa capacité maximale d'exercice aérobie. Le taux maximal de consommation d'oxygène dans le corps (en respiration aérobie) est appelé *capacité aérobie*. En général, les individus en meilleure condition ont une plus grande capacité aérobie et peuvent donc soutenir un exercice aérobie de haut niveau durant une longue période sans avoir à recourir à la respiration anaérobie.

L'entraînement physique augmente la capacité aérobie et la force musculaire

Par **fatigue musculaire**, on entend une diminution, dépendante du travail fourni, de la capacité d'un muscle de générer une force. La fatigue est très variable et peut avoir plusieurs causes. L'intensité de la contraction ainsi que la durée de la contraction sont impliquées. De plus, la fatigue dépend du métabolisme cellulaire : aérobie ou anaérobie. En cas d'exercice maximal de courte durée, la fatigue a été attribuée pendant

longtemps à l'accumulation d'acide lactique provenant du métabolisme anaérobie. Des données récentes impliquent également une accumulation de phosphate inorganique (P_i) provenant du catabolisme de la créatine, qui se forme aussi durant le métabolisme anaérobie. Au cours d'un exercice de faible intensité, mais de longue durée, la fatigue paraît être due à l'appauvrissement musculaire en glycogène.

Puisque la perte de glycogène musculaire impose une limite à l'exercice, toute adaptation qui épargne le glycogène augmentera l'endurance physique. Les athlètes entraînés ont une proportion accrue d'énergie dérivée de l'oxydation aérobie des acides gras, avec en conséquence une consommation plus lente des réserves musculaires de glycogène. Les athlètes ont aussi une vascularisation musculaire plus importante. Ce flux sanguin accru facilite l'apport d'oxygène et l'élimination de l'acide lactique du muscle actif. Puisque la capacité aérobie des athlètes entraînés à l'endurance est plus élevée que celle des gens non entraînés, les athlètes peuvent effectuer plus d'exercices avant que la fatigue ne se manifeste.

L'entraînement à l'endurance n'augmente pas le volume musculaire. Cette augmentation ne peut être obtenue que par des séances fréquentes d'exercices de forte intensité durant lesquelles les muscles travaillent contre une résistance, par exemple l'exercice avec poids et haltères. Comme résultat de l'entraînement à la résistance, les fibres musculaires de type II (contraction rapide) deviennent plus épaisses à cause de l'augmentation de la taille et du nombre de leurs myofibrilles. L'entraînement avec poids et haltères, dès lors, développe les muscles squelettiques par hypertrophie (augmentation de la taille cellulaire) plutôt que par division et augmentation du nombre de cellules.

Questions d'apprentissage 46.4

Le glissement des myofilaments dans les myofibrilles musculaires est responsable de la contraction ; elle implique une protéine motrice, la myosine, qui établit des ponts avec les fibres d'actine. Le processus de raccourcissement est contrôlé par les ions Ca^{2+} libérés du réticulum sarcoplasmique. Le Ca^{2+} se lie à la troponine, rendant disponibles, dans l'actine, les sites de liaison à la myosine. Les fibres à contraction lente peuvent soutenir une activité durant une période plus longue ; les fibres à contraction rapide utilisent du glycogène pour générer rapidement de la puissance.

- Quels sont les avantages offerts aux fibres à contraction lente par une augmentation de la myoglobine et des mitochondries ?

46.5 Modes de locomotion animale

Objectifs

1. Décrire comment la friction et la gravité affectent la locomotion.
2. Décrire comment les ailes permettent l'envol.
3. Expliquer comment l'évolution a façonné les structures servant à la locomotion.

Parmi les organismes multicellulaires, les animaux se singularisent par leur aptitude à se déplacer. La locomotion requiert à la fois un mécanisme propulseur et un mécanisme de contrôle. Les animaux utilisent de nombreux mécanismes propulseurs différents, la plupart impliquant la contraction musculaire pour générer la force nécessaire. La fréquence, la puissance et la localisation des contractions dépendent du système nerveux, qui les déclenche et les contrôle. Chez les grands animaux, on distingue la *locomotion appendiculaire*, qui est assurée par des appendices mobiles, et la *locomotion axiale*, qui dépend des mouvements du corps lui-même, le déplacement pouvant se faire dans ce cas par ondulation, impulsion ou vague péristaltique.

Alors que la locomotion animale existe sous de nombreuses formes différentes, le principe général reste très semblable dans tous les groupes. Les contraintes physiques au mouvement, la gravité et la friction, sont les mêmes dans chaque milieu ; elles ne diffèrent que d'intensité.

Pour se mouvoir dans l'eau, il faut surmonter les forces de friction

Pour les animaux nageurs, la densité de l'eau réduit l'effet de la gravité. La force principale retardant le mouvement vers l'avant est la friction, d'où l'importance de la forme du corps afin de réduire la force nécessaire à la propulsion dans l'eau.

Certains invertébrés marins progressent en utilisant la propulsion hydraulique. Par exemple, les pétoncles referment leurs coquilles en les claquant brusquement, tandis que les calmars et les pieuvres expulsent l'eau comme le fait une moto aquatique (chapitre 34).

Par contre, de nombreux invertébrés aquatiques et tous les vertébrés aquatiques nagent, ce qui implique que le corps ou des appendices doivent prendre appui sur l'eau. Les anguilles ou les serpents marins nagent en faisant onduler tout leur corps (figure 46.20a). Le mouvement ondulatoire qui caractérise le mode de natation de l'anguille est créé par des vagues de contractions qui alternent entre les musculatures axiales

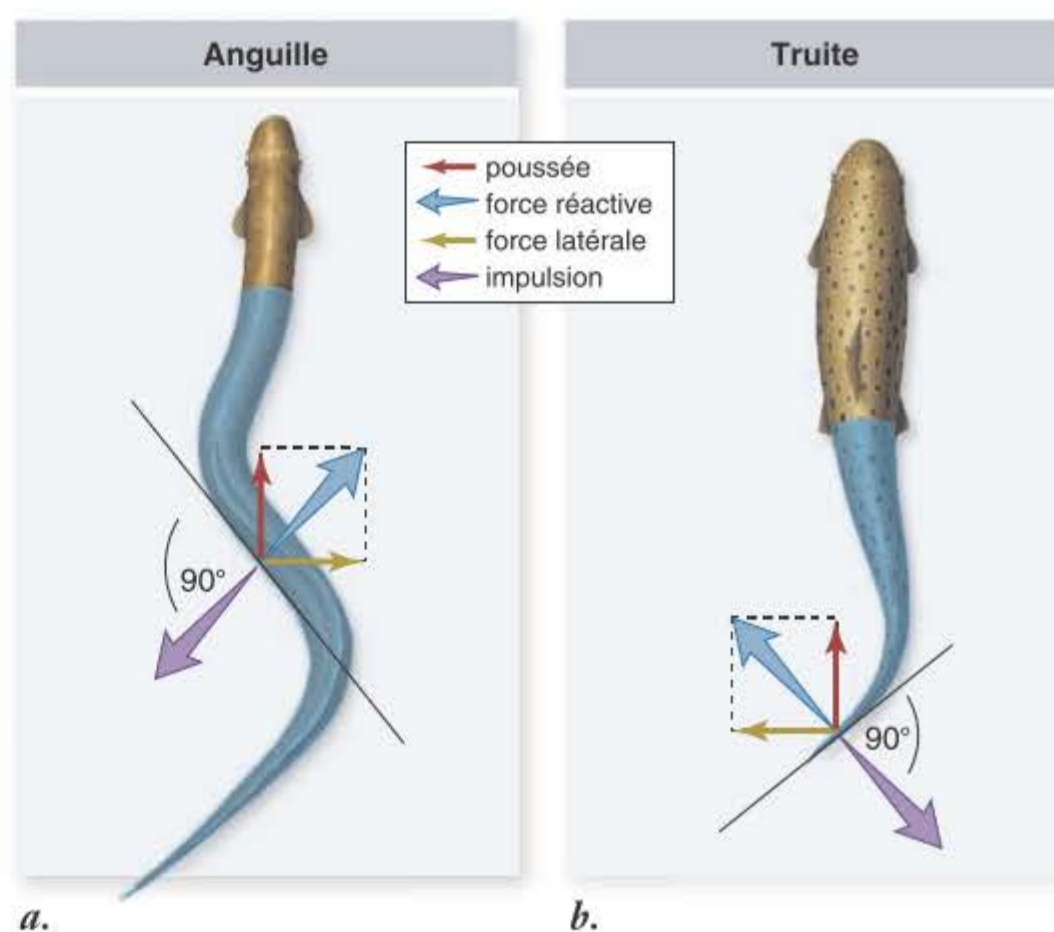


Figure 46.20 Mouvements natatoires des poissons. *a.* Une anguille prend appui sur l'eau avec tout son corps, tandis que *(b.)* une truite ne le fait qu'avec la moitié postérieure.

gauche et droite. Comme chaque segment du corps s'appuie successivement sur l'eau, la vague motrice propulse l'anguille vers l'avant.

D'autres types de poisson utilisent des mécanismes semblables à celui de l'anguille, mais le mouvement ondulatoire se limite à la partie postérieure du corps (figure 46.20b). Cela permet une spécialisation considérable de l'extrémité frontale du corps, sans perdre de la force de propulsion. Des reptiles, comme les alligators, nagent de la même manière en utilisant les ondulations de leur queue.

Au cours de l'évolution, les baleines et d'autres mammifères marins, comme les lions de mer, sont revenus à un mode de vie aquatique (figure 21.12) et ont acquis, de manière convergente, une forme semblable de locomotion. Comme les poissons, les mammifères marins nagent aussi par ondulations corporelles, mais au contraire des poissons, les ondes vont du haut vers le bas et non latéralement. Cette différence illustre comment l'histoire évolutive peut conditionner les changements évolutifs subséquents. La colonne vertébrale mammalienne est structurée de manière différente de celle d'un poisson ; ce qui l'a enraidie et lui laisse peu de souplesse dans les mouvements latéraux. C'est pourquoi, lorsque l'ancêtre des baleines a repris une vie aquatique, il a acquis un mode de natation consistant en flexions dorsales et ventrales.

De nombreux vertébrés tétrapodes terrestres nagent, habituellement au moyen des mouvements de leurs membres. La plupart des oiseaux qui nagent, comme les canards et les oies, se propulsent en battant l'eau de leurs pattes, qui se terminent typiquement par des pieds palmés. Les grenouilles et la plupart des mammifères marins nagent également avec leurs membres postérieurs et ont des pieds palmés. Chez les vertébrés tétrapodes qui nagent avec leurs pattes antérieures, ces membres sont habituellement transformés en nageoires, ce qui leur permet de progresser par traction c'est le cas par exemple des tortues marines, des manchots et des otaries à fourrure ; ils semblent « voler » dans l'eau en recourant à des mouvements très semblables à ceux utilisés par des animaux adaptés au vol aérien.

La locomotion terrestre est confrontée surtout à la gravité

L'air est un milieu beaucoup moins dense que l'eau, et donc les forces de frottement contrant le mouvement sur la terre ferme sont beaucoup moindres que dans l'eau. C'est la lutte contre la force de gravité qui est le plus grand défi auquel sont confrontés les organismes non aquatiques, qui doivent se déplacer sur terre ou voler dans les airs.

Les trois grands groupes d'animaux terrestres, les mollusques, les arthropodes et les vertébrés, se déplacent sur le sol chacun de manière différente.

La locomotion des mollusques est beaucoup plus lente que celle des autres groupes. Les escargots, les limaces et autres mollusques terrestres secrètent une coulée de mucus sur laquelle ils glissent en se poussant au moyen de leur pied musculeux.

Seuls les vertébrés et les arthropodes (insectes, araignées et crustacés) ont développé un moyen de locomotion terrestre rapide. Dans les deux groupes, le corps est soulevé et propulsé vers l'avant par une poussée sur le sol exercée par un ensemble d'appendices articulés, les pattes.

Bien que les animaux puissent se déplacer sur deux ou plus de cent pattes, certains principes généraux guident la locomotion terrestre. Puisque les

pattes assurent à la fois le soutien et la propulsion, il est important que la séquence des mouvements n'amène pas le centre de gravité en dehors de la zone de soutien des pattes, à moins que ce déséquilibre ne soit de courte durée. Autrement, l'animal tomberait. La nécessité de maintenir la stabilité détermine la séquence des mouvements des pattes ; elle est semblable chez les vertébrés et les arthropodes.

Les différences apparentes dans les allures de marche de ces deux groupes sont liées au fait qu'ils n'ont pas le même nombre de pattes. Les vertébrés marchent sur deux ou quatre pattes, alors que les arthropodes en ont six ou plus. Disposer de nombreuses pattes augmente la stabilité au cours de la locomotion, mais paraît réduire la vitesse maximale.

L'allure de la marche de tous les quadrupèdes, des salamandres à la plupart des mammifères, est fondamentalement celle-ci : patte gauche postérieure, droite antérieure, droite postérieure, gauche antérieure. Les vitesses de course les plus élevées des mammifères quadrupèdes, comme le galop d'un cheval, impliquent que l'animal puisse n'être supporté que par une seule patte ou même par aucune. En effet, chez les mammifères, la structure du squelette axial et appendiculaire s'est adaptée en manière telle que ces animaux puissent courir par sauts successifs.

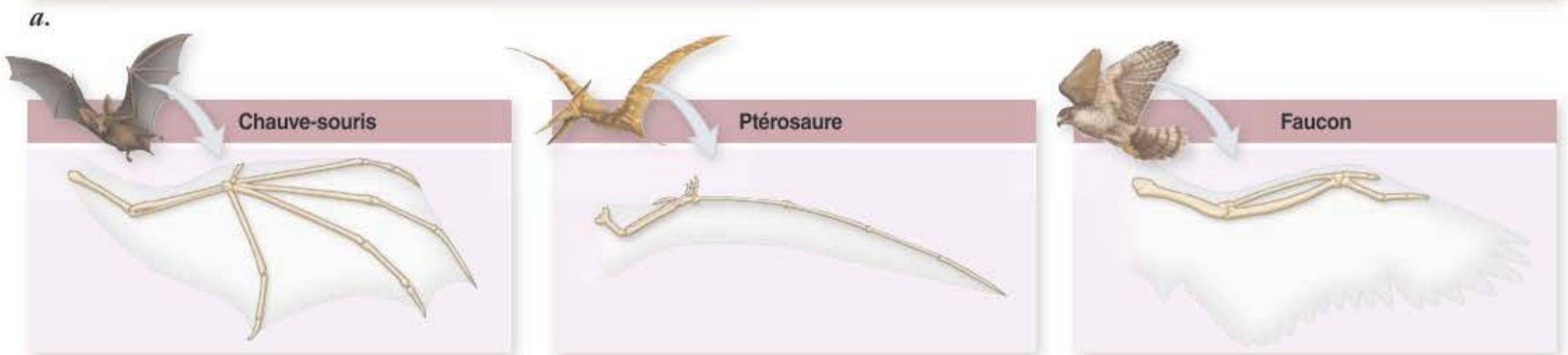
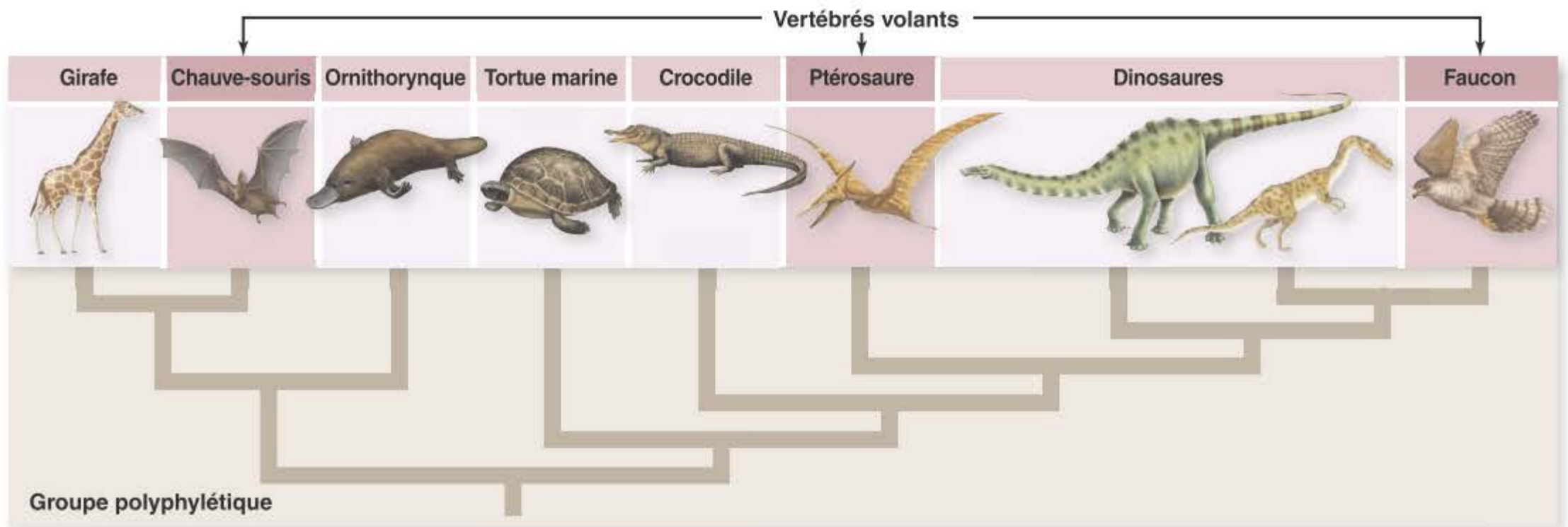
Des vertébrés, comme les kangourous, les lapins et les grenouilles, sont des sauteurs efficaces (figure 46.21). Cependant, parmi les animaux sauteurs, ce sont les insectes qui sont les vrais champions olympiques. De nombreux insectes comme les criquets, ont d'énormes muscles des pattes, et certains petits insectes peuvent sauter à des hauteurs 100 fois supérieures à la longueur de leur corps.

Voler c'est prendre appui sur l'air

Le vol est un exemple classique d'évolution convergente, qui a eu lieu à quatre reprises de manière indépendante, une première fois chez les insectes et trois fois chez les vertébrés (figure 46.22a). Chez les trois vertébrés volants, les membres antérieurs ont acquis une structure d'aile, mais les transformations ont eu lieu de différentes manières, ce qui illustre comment la sélection naturelle peut parfois créer des structures similaires en passant par des voies évolutives différentes (figure 46.22b). Chez les oiseaux et les ptérosaures (un groupe éteint de reptiles qui s'est développé en même temps que les dinosaures), l'aile est construite sur un seul support, mais chez les oiseaux, il est l'allongement du radius, du cubitus et des os du poignet, tandis que chez les ptérosaures, il est un



Figure 46.21 Les animaux qui sautent ou bondissent se servent de leurs pattes postérieures pour se propulser en l'air. Les puissants muscles des pattes de cette grenouille lui permettent de bondir d'une position accroupie au décollage en 100 millisecondes environ.



b.

Figure 46.22 Évolution convergente des ailes chez les vertébrés. Les ailes ont évolué de manière indépendante chez les oiseaux, les chauves-souris et les ptérosaures, dans chaque cas, par élongation des différents éléments des membres antérieurs.

allongement de l'os du quatrième doigt. En revanche, chez les chauves-souris, l'aile est soutenue par plusieurs os, chacun étant un os de doigt allongé. Une deuxième différence est que les ailes des chauves-souris et des ptérosaures sont composées d'une membrane formée à partir de la peau, tandis que les oiseaux utilisent des plumes, qui sont des adaptations des écailles de reptiles

Dans tous les groupes, les mécanismes du vol actif sont très semblables. La propulsion est assurée par la poussée des ailes sur l'air, ce qui fournit suffisamment de portance pour maintenir les insectes en l'air. Les vertébrés, étant plus grands, ont besoin de plus de portance, ce qu'ils obtiennent par des ailes dont la surface supérieure est plus convexe (vue en coupe) que l'inférieure. Puisque l'air parcourt une distance plus longue sur la surface supérieure, il se déplace plus vite. Un fluide comme l'air diminue sa pression interne d'autant plus que son mouvement est rapide. Aussi, la pression est moindre au-dessus de l'aile et plus forte au-dessous. Le principe est le même que celui appliqué dans la conception des ailes d'avion.

Chez les oiseaux et la plupart des insectes, le battement des ailes est obtenu par la contraction alternative des muscles extenseurs (élevateurs) et des muscles fléchisseurs (abaisseurs). Quatre ordres d'insectes (entre autres ceux qui comprennent les mouches, les moustiques, les guêpes, les abeilles et les coléoptères) battent des ailes à une fréquence de 100 à plus de 1 000 fois par seconde, ce qui est plus rapide que le rythme des impulsions successives transmises par les nerfs !

Chez ces insectes, les muscles responsables du vol ne sont pas attachés aux ailes mais bien à la paroi rigide du thorax, que leurs contractions déforment vers l'intérieur ou l'extérieur. On explique la vitesse de

ces battements par le fait que la contraction d'un groupe étire l'autre, ce qui déclenche sa contraction sans attendre l'arrivée d'une impulsion nerveuse.

À côté du vol actif, plusieurs espèces ont acquis des structures qui consistent en lambeaux cutanés. Ceux-ci augmentent la surface, ralentissent la vitesse de descente et permettent ainsi de planer sur de longues distances. Chez les animaux planeurs, cette aptitude s'est développée de plusieurs manières, notamment par des volets cutanés le long du corps chez les écureuils volants, les serpents et les lézards ; des palmures entre les orteils chez les grenouilles, et l'acquisition par certains lézards de côtes qui s'étendent au-delà de la paroi du corps et qui sont reliées par la peau qui peut s'étendre de manière à former une grande surface propice au vol plané.

Questions d'apprentissage 46.5

La locomotion est confrontée à la friction et à la pression imposées par l'eau, l'air ou le sol sur des parties du corps, souvent des appendices. Marcher, courir et voler requièrent de supporter le corps contre l'attraction terrestre. Le vol est obtenu quand une différence de pression entre les flux d'air au-dessus et au-dessous des ailes crée une portance. Les modes de locomotion ont évolué de façon convergente plusieurs fois en des structures homologues ou non homologues.

- De quelles façons la locomotion par bonds successifs serait plus avantageuse que les mouvements alternés des jambes ?

46.1 Types de système squelettique

Les squelettes hydrostatiques utilisent la pression de l'eau à l'intérieur d'une cavité corporelle.

Par des contractions musculaires, les vers de terre pressent un liquide dans différentes parties du corps, ce qui permet le mouvement (figure 46.1).

Les exosquelettes consistent en une enveloppe extérieure rigide.

L'exosquelette, composé de chitine dure, doit être remplacé par un plus grand pour que l'organisme puisse croître (figure 46.2a).

Les endosquelettes sont composés de structures internes dures.

Les endosquelettes des vertébrés sont des tissus conjonctifs vivants qui peuvent être minéralisés par du phosphate de calcium (figure 46.2b).

46.2 Un examen plus détaillé des os

Les os peuvent être classés sur base de deux modes de développement.

Au cours du développement intramembraneux, l'os se forme dans une couche de tissu conjonctif (figure 46.3). Dans le développement endochondral, l'os remplit un modèle cartilagineux.

Les ostéoblastes assurent le développement osseux ; les ostéocytes proviennent des ostéoblastes ; les ostéoclastes décomposent et résorbent l'os.

Les os croissent par allongement et élargissement. Le cartilage restant après le développement des épiphyses sert de tampon entre les surfaces osseuses (figure 46.4).

La structure osseuse peut inclure des vaisseaux sanguins et des nerfs.

Chez les oiseaux et les poissons, l'os est avasculaire et essentiellement acellulaire. Chez les vertébrés, l'os contient des cellules osseuses, des capillaires sanguins et des nerfs réunis dans les systèmes de Havers.

Les os se remodelent en fonction de leur usage ou de leur désuétude.

La structure osseuse peut s'épaissir ou s'amincir selon l'utilisation et les forces imposées à l'os (figure 46.5).

46.3 Les mouvements articulaires et squelettiques

On distingue différents types d'articulation sur base de la mobilité.

L'articulation sphérique peut exécuter des mouvements dans toutes les directions ; l'articulation charnière ne peut exécuter qu'un seul type de mouvement ; l'articulation à glissement coulisse, assurant stabilité et flexibilité, et l'articulation à mouvements combinés permet la rotation et le glissement (figure 46.7).

Les muscles squelettiques mobilisent les os à hauteur des articulations.

Les muscles s'attachent au périoste directement ou par l'intermédiaire d'un tendon. Les muscles squelettiques sont disposés en paires antagonistes dont les mouvements s'opposent (la figure 46.8).

46.4 Contraction musculaire

Les fibres musculaires se contractent lorsque des filaments superposés glissent l'un sur l'autre.

Les différentes bandes des myofibrilles visibles au microscope correspondent à divers degrés de chevauchement des filaments d'actine et de myosine

(figure 46.10). Le muscle se contracte lorsque les filaments d'actine et de myosine forment des ponts et glissent l'un par rapport à l'autre.

La tête globulaire de la myosine forme un pont avec l'actine lorsque l'ATP est hydrolysé en ADP et P_i. Lors du pontage, elle tire le filament mince vers le centre du sarcomère. La tête se lie alors à une nouvelle molécule d'ATP, et se détache de l'actine (figure 46.14).

La contraction musculaire dépend de la libération de l'ion calcique à la suite de l'impulsion nerveuse.

La tropomyosine, attachée à l'actine par la troponine, bloque la formation d'un pont. La stimulation nerveuse libère le calcium du réticulum sarcoplasmique dans le cytosol, et la formation d'un complexe troponine-calcium déplace la tropomyosine, ce qui permet la formation d'un pont (les figures 46.15, 46.16).

Les unités motrices sont composées d'un seul neurone moteur et de toutes les fibres musculaires innervées par les ramifications neuronales (figure 46.17).

Les deux types principaux de fibre musculaire se distinguent par leur vitesse de contraction, lente ou rapide.

Une secousse est l'intervalle entre la contraction et la relaxation d'une seule stimulation musculaire. Une sommation se produit quand une deuxième secousse chevauche la première. L'absence de relaxation entre les contractions est appelée téтанos (figure 46.18).

Les deux principaux types de fibre musculaire squelettique sont les fibres à contraction lente (endurance) et les fibres à contraction rapide (puissance).

Le métabolisme musculaire change en fonction des besoins.

Au repos, les muscles squelettiques tirent l'énergie du métabolisme des acides gras. Lorsqu'ils sont actifs, l'énergie provient du glucose et du glycogène.

La fatigue d'un muscle, qui survient en fonction de son utilisation, est une diminution de sa capacité à générer de la force

L'entraînement en endurance n'augmente pas la taille du muscle ; l'exercice intensif contre résistance augmente le volume musculaire (hypertrophie).

46.5 Modes de locomotion animale

Pour se mouvoir dans l'eau, il faut surmonter les forces de friction.

Certains vertébrés aquatiques se déplacent par poussée de tout ou partie du corps contre l'eau. De nombreux vertébrés se propulsent par ondulation du corps ou de la queue, mais d'autres utilisent leurs membres (figure 46.20).

La locomotion terrestre est confrontée surtout à la gravité.

Pour se déplacer, la plupart des animaux terrestres doivent d'abord soulever leur corps du sol, sur lequel ils peuvent alors prendre appui au moyen d'appendices. Les animaux terrestres qui marchent ou courent utilisent fondamentalement les mêmes mécanismes de locomotion.

Voler c'est prendre appui sur l'air.

En poussant l'air vers le bas, les ailes assurent la propulsion. La portance chez les grands animaux est créée par une différence de pression entre le flux d'air au-dessus et au-dessous d'ailes convexes.

Afin de permettre aux animaux de voler ou planer, une évolution convergente a conduit au même résultat par différentes voies.

COMPRÉHENSION

- Un exosquelette diffère d'un endosquelette par un de ces caractères :
 - un exosquelette est rigide et un endosquelette est flexible.
 - un endosquelette ne se trouve que chez les vertébrés.
 - un exosquelette est composé de calcium, et un endosquelette est fait de chitine.
 - un exosquelette est externe aux tissus mous et un endosquelette est interne.
- Les vers utilisent un squelette hydrostatique pour se déplacer. Comment font-ils cela ?
 - Leurs os sont remplis d'eau, qui donne son poids au squelette.
 - Le changement dans la structure du corps est causé par la contraction de muscles comprimant le liquide aqueux du corps.
 - Les muscles contiennent des vacuoles qui, lorsqu'elles sont remplies d'eau, constituent une structure interne rigide.
 - Le terme hydrostatique se réfère simplement à l'environnement humide. Ils génèrent des mouvements comme les arthropodes le font.
- Vous prenez des radiographies de deux individus. Ray a été un haltérophile et a fait de la musculation depuis 30 ans ; Ben a mené principalement une vie sédentaire. Quelles différences vous attendez-vous à trouver dans leurs radiographies ?
 - Pas de différence, car ils ont tous deux des os plus épais qu'une personne plus jeune en raison d'un épaissement osseux naturel avec l'âge.
 - Pas de différence, car le style de vie n'a pas d'incidence sur la densité osseuse.
 - Ray aura des os plus épais en raison du remodelage lié aux contraintes physiques.
 - Ben aura des os plus épais parce qu'un mode de vie sédentaire favorise l'accumulation de l'os comme celle du tissu adipeux.
- Lequel des énoncés suivants décrit le mieux le mécanisme de la contraction musculaire par glissement de filaments ?
 - Les filaments d'actine et de myosine ne raccourcissent pas, mais glissent l'un sur l'autre.
 - Les filaments d'actine et de myosine raccourcissent et glissent l'un sur l'autre.
 - Comme ils glissent les uns sur les autres, les filaments d'actine raccourcissent, mais les filaments de myosine ne raccourcissent pas.
 - Comme ils glissent les uns sur les autres, les filaments de myosine raccourcissent, mais les filaments d'actine ne raccourcissent pas.
- Les neurones moteurs stimulent la contraction musculaire par la libération de
 - Ca²⁺.
 - ATP.
 - acétylcholine.
 - hormones.
- Lequel des énoncés suivants sur le métabolisme musculaire est faux ?
 - Les muscles squelettiques au repos obtiennent la plus grande partie de leur énergie du glycogène musculaire et de la glycémie.
 - L'ATP peut être rapidement obtenu par combinaison de l'ADP avec le phosphate provenant du phosphate de créatine.
 - L'intensité de l'exercice est liée au taux maximal de consommation d'oxygène.
 - L'ATP est nécessaire pour ramener le Ca²⁺ dans le réticulum sarcoplasmique.

APPLICATION

- L'os se développe par l'un des deux mécanismes dépendant de la charpente sous-jacente. Quelle paire décrit correctement ces mécanismes ?
 - Intramembranaire et extramembranaire
 - Endochondral et exochondral
 - Extramembranaire et exochondral
 - Endochondral et intramembranaire
- Vous avez identifié une maladie de stockage du calcium chez des rats. Comment cette incapacité à stocker le Ca²⁺ affecte-t-elle la contraction musculaire ?
 - Le Ca²⁺ serait incapable de se lier à la tropomyosine, qui permet le déplacement de la troponine et de révéler des sites de liaison pour l'établissement des ponts.
 - Le Ca²⁺ serait incapable de se lier à la troponine, qui permet le déplacement de la tropomyosine et de révéler des sites de liaison pour l'établissement des ponts.
 - Le Ca²⁺ serait incapable de se lier à la tropomyosine, ce qui permet à la troponine de libérer de l'ATP.
 - Le Ca²⁺ serait incapable de se lier à la troponine, ce qui permet à la tropomyosine de libérer de l'ATP.
- Comment les muscles déplacent votre main à travers l'espace ?
 - Par contraction
 - En se fixant sur deux os unis par une articulation
 - Par allongement
 - a et b sont corrects
- Comment les ostéocytes peuvent-ils survivre dans l'os ?
 - Les os ne sont composés que de cellules mortes ou dormantes.
 - Les canaux de Havers sont des structures osseuses qui contiennent des vaisseaux sanguins qui alimentent les ostéocytes.
 - Les ostéocytes ont des extensions membraneuses qui sortent de l'os et leur permettent d'échanger diverses substances avec les liquides environnants.
 - Les os sont creux en leur milieu et la basse pression y attire le liquide du sang qui nourrit les ostéocytes.
- Se propulser sous l'eau au moyen des membres antérieurs ressemble au vol aérien, car
 - les oiseaux constituent la seule classe de vertébrés qui comprend des espèces capables des deux modes de déplacement.
 - les deux modes de déplacement impliquent des mouvements de coordination des membres antérieurs et des membres postérieurs.
 - les deux modes de déplacement doivent contrer des forces de friction importantes.
 - les deux modes de déplacement doivent contrer la pesanteur en prenant appui sur l'air ou sur l'eau.

6. Si un médicament inhibe la libération d'ACh, que va-t-il arriver ?
 - a. L'activation des motoneurones somatiques sera impossible.
 - b. Les impulsions des neurones moteurs somatiques ne déclencheront pas la contraction des fibres musculaires.
 - c. Les molécules de myosine ne parviendront pas à libérer de l'ADP.
 - d. Un influx d'ions sodium dépolarisera la membrane des cellules musculaires.

RÉVISION

1. Vous concevez un véhicule d'exploration de l'espace destiné à être utilisé sur une planète avec une gravité plus forte que celle de la terre. Si vous aviez le choix entre un squelette hydrostatique ou un exosquelette, lequel choisiriez-vous ? Pourquoi ?
2. Vous commencez à courir aussi vite que vous le pouvez. Ensuite, vous adoptez une allure que vous pouvez facilement maintenir. Comment les sources d'énergie utilisées par vos muscles squelettiques changent-elles au cours de ce ralentissement ? Pourquoi ?
3. Le gaz neurotoxique, le méthylfluorophosphonate d'isopropyle (sarin), inhibe l'enzyme acétylcholinestérase, nécessaire à la décomposition de l'acétylcholine. Sur la base de cette information, quelles sont les effets probables de ce gaz neurotoxique sur la fonction musculaire ?
4. Si la sélection naturelle favorise l'acquisition d'ailes chez différents types de vertébrés, pourquoi ne pas produire des structures qui ont été construites de la même manière ?