

# Les mécanismes sensoriels et moteurs chez les animaux

# 50



## VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 50.1** À quoi donc sert ce nez en forme d'étoile ?

## CONCEPTS CLÉS

- 50.1** Les récepteurs sensoriels convertissent l'énergie d'un stimulus en signaux qu'ils transmettent au système nerveux central
- 50.2** Les mécanorécepteurs associés à l'audition et à l'équilibre perçoivent le mouvement des liquides et le dépôt des particules
- 50.3** Les divers récepteurs visuels des animaux font appel à des pigments photorécepteurs
- 50.4** Les sens du goût et de l'odorat font appel à des groupes similaires de récepteurs sensoriels
- 50.5** La fonction musculaire repose sur l'interaction physique de filaments protéiques
- 50.6** Le squelette transforme la contraction musculaire en locomotion

## Les sensations et les réactions

Le condylure étoilé (*Condylura cristata*), ou taupes à nez étoilé, habite les tunnels qu'il creuse dans les terres humides de la partie est de l'Amérique du Nord. Pratiquement aveugle, ce condylure est toutefois un prédateur incroyablement habile, capable de détecter et de dévorer sa proie en aussi peu que 120 millisecondes (ms) ! S'il chasse aussi bien, c'est notamment grâce aux 11 paires d'appendices qui prolongent son museau et forment l'étoile rose très proéminente qui lui tient lieu de nez (**figure 50.1**). Même si ses appendices nasaux ressemblent à des doigts, le condylure ne s'en sert pas plus pour saisir des objets que pour détecter des odeurs. En fait, ce sont des organes hautement spécialisés dans le toucher : juste en dessous de la surface se trouvent quelque 25 000 récepteurs tactiles, soit plus qu'il n'y en a dans toute votre main. Environ 100 000 neurones transmettent l'information tactile du nez du condylure à son encéphale.

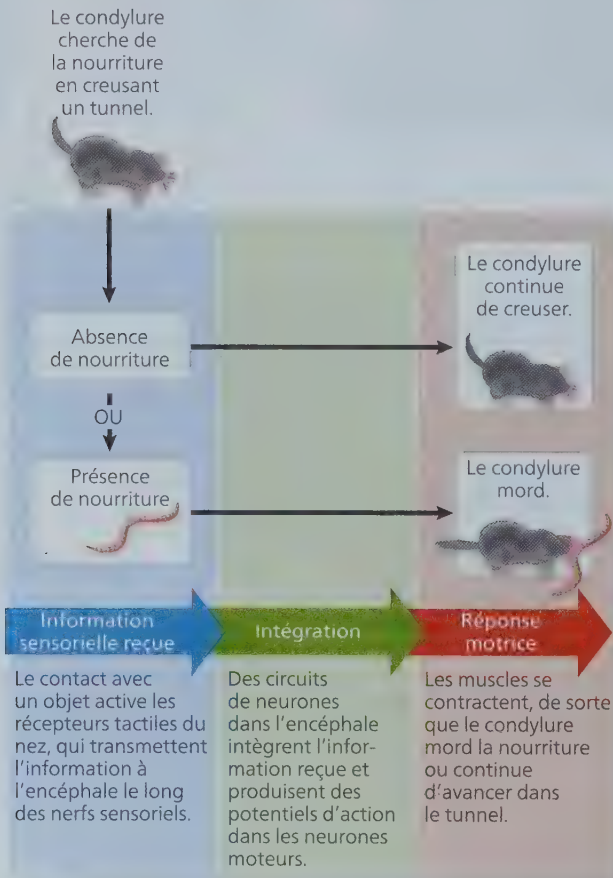
La détection et le traitement de l'information sensorielle, ainsi que la transmission de commandes de réactions motrices, constituent les bases physiologiques du comportement animal. Dans le présent chapitre, nous examinerons les mécanismes sensoriels et moteurs de différents groupes d'invertébrés et de vertébrés. Nous étudierons d'abord les mécanismes sensoriels qui transmettent à l'encéphale l'information relative aux milieux interne et externe. Nous verrons ensuite la structure et la fonction du squelette et des muscles qui effectuent les mouvements commandés par l'encéphale et la moelle épinière. Pour finir, nous verrons en détail divers mécanismes responsables du mouvement chez les animaux. Nous serons alors prêts pour l'étude du comportement animal, au chapitre 51.

## Les récepteurs sensoriels convertissent l'énergie d'un stimulus en signaux qu'ils transmettent au système nerveux central

Tous les processus sensoriels commencent par des stimulus, et tous les stimulus représentent une forme d'énergie. Un récepteur sensoriel convertit l'énergie du stimulus en une modification du potentiel de membrane et régule ainsi la transmission de potentiels d'action au système nerveux central (SNC). Le découpage de cette information par le SNC produit une sensation.

Lorsque le système nerveux reçoit et traite un stimulus, il peut se produire une réponse motrice. Un réflexe, par exemple le réflexe patellaire illustré à la figure 49.7, est un des circuits stimulus-réponse les plus simples. Mais ce n'est pas le cas de nombre de comportements dont l'information sensorielle qui les commande est soumise à un traitement plus élaboré. Par exemple, pensons à la façon dont le condylure creuse des tunnels dans le sol pour trouver de la nourriture (figure 50.2). Quand son museau entre en contact avec un objet, les récepteurs tactiles de son nez sont activés et transmettent à l'encéphale l'information

▼ **Figure 50.2** Une voie de réponse simple: la recherche de nourriture par le condylure.



sensorielle concernant l'objet (s'il bouge, par exemple). Des circuits de l'encéphale intègrent alors l'information et amorcent l'une des deux voies de réponse, selon qu'il s'agit ou non de nourriture. Si le condylure détecte une proie ou quelque chose d'autre à manger, son encéphale envoie des commandes de réactions motrices aux muscles squelettiques et les mâchoires de l'animal mordent la nourriture. S'il s'agit d'autre chose, les commandes motrices envoyées par l'encéphale font que l'animal continue de creuser son tunnel.

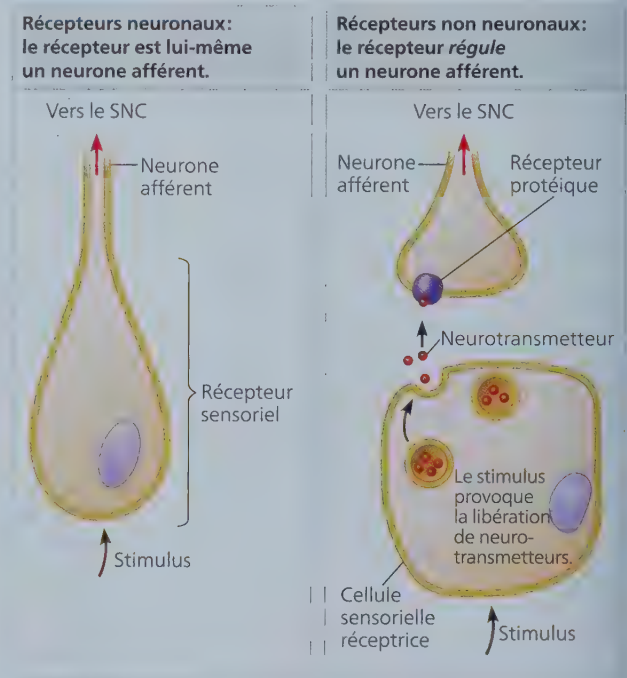
À la lumière de cette introduction, nous allons maintenant aborder l'organisation et l'activité générales des systèmes sensoriels des animaux. Nous nous concentrerons sur les quatre fonctions fondamentales des voies sensorielles : la réception, la transduction, la transmission et la perception.

### La réception sensorielle et la transduction

Une voie sensorielle commence par la **réception sensorielle**, c'est-à-dire par la détection d'un stimulus par les cellules sensorielles. Chaque cellule sensorielle est soit un neurone spécialisé, soit une cellule non neuronale qui régule un neurone (figure 50.3). Certaines agissent individuellement, tandis que d'autres agissent en groupe à l'intérieur d'organes sensoriels tels que le nez étoilé du condylure de la figure 50.1.

Le terme **récepteur sensoriel** désigne une cellule sensorielle ou un organe sensoriel ainsi que la structure cellulaire qui détecte les stimulus. Certains récepteurs sensoriels perçoivent les stimulus provenant du milieu interne, comme la pression artérielle ou la position du corps. D'autres récepteurs perçoivent les stimulus provenant du milieu extérieur, tels que la chaleur, la lumière, la pression et la présence de certaines substances chimiques. Plusieurs de ces récepteurs peuvent détecter la plus

▼ **Figure 50.3** Les catégories de récepteurs sensoriels.



infime unité de stimulus possible. Ainsi, la majorité des récepteurs de lumière sont capables de détecter un seul quantum de lumière (photon).

Les animaux utilisent un grand éventail de récepteurs pour détecter la vaste gamme de stimulus possibles, mais l'effet est le même dans tous les cas : l'ouverture ou la fermeture des canaux ioniques. Le déplacement d'ions qui en résulte de part et d'autre de la membrane modifie le potentiel de membrane. La modification du potentiel de membrane se nomme **potentiel de récepteur**, tandis que la conversion de l'énergie physique ou chimique d'un stimulus en une modification du potentiel de membrane d'un récepteur sensoriel porte le nom de **transduction du signal sensoriel**. Les potentiels de récepteur sont des potentiels gradués, car leur amplitude varie en fonction de l'intensité du stimulus.

## La transmission

L'information sensorielle circule dans le système nerveux sous forme de potentiels d'action. Ces potentiels sont produits soit directement par des récepteurs sensoriels formés de neurones dont les axones se rendent jusqu'au SNC (voir la figure 50.3), soit indirectement par les récepteurs sensoriels non neuronaux qui acheminent l'information à des neurones sensoriels (afférents) par l'intermédiaire de synapses chimiques. Comme la signalisation chimique modifie la vitesse à laquelle les neurones afférents produisent les potentiels d'action, l'information sensorielle arrive au cerveau au SNC sous forme de potentiels d'action.

Le potentiel de récepteur est d'autant plus grand que le stimulus est intense. Lorsque le récepteur est un neurone sensoriel, les potentiels d'action sont plus fréquents si le potentiel de récepteur est intense (figure 50.4a). Dans les cas où le récepteur n'est pas un neurone sensoriel, plus le potentiel de récepteur est intense, plus la quantité de neurotransmetteurs libérés est grande.

De nombreux neurones sensoriels engendrent spontanément des potentiels d'action espacés dans le temps, de sorte qu'un stimulus ne déclenche pas ou n'interrompt pas vraiment la production de potentiels d'action : il module plutôt leur *fréquence*. Ainsi, ces neurones informent le SNC non seulement de la présence ou de l'absence de stimulus, mais aussi des variations de leur intensité.

Une différence d'intensité du stimulus peut modifier l'activité de chacun des récepteurs et avoir en outre une incidence sur le nombre de récepteurs activés (figure 50.4b). Lorsqu'un stimulus fort déclenche une réponse d'un plus grand nombre de récepteurs, un nombre accru d'axones transmettent des potentiels d'action. Cette augmentation du nombre d'axones transmetteurs de potentiels d'action est alors décodée par le système nerveux comme étant un stimulus plus fort.

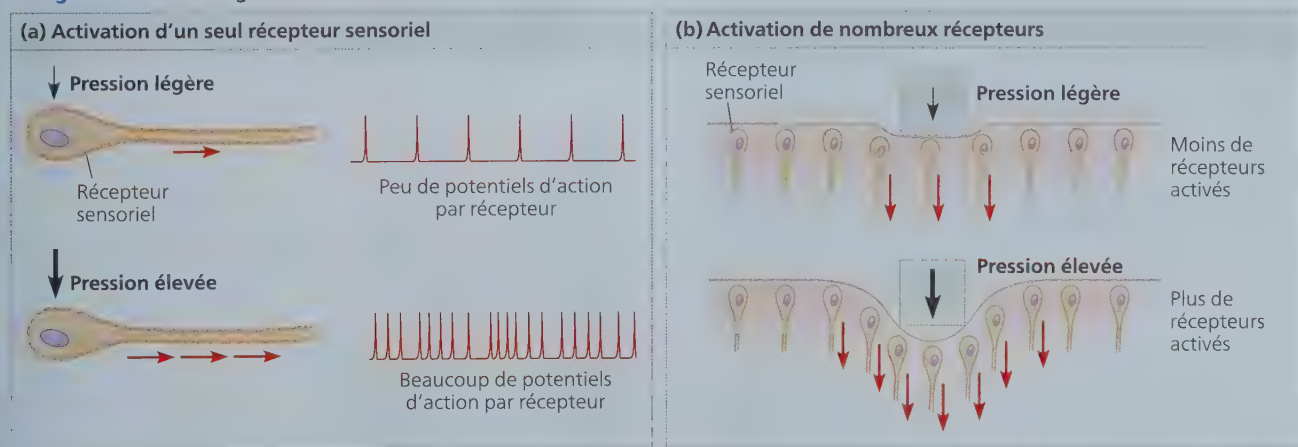
Le traitement de l'information sensorielle peut avoir lieu avant, pendant ou après la transmission des potentiels d'action au SNC. Dans un grand nombre de cas, l'*intégration* se fait dès la réception de l'information. Les potentiels de récepteur produits par les stimulus transmis à différentes parties d'une cellule sensorielle réceptrice sont intégrés par sommation, comme le sont les potentiels postsynaptiques dans les neurones sensoriels qui forment des synapses avec de nombreux récepteurs (voir la figure 48.17). Comme nous le verrons sous peu, les structures sensorielles telles que les yeux présentent des niveaux d'intégration supérieurs, et l'encéphale poursuit le traitement de tous les signaux qui lui parviennent.

## La perception

Lorsque les neurones sensoriels acheminent les potentiels d'action jusqu'à l'encéphale, des circuits de neurones interprètent l'information reçue et créent une **perception** des stimulus. Un potentiel d'action produit par la lumière qui atteint l'œil est de même nature qu'un potentiel d'action créé dans l'oreille par les vibrations de l'air. Par conséquent, comment distinguons-nous les stimulus visuels, sonores et autres ? La réponse réside dans les connexions qui relient les récepteurs sensoriels à l'encéphale. Les potentiels d'action des récepteurs sensoriels se propagent le long de neurones associés à certains stimulus ; ces neurones forment des synapses avec certains neurones de l'encéphale ou de la moelle épinière. Ainsi, l'encéphale peut distinguer un stimulus visuel d'un stimulus sonore simplement par la voie que les potentiels d'action empruntent pour se rendre au cerveau.

Les perceptions telles que les couleurs, les odeurs, les sons et les goûts sont des créations de l'encéphale qui n'existent pas en dehors de lui. S'il n'y a personne pour entendre la chute d'un arbre, y a-t-il un bruit ? L'arbre qui tombe produit sans aucun

▼ **Figure 50.4** Le codage de l'intensité d'un stimulus.



doute des ondes de pression dans l'air. Mais si on définit le son comme une perception, il n'existe que si les récepteurs sensoriels d'un animal détectent des ondes que l'encéphale perçoit.

## L'amplification et l'adaptation

La transduction du signal par les récepteurs sensoriels est sujette à deux types de modifications : l'amplification et l'adaptation. L'**amplification** est l'intensification d'un stimulus sensoriel durant la transduction. L'effet peut être considérable. Ainsi, la transmission d'un potentiel d'action de l'œil au cerveau humain représente une énergie qui est près de 100 000 fois supérieure à celle des quelques photons qui ont donné naissance au potentiel d'action.

L'amplification qui se produit dans les cellules sensorielles réceptrices nécessite souvent des voies de transduction du signal, et ces voies comportent des réactions catalysées par des enzymes (voir le concept 11.3). Comme une seule molécule d'enzyme catalyse la formation de nombreuses molécules de produits, ces voies amplifient considérablement la force du signal. L'amplification peut aussi avoir lieu dans les structures annexes d'un organe sensoriel. Ainsi, le système de levier formé par trois petits os dans l'oreille fait en sorte que l'amplitude des ondes sonores est multipliée par 20 au moins avant que celles-ci atteignent les récepteurs de l'oreille interne.

Lorsqu'ils sont stimulés de façon continue, un grand nombre de récepteurs présentent une diminution de réactivité appelée **adaptation sensorielle** (à ne pas confondre avec l'*adaptation évolutive*). L'adaptation sensorielle est indispensable à la perception de soi et de son environnement. Sans elle, vous sentiriez chacun des battements de votre cœur et vous seriez à tout instant conscient du frottement de chaque fibre de vêtement sur votre corps. Grâce à cette forme d'adaptation, vous pouvez voir, entendre et sentir des changements dans l'environnement qui présentent une grande gamme d'intensité de stimulus, sans être distraits par des informations inutiles provenant de votre corps.

## Les types de récepteurs sensoriels

On classe les divers types de récepteurs sensoriels en cinq catégories, selon la nature des stimulus qu'ils convertissent : les mécanorécepteurs, les chimiorécepteurs, les récepteurs d'ondes électromagnétiques, les thermorécepteurs et les nocicepteurs (ou récepteurs de la douleur).

### Les mécanorécepteurs

Notre réaction à la pression, au toucher, à l'étirement, au mouvement et au son relève des **mécanorécepteurs**, qui perçoivent les déformations physiques attribuables à des phénomènes représentant des formes d'énergie mécanique. Les mécanorécepteurs sont des canaux ioniques reliés à des structures membranaires s'étendant à l'extérieur de la cellule, tels des cils, ou encore situés dans des structures cellulaires internes, tel le cytosquelette. La courbure (ou inflexion) et l'étirement de la structure externe d'un mécanorécepteur modifient la perméabilité des canaux ioniques. Ce changement dans la perméabilité aux ions modifie à son tour le potentiel de membrane et provoque une dépolarisation ou une hyperpolarisation (voir le concept 48.3).

Le réflexe patellaire est déclenché par le récepteur qui réagit à l'étirement chez les vertébrés, soit un mécanorécepteur qui perçoit les mouvements des muscles (voir la figure 49.7). Ce

récepteur est constitué de dendrites de neurones sensoriels qui s'enroulent autour de la partie centrale de petits myocytes squelettiques. L'allongement des myocytes dépolarise les neurones sensoriels, ce qui déclenche des potentiels d'action qui sont envoyés à la moelle épinière, où sont activés les neurones moteurs déclenchant un réflexe.

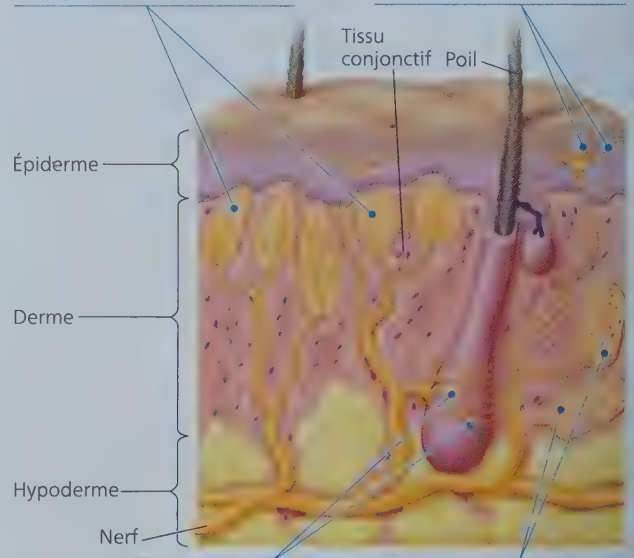
Chez les mammifères, le sens du toucher met en œuvre des mécanorécepteurs qui sont en fait des dendrites de neurones sensoriels, souvent enfoncés dans des couches de tissu conjonctif. La structure du tissu conjonctif et l'emplacement des récepteurs ont une incidence considérable sur le type d'énergie mécanique (pression légère, vibration ou forte pression) qui les stimule le plus efficacement (**figure 50.5**). Près de la surface de la peau se trouvent les récepteurs qui perçoivent les pressions légères ou les faibles vibrations. Ces récepteurs convertissent de très faibles stimulus mécaniques en potentiels de récepteur. Les récepteurs qui réagissent aux pressions élevées ou aux fortes vibrations sont situés plus profondément dans la peau.

Certains animaux utilisent des mécanorécepteurs pour réellement sentir leur environnement. Par exemple, les félins et de nombreux rongeurs ont des mécanorécepteurs extrêmement sensibles à la base de leurs moustaches, qui sont des récepteurs tactiles au même titre que les appendices du condylure étoilé.

▼ **Figure 50.5** Les récepteurs sensoriels de la peau chez les humains. La plupart des récepteurs du derme sont encapsulés dans du tissu conjonctif. Les récepteurs de l'épiderme sont des dendrites dénudées. C'est aussi le cas des récepteurs du mouvement des poils, enroulés autour de la racine des poils dans le derme.

Les récepteurs, appelés corpuscules tactiles capsulés, qui détectent les pressions légères et les faibles vibrations sont proches de la surface de la peau.

Les dendrites dénudées situées dans l'épiderme, appelées terminaisons nerveuses libres, réagissent à la température et à la douleur.



Les dendrites dénudées, appelées récepteurs du follicule pileux, s'enroulent autour de la base des poils dont ils détectent les mouvements.

Les récepteurs, appelés corpuscules lamelleux, qui détectent les pressions fortes sont situés dans les couches profondes de la peau.

Le mouvement de différents poils des moustaches déclenche des potentiels d'action qui se rendent à différentes cellules dans l'encéphale, si bien que les moustaches renseignent précisément l'animal sur les objets à proximité.

### Les chimiorécepteurs

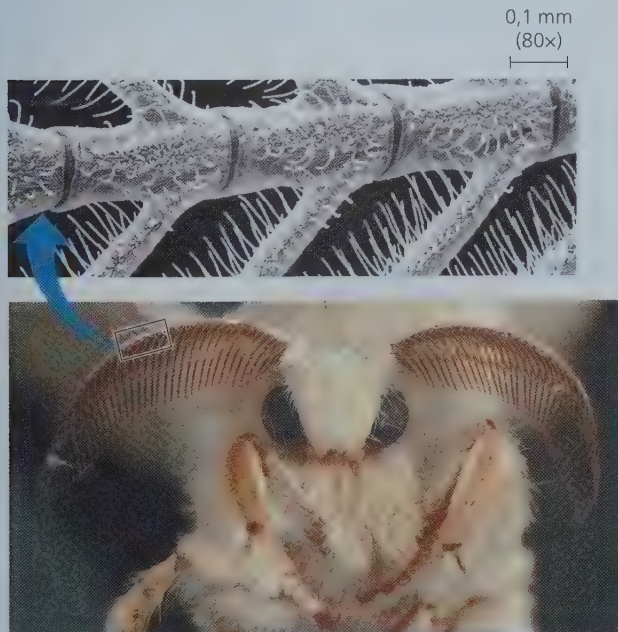
Les **chimiorécepteurs** comprennent deux grandes catégories de récepteurs. Certains fournissent de l'information sur la concentration totale de solutés dans une solution. Ainsi, les osmorécepteurs situés dans l'encéphale des mammifères sont des récepteurs généraux qui détectent les variations de la concentration totale de solutés dans le sang et qui provoquent la sensation de soif en cas d'augmentation de l'osmolarité (voir la figure 44.19). D'autres chimiorécepteurs réagissent à des molécules spécifiques comme le glucose, l'oxygène (O<sub>2</sub>), le dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) et les acides aminés.

Deux des chimiorécepteurs les plus sensibles et les plus spécifiques que l'on connaisse se trouvent dans les antennes d'un papillon mâle appelé bombyx du mûrier (*Bombyx mori*) (figure 50.6). Ces chimiorécepteurs détectent les composants chimiques des phéromones sexuelles libérées par la femelle à plusieurs kilomètres de distance. Pour les phéromones et d'autres molécules détectées par les chimiorécepteurs, la molécule qui constitue le stimulus se fixe à un récepteur précis de la membrane de la cellule réceptrice et provoque des changements dans la perméabilité aux ions.

### Les récepteurs d'ondes électromagnétiques

Les **récepteurs d'ondes électromagnétiques** détectent des formes d'énergie électromagnétique telles que la lumière,

▼ **Figure 50.6** Les chimiorécepteurs chez un insecte. Chez le bombyx du mûrier (*Bombyx mori*), le mâle possède des antennes recouvertes de cils sensoriels visibles dans cet agrandissement au microscope électronique à balayage. Les cils sont pourvus de chimiorécepteurs qui sont extrêmement sensibles aux phéromones sexuelles femelles.



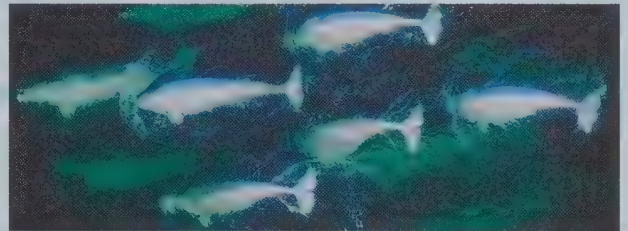
l'électricité et le magnétisme. Par exemple, l'ornithorynque (*Ornithorhynchus anatinus*) a sur son bec des électrorécepteurs grâce auxquels il peut détecter les champs électriques créés par les muscles de ses proies (crustacés, amphibiens, petits poissons, etc.). Dans certains cas, l'animal qui détecte le stimulus en est également la source : certains poissons produisent des courants électriques et ont recours à leurs électrorécepteurs pour localiser des objets tels que des proies qui modifient ces courants électriques.

De nombreux animaux migrants, dont les papillons monarques (*Danaus plexippus*), les pigeons (*Columba spp.*) et les petits rorquals (*Balaenoptera spp.*), utilisent les lignes du champ magnétique de la Terre pour s'orienter (figure 50.7a). En 2015, des chercheurs ont identifié une paire de protéines qui serviraient de récepteurs du champ magnétique de la Terre grâce auquel les animaux pourraient s'orienter. L'une de ces protéines se lie au fer ; l'autre appartient à une famille de récepteurs sensibles à la radiation électromagnétique.

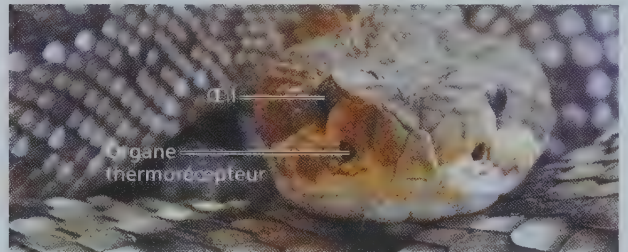
### Les thermorécepteurs

Les **thermorécepteurs** détectent la chaleur et le froid. Par exemple, certains serpents disposent de récepteurs à infrarouge (ou fossettes loreales) extrêmement sensibles qui perçoivent la chaleur corporelle des proies. Ces thermorécepteurs sont situés dans une paire d'organes sous les yeux de l'animal (figure 50.7b). Chez l'humain, les thermorécepteurs se trouvent dans la peau et dans la partie antérieure de l'hypothalamus.

▼ **Figure 50.7** Des exemples de réception d'ondes électromagnétiques et de thermoréception.



(a) Certains animaux migrants tels que ces bélugas (*Delphinapterus leucas*) détecteraient le champ magnétique terrestre grâce à leurs magnétorécepteurs et utiliseraient cette information, avec d'autres indices, pour s'orienter.



(b) Les vipéridés tels que ce crocodile (*Crotalus sp.*) possèdent une paire de thermorécepteurs, appelés fossettes loreales, chacun d'eux étant situé d'un côté de la tête, entre l'œil et la narine. La sensibilité de ces récepteurs permet de détecter le rayonnement infrarouge émis par une souris vivante située à 1 m. Le serpent déplace sa tête d'un côté et de l'autre jusqu'à ce que les deux récepteurs détectent la même intensité de rayonnement, ce qui lui indique alors que la souris se trouve droit devant.

Notre connaissance de la thermoréception s'est considérablement approfondie récemment grâce à des scientifiques qui se sont intéressés aux aliments épicés. Les piments jalapeno et les piments de Cayenne « chauffent » la bouche parce qu'ils contiennent une substance naturelle appelée capsaïcine. L'exposition de neurones sensoriels à la capsaïcine déclenche un flux d'ions calcium. Lorsque les scientifiques ont déterminé le récepteur protéique qui se lie à la capsaïcine, ils ont fait une découverte fascinante : le récepteur qui ouvre un canal ionique à calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ) en réaction à la capsaïcine est le même que celui qui réagit à des températures élevées (42 °C ou plus). En somme, les aliments épicés « chauffent » parce qu'ils activent les mêmes récepteurs qu'une soupe chaude ou du café chaud.

Les mammifères ont plusieurs types de thermorécepteurs, chacun réagissant à un intervalle précis de températures. Le récepteur de la capsaïcine et au moins cinq autres types de thermorécepteurs appartiennent au groupe des TRP (*transient receptor potential*), une classe de protéines de canaux ioniques. De la même façon que le récepteur de type TRP sensible aux températures élevées est également sensible à la capsaïcine, le récepteur des températures inférieures à 28 °C peut être activé par le menthol, une substance végétale qui cause une sensation « rafraîchissante ».

### Les nocicepteurs

La pression extrême, la température extrême de même que certaines substances chimiques peuvent endommager les tissus d'un animal. Pour détecter ces stimulus nocifs, les animaux doivent compter sur leurs **nocicepteurs**, aussi appelés **récepteurs de la douleur** (du latin *nocere*, « avoir mal »). La perception de la douleur revêt une très grande importance, parce que le stimulus déclenche une réaction défensive visant, par exemple, à éviter le danger. Chez les mammifères, les récepteurs de la capsaïcine peuvent détecter des températures dangereusement élevées, si bien qu'ils servent aussi de nocicepteurs.

Parfois, le corps de l'animal produit des substances chimiques qui amplifient la perception de la douleur. Par exemple, les tissus endommagés produisent des prostaglandines dont la fonction est de réguler localement l'inflammation (voir le concept 45.1). Les prostaglandines accroissent la sensation de douleur parce qu'elles augmentent la sensibilité des nocicepteurs aux stimulus nocifs. L'aspirine et l'ibuprofène diminuent la sensation de douleur en inhibant la synthèse des prostaglandines.

Dans la prochaine section, nous nous pencherons sur les systèmes sensoriels. Nous commencerons par les systèmes qui maintiennent l'équilibre et perçoivent les sons.

## RETOUR SUR LE CONCEPT 50.1

1. Parmi les cinq classes de récepteurs sensoriels, laquelle est principalement associée aux stimulus externes ?
2. Pourquoi l'ingestion de piments forts peut-elle faire transpirer ?
3. **ET SI ?** ► Si vous stimuliez électriquement un neurone sensoriel, comment cette stimulation serait-elle perçue ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## Les mécanorécepteurs associés à l'audition et à l'équilibre perçoivent le mouvement des liquides et le dépôt des particules

Chez la plupart des animaux, les sens de l'ouïe et de l'équilibre sont étroitement associés. Ils font tous deux intervenir des mécanorécepteurs qui créent des potentiels de récepteur lorsqu'une partie quelconque de leur membrane est déformée par des particules qui se déposent ou par un liquide en mouvement.

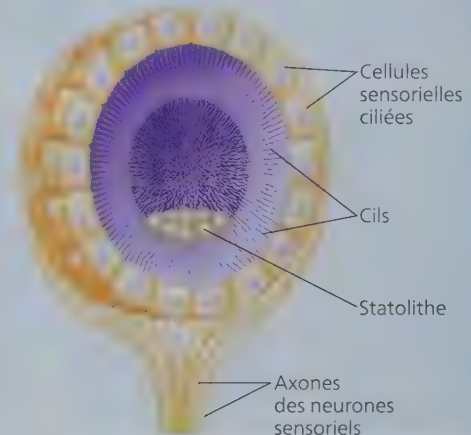
### La perception de la force gravitationnelle et du son chez les invertébrés

Chez la plupart des invertébrés, ce sont des mécanorécepteurs appelés **statocystes** qui ont pour fonction de percevoir la force gravitationnelle et de maintenir l'équilibre (**figure 50.8**). Dans un statocyste type, des **statolithes**, c'est-à-dire des granules formées par des grains de sable ou d'autres matières denses reposent librement dans une cavité tapissée de cellules ciliées. Chaque fois que l'animal change de position, les statolithes se déplacent, ce qui stimule les mécanorécepteurs présents dans le fond de la cavité.

Comment les scientifiques ont-ils réussi à vérifier l'hypothèse selon laquelle la position des statolithes renseigne sur l'orientation du corps en fonction de la force gravitationnelle ? Dans une des plus importantes expériences sur ce sujet, des chercheurs ont réussi à faire nager des écrevisses sur le dos après avoir remplacé les statolithes par des particules métalliques qu'ils ont attirées à l'aide d'aimants vers l'extrémité supérieure des statocystes situés à la base de leurs antennes.

Les poils sensoriels situés sur le corps de nombreux insectes (peut-être de la plupart) vibrent en réponse à des ondes sonores de certaines fréquences, selon leur rigidité et leur longueur.

▼ **Figure 50.8** Le statocyste d'un invertébré. L'accumulation de granules appelés statolithes au fond de la cavité fait plier les cils situés sur les cellules réceptrices et donne ainsi à l'encéphale des indications sur l'orientation du corps en fonction de la force gravitationnelle.

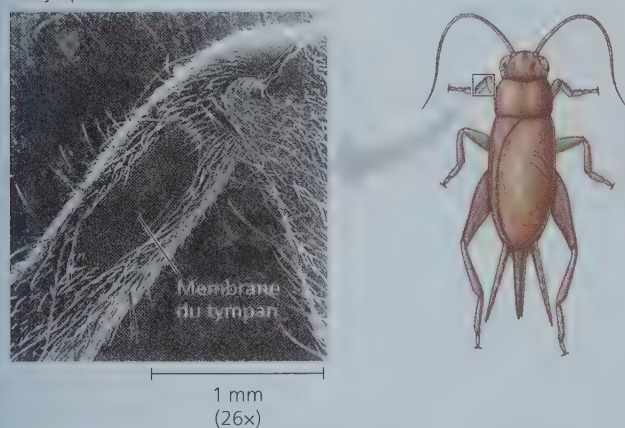


Par exemple, grâce aux poils sensoriels fins qui garnissent leurs antennes, les moustiques (famille des culicidés) mâles détectent le bourdonnement produit par le battement d'ailes des femelles qui volent, ce qui leur permet de trouver une partenaire sexuelle. On peut démontrer facilement l'importance de ce système sensoriel dans l'attraction des mâles vers une partenaire potentielle : un diapason qu'on fait vibrer à la même fréquence que les ailes d'une femelle de moustique attirera lui aussi les mâles.

De nombreux insectes peuvent également détecter les sons à l'aide d'organes sensibles aux vibrations. Chez certaines espèces, ces organes sont formés d'une membrane tympanique (tympa) tendue au-dessus d'une chambre aëriëre interne (**figure 50.9**). Plutôt qu'un tympa, les blattes (ou coquerelles, ordre des *Blattodea*) ont dans chaque patte des organes sensibles aux vibrations. La présence de ces structures explique pourquoi il est si difficile d'écraser une blatte : l'insecte perçoit l'approche de votre pied et se déplace très rapidement pour l'éviter.

### ▼ Figure 50.9 Une « oreille » d'insecte située sur une patte.

La membrane du tympa, située ici sur la patte antérieure du grillon (de la famille des gryllidés), vibre en présence d'ondes sonores (MEB). Les vibrations stimulent les mécanorécepteurs qui sont fixés à l'intérieur du tympa.



## L'audition et l'équilibre chez les mammifères

Chez les mammifères et la plupart des autres vertébrés terrestres, les organes sensoriels de l'audition et de l'équilibre sont étroitement associés dans l'oreille. La **figure 50.10** présente une vue d'ensemble de la structure et des fonctions des organes de l'oreille humaine.

### L'audition

Les objets qui vibrent, telles les cordes d'une guitare qu'on pince ou les cordes vocales d'une personne qui parle, créent des ondes de pression dans l'air environnant. On *entend* parce que l'oreille convertit ce stimulus mécanique (les ondes de pression) en potentiels d'action que l'encéphale perçoit comme un son. Si nous pouvons entendre de la musique, des paroles ou d'autres sons de notre environnement, c'est grâce aux **cellules sensorielles ciliées**, des cellules sensorielles dotées de prolongements filiformes qui détectent le mouvement.

Avant d'arriver aux cellules sensorielles ciliées, les ondes de vibration sont amplifiées et converties par plusieurs structures accessoires. Les premiers événements font intervenir des structures de l'oreille qui convertissent les vibrations de l'air en mouvement en ondes de pression dans un liquide. Lorsque l'air en mouvement atteint l'oreille externe, il fait vibrer le tympa. Les mouvements des trois osselets de l'oreille moyenne transmettent ces vibrations à la fenêtre vestibulaire, une membrane située à la surface de la cochlée. Lorsqu'un des osselets de l'oreille, le stapes, déforme la fenêtre vestibulaire, il se crée des ondes de pression dans le liquide (périmylphe) qui se trouve dans la cochlée.

Les ondes de pression qui traversent d'abord la rampe vestibulaire exercent une pression du haut vers le bas sur le conduit cochléaire et la lame basilaire. Sous l'effet des ondes de pression, la lame basilaire et les cellules sensorielles ciliées qui y sont reliées vibrent de haut en bas. Les cils des cellules sensorielles ciliées sont fléchis par la membrana tectoria, située au-dessus (voir la figure 50.10). À chaque vibration, les cils vont d'abord dans une direction puis dans la direction opposée, ce qui provoque l'ouverture ou la fermeture des canaux ioniques des cellules sensorielles ciliées. L'inflexion des cils dans une certaine direction dépolarise les cellules sensorielles ciliées. Cette dépolarisation augmente la quantité de neurotransmetteurs libérés et la fréquence des potentiels d'action qui longent le neurone sensoriel en direction de l'encéphale (**figure 50.11**). L'inflexion des cils dans la direction opposée hyperpolarise les cellules sensorielles ciliées. Cette hyperpolarisation réduit la quantité de neurotransmetteurs libérés et la fréquence des sensations dans le nerf cochléaire.

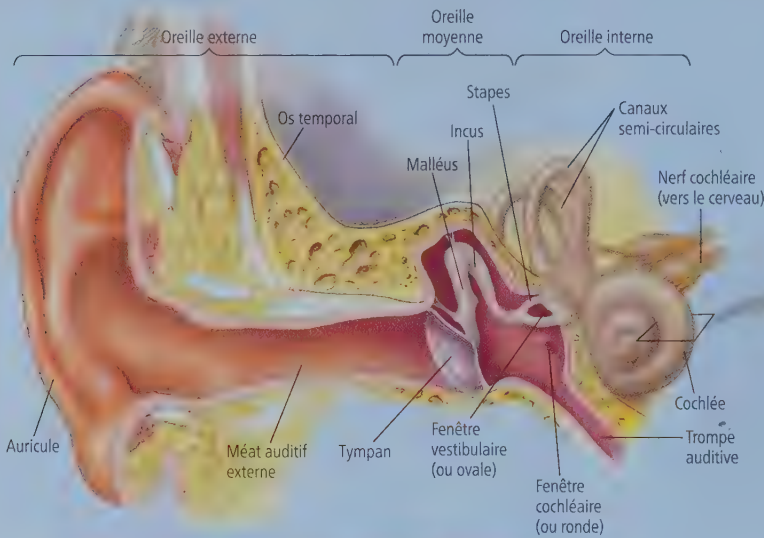
Qu'est-ce qui empêche les ondes de pression de se réverbérer dans l'oreille et de causer ainsi des sensations prolongées ? Après s'être propagées dans la rampe vestibulaire, les ondes de pression contournent le sommet de la cochlée (région appelée hélicotreme) et se dissipent en atteignant la **fenêtre cochléaire**, ou fenêtre ronde (**figure 50.12a**). Cet amortissement du son réinitialise l'appareil pour les vibrations suivantes.

L'oreille capte de l'information sur deux caractères importants du son : son intensité et sa hauteur. L'*intensité* (volume) est déterminée par l'amplitude de l'onde sonore. Plus un son a une forte amplitude, plus la lame basilaire vibrera de façon énergique, plus les cellules sensorielles ciliées seront déformées et plus les neurones sensoriels produiront de potentiels d'action. La *hauteur* dépend de la fréquence des ondes sonores, c'est-à-dire du nombre de vibrations (ou cycles) par seconde, et s'exprime habituellement en hertz (Hz). La détection d'une fréquence d'onde sonore a lieu dans la cochlée et dépend de la structure asymétrique de cet organe.

La cochlée distingue les différentes hauteurs parce que la lame basilaire n'est pas uniforme. En effet, l'extrémité proximale de cette dernière, située près de la fenêtre vestibulaire, est relativement étroite et rigide, alors que l'extrémité distale, qui se trouve près de l'hélicotreme, est plus large et plus flexible. Chaque région de la lame basilaire est sensible à une fréquence de vibration donnée (**figure 50.12b**). De plus, chaque région est reliée par des axones à un emplacement différent du cortex cérébral. Ainsi, lorsqu'une onde sonore provoque la vibration d'une région donnée de la lame basilaire, les potentiels d'action sont transportés vers un site donné de l'aire auditive du cortex, et on perçoit alors un son d'une certaine hauteur.

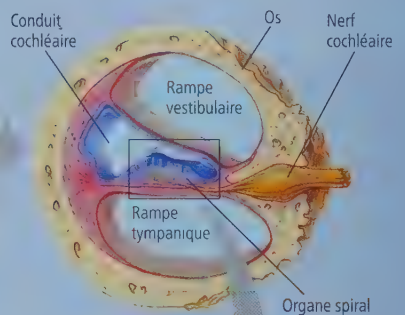
▼ 1 Vue d'ensemble de la structure de l'oreille

L'oreille se divise en trois régions : l'oreille externe, l'oreille moyenne et l'oreille interne. **L'oreille externe** comporte une auricule (ou pavillon), située à l'extérieur du corps et ayant perdu sa mobilité chez les primates, ainsi qu'un méat (conduit) auditif externe. Ces deux structures concentrent les ondes sonores et les dirigent vers le **tympan**, ou membrane tympanique, un tissu mince qui forme la limite entre l'oreille externe et l'oreille moyenne. Dans l'**oreille moyenne**, trois osselets, le **malléus** (marteau), l'**incus** (enclume) et le **stapes** (étrier), transmettent les vibrations à la **fenêtre vestibulaire** (ou fenêtre ovale), une membrane située sous les stapes. L'oreille moyenne s'ouvre aussi sur la **trompe auditive** (ou trompe d'Eustache), un conduit relié au pharynx qui équilibre la pression de l'air de chaque côté du tympan. **L'oreille interne** comprend des canaux remplis de liquide, notamment les **canaux semi-circulaires**, qui jouent un rôle dans l'équilibre, et un conduit osseux de forme enroulée, la **cochlée** (du latin *cochlea*, « escargot »), qui intervient dans l'audition.



▼ 2 La cochlée

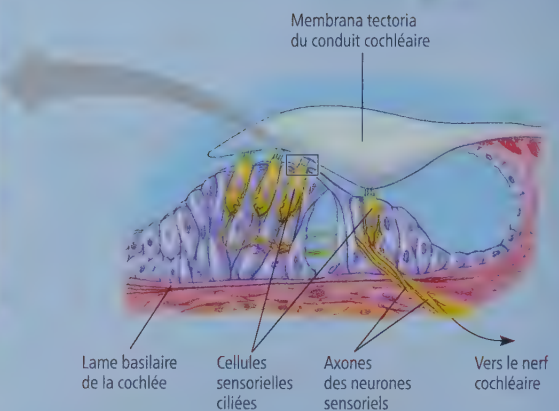
La cochlée présente deux gros canaux (la rampe vestibulaire et la rampe tympanique) séparés par un canal plus petit, le conduit cochléaire. Ces canaux sont remplis de liquide.



▲ Des faisceaux de cils provenant d'une seule cellule ciliée de mammifère (MEB). Deux rangées de petits cils en forme de bâtonnets se trouvent derrière les grands cils.

▲ 4 Les cellules sensorielles ciliées

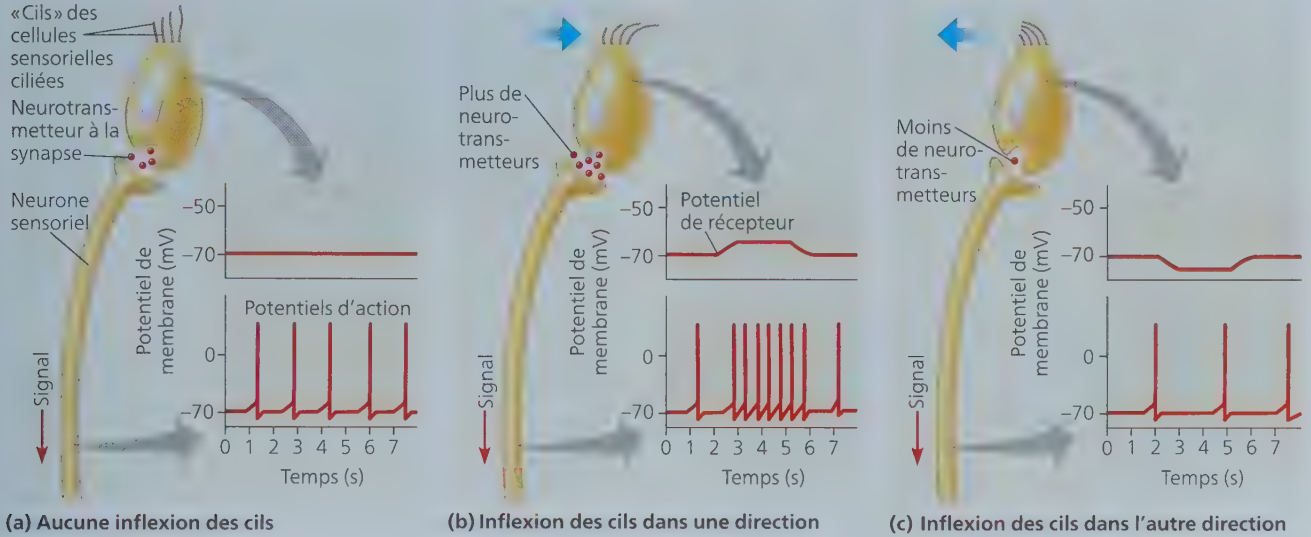
Chaque cellule sensorielle ciliée possède un prolongement qui constitue un faisceau de « cils » en forme de bâtonnets. Chacun de ces cils contient des filaments d'actine. La vibration de la lame basilaire en réaction au son élève ou abaisse les cellules sensorielles, ce qui cause l'inclinaison des cils contre le liquide environnant et la membrana tectoria. Lorsque les cils sont déplacés, les mécanorécepteurs sont activés, ce qui change le potentiel de membrane de la cellule ciliée.



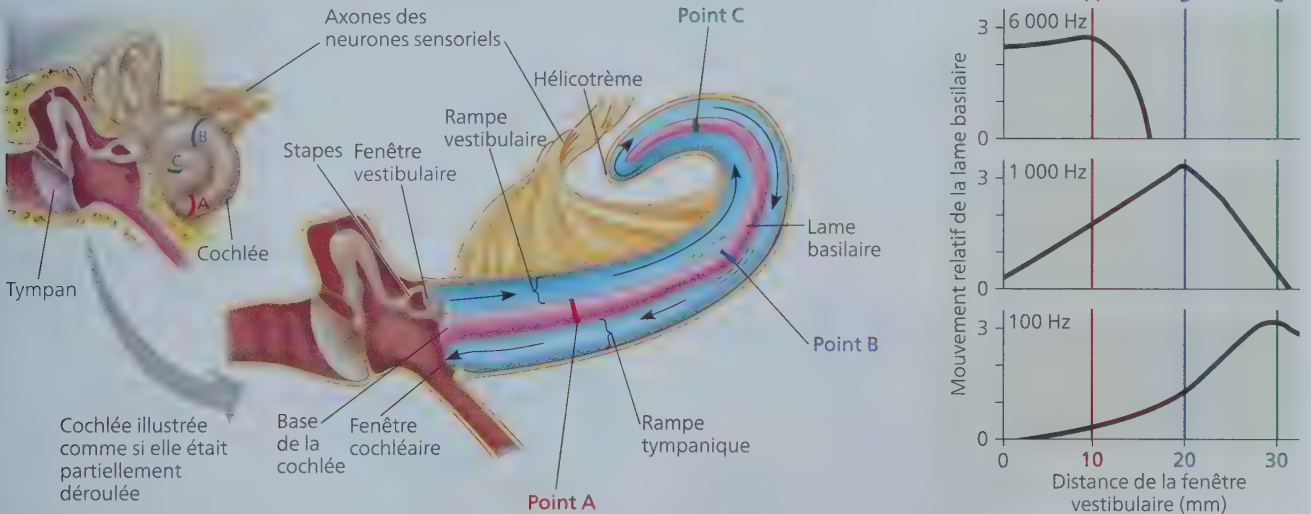
▲ 3 L'organe spiral

Sur le plancher du conduit cochléaire, la lame basilaire de la cochlée, se situe l'**organe spiral** (ou organe de Corti), qui contient les mécanorécepteurs de l'oreille, soit quatre rangées de cellules sensorielles ciliées (environ 15 000 cellules au total) dont les cils se projettent dans le conduit cochléaire. L'apex d'un grand nombre de ces cils se rattache à la membrana tectoria (*tectum*, « toit ») du conduit cochléaire, qui surplombe l'organe spiral comme une corniche. Les ondes sonores font vibrer la lame basilaire de la cochlée, ce qui fait courber les cils et entraîne la dépolarisation des cellules sensorielles ciliées.

▼ **Figure 50.11** La réception par les cellules sensorielles ciliées. Les cellules sensorielles ciliées des vertébrés qui sont responsables de l'audition et de l'équilibre possèdent des «cils» disposés en un faisceau, qui fléchit au gré des mouvements du liquide environnant. Chaque cellule sensorielle ciliée libère un neurotransmetteur excitateur à une synapse dotée d'un neurone sensoriel, lequel transmet des potentiels d'action au SNC. L'inflexion du faisceau dans une direction dépolarise la cellule sensorielle, de sorte que celle-ci libère une plus grande quantité du neurotransmetteur et augmente la fréquence des potentiels d'action dans le neurone sensoriel. L'inflexion dans l'autre direction produit l'effet opposé.



▼ **Figure 50.12** La transduction des ondes sonores dans la cochlée.



(a) Les vibrations du stapes sur la fenêtre vestibulaire produisent des ondes de pression (flèches noires) dans le liquide (la périlymphe, en bleu) de la cochlée. (Pour simplifier l'illustration, la cochlée, à droite, a été dessinée comme si elle était partiellement déroulée.) Les ondes se propagent jusqu'à l'hélicotréme en passant par la rampe vestibulaire, puis reviennent vers la base de la cochlée par la rampe tympanique. L'énergie des ondes fait vibrer la lame basilaire (en rose), ce qui stimule les cellules sensorielles ciliées (non montrées). Comme la lame basilaire n'a pas la même rigidité sur toute sa longueur, la vibration maximale de chaque partie de la lame correspond aux ondes d'une certaine fréquence.

(b) Ces courbes représentent la vibration en différents points de la lame basilaire pour trois fréquences différentes: haute (en haut), moyenne (au milieu) et basse (en bas). Plus la fréquence est élevée, plus la vibration est proche de la fenêtre vestibulaire.

**INTERPRÉTEZ LES DONNÉES** ► Un accord musical est une association de plusieurs notes, chacune étant formée par une onde sonore d'une fréquence particulière. Si un accord se compose de notes dont les fréquences sont de 100, 1 000 et 6 000 Hz, qu'arrivera-t-il à la lame basilaire? Comment cela influencerait-il sur l'écoute de cet accord?

## L'équilibre

Chez les humains et la plupart des autres mammifères, plusieurs organes de l'oreille interne perçoivent le mouvement, la position du corps et l'équilibre. Par exemple, l'**utricle** et le **sacculé** sont deux vésicules qui nous permettent de percevoir la position de notre corps par rapport à la force gravitationnelle ou au mouvement linéaire (figure 50.13). Située derrière la fenêtre vestibulaire, chaque vésicule contient une couche de cellules sensorielles dont les cils baignent dans une substance gélatineuse. Dans cette substance sont enchâssées de nombreuses petites particules de carbonate de calcium appelées *otolithes* («pierres de l'oreille»). Lorsque nous penchons la tête sur le côté, les otolithes changent de position et exercent une pression sur un autre ensemble de cils qui émergent de la substance gélatineuse. Par l'intermédiaire des cellules sensorielles ciliées, cette inflexion des cils cause une modification du signal émis par les neurones sensoriels, qui indique à l'encéphale que notre tête est inclinée. Ce sont également les otolithes qui permettent de percevoir l'accélération lorsque, par exemple, la voiture immobile dans laquelle nous nous trouvons se met à avancer. Comme l'utricle est orienté à l'horizontale, et le sacculé, à la verticale, nous pouvons détecter tant les mouvements horizontaux que les mouvements verticaux.

Dans l'utricle prennent naissance les trois canaux semi-circulaires qui forment le reste de l'organe de l'équilibre. Ils détectent les mouvements de rotation de la tête et les autres formes d'accélération rotationnelle. Dans chaque canal, les cellules sensorielles ciliées forment un seul amas, et leurs cils sont entourés d'une masse gélatineuse appelée *cupule* (voir la figure 50.13). Comme les trois canaux sont disposés selon les trois plans de l'espace, ils peuvent détecter le mouvement angulaire de la tête dans toutes les directions. Lorsque nous tournons sur nous-mêmes, le liquide dans chaque canal finit par atteindre un équilibre et demeure ainsi jusqu'à ce que nous cessions de tourner. Lorsque nous cessons de tourner, le liquide en mouvement

entre en contact avec la cupule immobile; nous éprouvons alors une fausse sensation de mouvement angulaire, qu'on appelle étourdissement.

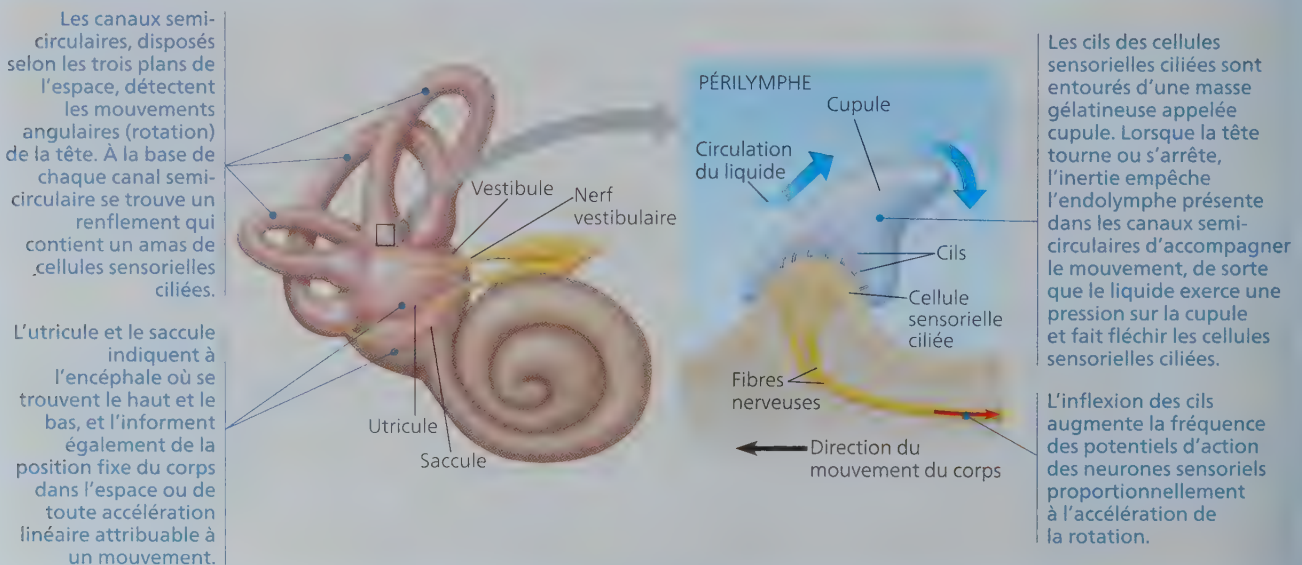
## L'audition et l'équilibre chez d'autres vertébrés

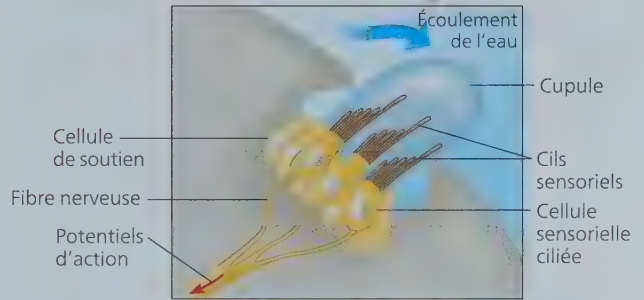
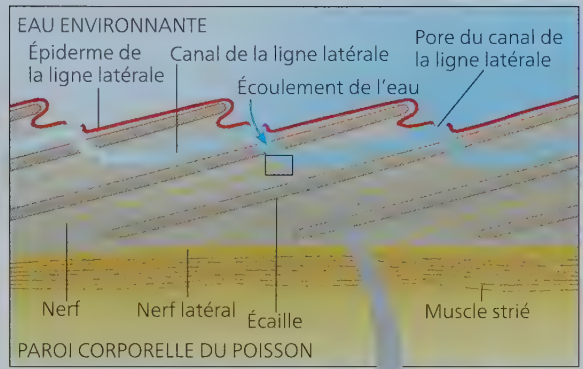
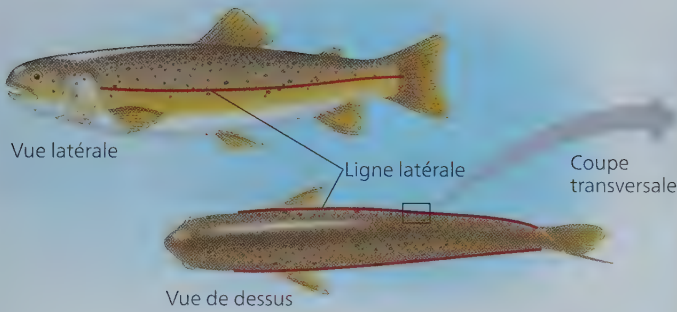
Pour percevoir le mouvement et les vibrations dans l'eau, les poissons utilisent plusieurs systèmes, dont des oreilles internes qui contiennent des otolithes et des cellules ciliées. Contrairement à l'organe auditif des mammifères, ces oreilles ne comportent ni tympan ni cochlée et ne communiquent pas avec l'extérieur du corps; pour se rendre aux deux oreilles internes, les ondes sonores qui voyagent dans l'eau se propagent directement dans le squelette de la tête. Certains poissons possèdent une série d'os, portant le nom d'appareil de Weber, qui transmet les vibrations de la vessie natatoire à l'oreille interne.

La plupart des poissons et des amphibiens aquatiques ont, de chaque côté du corps, un organe sensoriel appelé **ligne latérale** (figure 50.14) qui leur permet de détecter les ondes de basse fréquence. Ces récepteurs sont constitués d'amas de cellules sensorielles ciliées dont les cils sont enfermés dans une cupule, comme dans nos canaux semi-circulaires. Sous l'effet de la pression, l'eau qui entre dans la ligne latérale par de nombreux pores fait fléchir la cupule, ce qui dépolarise les cellules sensorielles ciliées et crée des potentiels d'action. Grâce à cette information, les poissons perçoivent leur propre mouvement dans la masse d'eau, ou la direction et la vitesse des courants à la surface de leur corps. La ligne latérale détecte aussi les mouvements de l'eau ou les vibrations créées par des proies, des prédateurs et d'autres objets en mouvement.

Les grenouilles et les crapauds ont un tympan à la surface du corps et un seul osselet pour transmettre à l'oreille interne les ondes sonores qui se propagent dans l'air. Il en est de même des oiseaux et des autres reptiles, même s'ils possèdent aussi une cochlée, tout comme les mammifères.

▼ Figure 50.13 Les organes de l'équilibre dans l'oreille interne.





▲ **Figure 50.14 La ligne latérale chez les poissons.** Les organes sensoriels de la ligne latérale s'étendent de la tête à la queue, de chaque côté du poisson. Sous l'effet de la pression, l'eau qui entre et passe dans le canal de la ligne latérale comprime la cupule gélatineuse, ce qui fait fléchir les cellules sensorielles ciliées situées à l'intérieur, et celles-ci produisent des potentiels de récepteur. Ces derniers déclenchent des potentiels d'action qui se propagent jusqu'à l'encéphale. L'information ainsi transmise permet aux poissons de percevoir les courants, les ondes de pression produites par les objets en mouvement et les sons graves qui se déplacent dans l'eau.

## RETOUR SUR LE CONCEPT 50.2

1. En quoi les otolithes constituent-ils une adaptation pour les animaux fouisseurs comme le condylure étoilé ?
2. **ET SI ?** ► Supposons qu'une série d'ondes de pression produit une vibration dans la lame basilaire de votre cochlée qui se déplace progressivement de l'hélicotreme vers la base de la cochlée. Comment votre cerveau interprétera-t-il ce stimulus ?
3. **ET SI ?** ► Si le stapes fusionnait avec les autres osselets de l'oreille moyenne ou avec la fenêtre vestibulaire, en quoi cela modifierait-il l'audition ? Expliquez votre réponse.
4. **FAITES DES LIENS** ► Les plantes utilisent des statolithes pour détecter la force gravitationnelle (voir la figure 39.22). Qu'est-ce qui distingue les végétaux et les animaux en ce qui concerne le type de compartiment renfermant les statolithes et le mécanisme physiologique permettant de détecter la force gravitationnelle ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## CONCEPT 50.3

### Les divers récepteurs visuels des animaux font appel à des pigments photorécepteurs

La capacité de détecter la lumière joue un rôle primordial dans l'interaction de presque tous les animaux avec leur milieu. Les organes utilisés pour la vision varient considérablement

d'un animal à l'autre, mais le mécanisme qui permet de capter la lumière est le même, ce qui donne à penser qu'ils ont une origine commune.

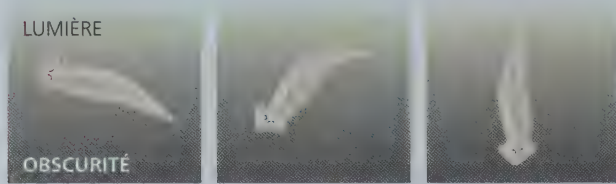
### L'évolution de la perception visuelle

**ÉVOLUTION** Au cours de l'évolution sont apparus dans le règne animal de nombreux types de détecteurs de lumière, allant de simples amas de cellules qui ne captent que la direction et l'intensité de la lumière aux organes complexes qui produisent des images. Malgré leur diversité, tous ces détecteurs de lumière contiennent des **photorécepteurs**, c'est-à-dire des cellules sensorielles renfermant des molécules de pigment qui absorbent les ondes lumineuses. De plus, les plathelminthes, les annélides, les arthropodes et les vertébrés possèdent les mêmes gènes anciens qui précisent où et quand les photorécepteurs se forment au cours du développement embryonnaire. Ainsi, les bases génétiques de tous les photorécepteurs seraient peut-être apparues chez les premiers animaux à symétrie bilatérale.

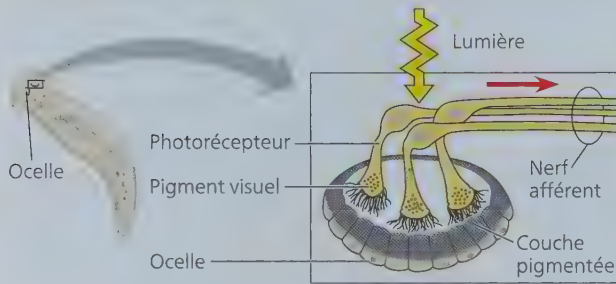
### Les organes détecteurs de lumière

La plupart des invertébrés possèdent des organes détecteurs de lumière. Ceux des planaires (vers plats) font partie des récepteurs visuels les plus simples (**figure 50.15**). Ils consistent en une paire d'ocelles, parfois appelés yeux primitifs, qui sont des yeux simples localisés dans la région de la tête. Les photorécepteurs reçoivent de la lumière uniquement par une ouverture située sur le côté de l'ocelle qui est dépourvu de cellules pigmentées. En comparant la fréquence des potentiels d'action issus des deux ocelles, la planaire peut s'éloigner d'une source de lumière jusqu'à ce qu'elle arrive dans un endroit sombre, où l'objet qui lui fournit de l'ombre est susceptible de la protéger des prédateurs.

▼ **Figure 50.15** Les ocelles et le comportement d'orientation d'une planaire.



(a) Les ganglions cérébraux de la planaire commandent au corps de se déplacer jusqu'à ce que les sensations provenant des deux ocelles soient de même intensité et aussi faibles que possible. Cette réaction fait en sorte que l'animal s'oriente en s'éloignant de la source lumineuse.



(b) La lumière qui frappe l'avant d'un ocelle excite les photorécepteurs, tandis que la lumière qui frappe l'arrière est bloquée par la couche pigmentée. Ainsi, l'ocelle indique la direction d'une source de lumière et déclenche le comportement qui permet de l'éviter.

### L'œil composé

L'œil composé se trouve chez les insectes, les crustacés et certains polychètes. Il comprend plusieurs milliers de détecteurs de lumière appelés **ommatidies** (figure 50.16). Chacune de ces « facettes » de l'œil est pourvue d'une cornée et d'un cône cristallin et reçoit la lumière provenant d'une minuscule portion du champ visuel. L'œil composé détecte très bien le mouvement. C'est une adaptation importante pour les insectes volants et les petits animaux constamment menacés par des prédateurs. Très souvent, l'œil composé offre un très large champ visuel, comme chez la mouche de la figure 50.16.

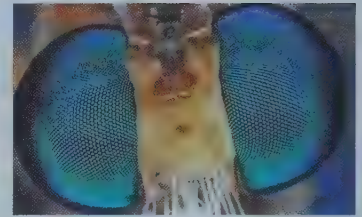
Les insectes ont une excellente perception des couleurs. Certains d'entre eux, comme les abeilles, perçoivent les rayons ultraviolets du spectre électromagnétique. Comme les rayons ultraviolets sont invisibles aux humains, il nous est impossible de détecter dans l'environnement des différences que les abeilles et d'autres insectes voient. Dans l'étude du comportement animal, nous ne pouvons pas utiliser notre expérience sensorielle pour l'appliquer aux autres animaux. En effet, les animaux n'ont pas tous la même sensibilité ni la même organisation du système nerveux.

### L'œil simple

L'œil simple (à cristallin unique), un autre type d'œil présent chez les invertébrés, se trouve chez certaines méduses, certains polychètes, les araignées et de nombreux mollusques. Son mode de fonctionnement ressemble à celui d'un appareil photo. Par exemple, l'œil de la pieuvre (*Octopus sp.*) ou du calmar (par exemple, *Loligo sp.* et *Illex sp.*) comporte une petite ouverture, la **pupille**, qui laisse entrer la lumière. Semblable au diaphragme

▼ **Figure 50.16** Les yeux composés.

(a) Les yeux à facettes situés sur la tête d'une mouche présentent un motif qui se répète, comme on peut le voir sur cette micrographie.



(b) Ensemble, la cornée et le cône du cristallin de chaque ommatidie agissent comme un cristallin. Ils concentrent la lumière dans le rhabdome, un organite formé par un cercle de photorécepteurs et se prolongeant à l'intérieur de ce cercle. Le rhabdome capte la lumière; il est la partie photosensible de l'ommatidie. L'image obtenue consiste en une mosaïque de points formée par les différentes intensités lumineuses qui pénètrent dans les nombreuses ommatidies sous des angles différents.

d'un appareil photo dont l'ouverture peut se régler, l'**iris** de l'œil simple s'ouvre ou se ferme, modifiant ainsi le diamètre de la pupille. Cela permet de laisser entrer plus ou moins de lumière. Derrière la pupille, le cristallin dirige la lumière sur une couche de cellules photoréceptrices. Dans l'œil simple d'un invertébré, des muscles ciliaires déplacent le cristallin vers l'avant ou l'arrière pour faire la mise au point sur les objets à différentes distances, là encore comme dans un appareil photo.

Chez tous les vertébrés, l'œil possède un seul cristallin. Chez les poissons, la mise au point se fait comme chez les invertébrés, c'est-à-dire que le cristallin se déplace vers l'avant ou l'arrière. Chez d'autres espèces, dont les mammifères, la mise au point se fait par déformation du cristallin. C'est ce mécanisme que nous allons maintenant étudier en détail, de même que la perception visuelle, dans la section qui suit, consacrée à l'appareil visuel des vertébrés.

### L'appareil visuel des vertébrés

L'œil humain servira ici à illustrer la vision chez les vertébrés. Comme le montre de façon détaillée la figure 50.17, la vision commence lorsque des photons entrent dans l'œil et frappent les bâtonnets et les cônes. L'énergie de chaque photon est alors captée par le rétinale, la molécule qui absorbe la lumière dans le pigment visuel appelé rhodopsine.

La détection de la lumière par l'œil constitue la première étape de la vision, mais rappelons-nous que c'est le cerveau qui « voit ». Pour comprendre la vision, il nous faut donc étudier, dans un premier temps, la façon dont la captation de lumière par la rétine modifie la production des potentiels d'action, puis suivre ces stimulus jusqu'aux centres de la vision situés dans le cerveau, où s'effectue la perception visuelle.

### La transduction du signal sensoriel dans l'œil

La transduction de l'information visuelle par le système nerveux commence par la conversion, déclenchée par la lumière, du rétinale *cis* en rétinale *trans* dans les cônes et les bâtonnets. Comme les autres paires *cis-trans*, les isomères du rétinale ne diffèrent que par la disposition spatiale d'une liaison double carbone-carbone (voir la figure 4.7).

Comme le montre la figure 50.17, le rétinale *trans* et le rétinale *cis* n'ont pas la même forme. Cette conversion active le pigment visuel (la rhodopsine, dans les bâtonnets). Celui-ci active alors une protéine G, qui à son tour active l'enzyme phosphodiésterase dont le substrat est le GMP cyclique (GMPc) contenu dans les bâtonnets et dans les cônes. À l'obscurité, le GMPc se lie aux canaux ioniques à sodium (Na<sup>+</sup>) et les maintient ouverts (figure 50.18a). Quand cette voie dépendante de la protéine G est ainsi activée, le GMPc est dégradé, les canaux ioniques à Na<sup>+</sup> se ferment et la cellule s'hyperpolarise (figure 50.18b). La voie de transduction du signal se ferme quand les enzymes reconver-tissent le rétinale à sa forme *cis*, ce qui inactive le pigment visuel.

Lorsque la lumière est très intense, la rhodopsine demeure active, c'est-à-dire que le rétinale reste sous sa forme *trans*, de sorte que les bâtonnets en deviennent saturés. Si la quantité de lumière qui entre dans l'œil diminue brusquement, les bâtonnets mettent quelques minutes à redevenir fonctionnels. Voilà pourquoi vous ne voyez presque rien lorsque vous pénétrez dans un endroit sombre, par exemple une salle de cinéma, et que vous arrivez de dehors par une journée ensoleillée. (Comme l'activation par la lumière fait passer la couleur de la rhodopsine du violet au jaune, les bâtonnets dans lesquels la réponse à la lumière devient saturée sont souvent qualifiés de « décolorés ».)

### Le traitement de l'information visuelle dans la rétine

Le traitement de l'information visuelle commence dans la rétine même, où les bâtonnets et les cônes forment des synapses avec des neurones bipolaires (voir la figure 50.17). Dans l'obscurité, les bâtonnets et les cônes, qui sont dépolarisés, libèrent sans cesse le neurotransmetteur glutamate à ces synapses (figure 50.19). En présence de lumière, les bâtonnets et les cônes subissent une hyperpolarisation et cessent de libérer du glutamate. Il s'ensuit un changement dans le potentiel de membrane des cellules bipolaires, qui régulent alors différemment la transmission des potentiels d'action à l'encéphale.

Dans la rétine, l'information visuelle provenant des bâtonnets et des cônes peut emprunter diverses voies. Une partie de l'information passe directement des cellules réceptrices aux neurones bipolaires, pour ensuite arriver aux cellules ganglionnaires. Dans d'autres cas, les cellules horizontales transmettent l'information d'un bâtonnet ou d'un cône à d'autres cellules réceptrices du même type et à plusieurs neurones bipolaires.

En quoi le fait de suivre plusieurs voies est-il adaptatif, pour l'information visuelle ? Examinons un exemple pour mieux comprendre. Lorsqu'un bâtonnet ou un cône illuminé stimule une cellule horizontale, cette dernière inhibe les photorécepteurs plus éloignés et les neurones bipolaires qui ne reçoivent pas de lumière. De ce fait, le point lumineux paraît plus brillant, et la zone non éclairée qui l'entoure semble encore plus sombre. Cette sorte d'intégration, qu'on appelle *inhibition latérale*, rend les contours plus nets et améliore le contraste de l'image. Essentielle au traitement de l'information visuelle, l'inhibition latérale a lieu à la fois dans l'encéphale et la rétine.

Une cellule ganglionnaire unique reçoit de l'information d'un grand nombre de bâtonnets et de cônes, et chaque bâtonnet ou cône réagit à l'énergie lumineuse venant d'une certaine direction. L'ensemble des bâtonnets et des cônes qui envoient de l'information à une cellule ganglionnaire unique forme le *champ récepteur* de cette cellule, c'est-à-dire la partie du champ visuel à laquelle la cellule est réceptive. Plus le nombre de bâtonnets ou de cônes dont une cellule ganglionnaire reçoit de l'information est petit, plus le champ récepteur est petit. Un petit champ récepteur donne une image plus nette, parce que l'information sur l'endroit où la lumière a atteint la rétine est plus précise. Les cellules ganglionnaires de la macula ont un champ récepteur très étroit, de sorte que l'acuité visuelle (netteté) est très élevée dans cette zone.

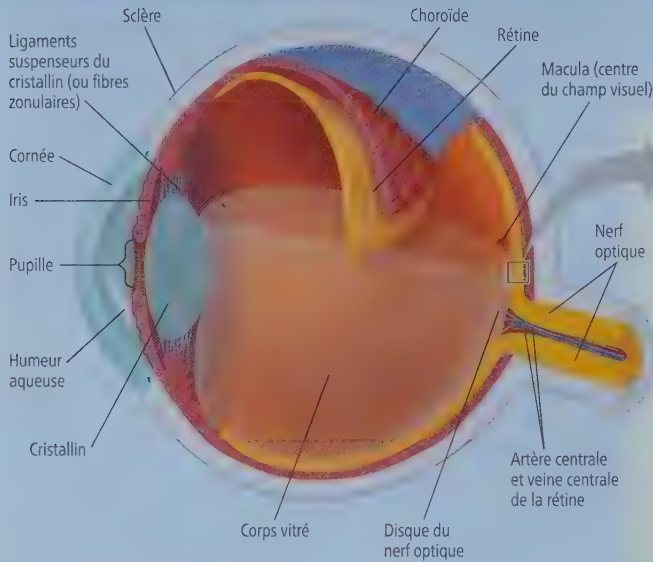
### Le traitement de l'information visuelle dans l'encéphale

Les axones des cellules ganglionnaires forment les nerfs optiques, qui transmettent à l'encéphale les potentiels d'action provenant des yeux (figure 50.20). Les nerfs optiques qui partent des deux yeux se croisent à la hauteur du *chiasma optique*, situé vers le centre de la base du cortex cérébral. Les axones des nerfs optiques sont acheminés vers le chiasma optique de telle sorte que les sensations provenant de la partie gauche du champ visuel sont transmises au côté droit du cerveau, et que les sensations provenant de la partie droite du champ visuel sont acheminées au côté gauche du cerveau. (Il importe de noter que chaque champ, droit ou gauche, est perçu par les deux yeux.)

À l'intérieur de l'encéphale, la plupart des axones des cellules ganglionnaires conduisent aux *corps géniculés latéraux*, dont les axones vont jusqu'au *cortex visuel primaire* du cerveau. D'autres neurones acheminent l'information jusqu'à des centres visuels situés ailleurs dans le cortex et où l'information visuelle subit un traitement et une intégration plus poussés. Selon des chercheurs, au moins 30% du cortex cérébral, c'est-à-dire des centaines de millions de neurones probablement situés dans plusieurs douzaines de centres d'intégration, participe à la formation de ce que nous « voyons » véritablement. On cherche actuellement à comprendre comment ces centres combinent les composantes de notre vision telles que la couleur, le mouvement, la profondeur, la forme et le détail.

### La vision des couleurs

Chez les vertébrés, la plupart des poissons, des amphibiens, des reptiles et des oiseaux voient très bien les couleurs. Les mammifères, en revanche, ne possèdent pas ce type de vision, à l'exception d'un petit nombre d'espèces dont font partie les humains

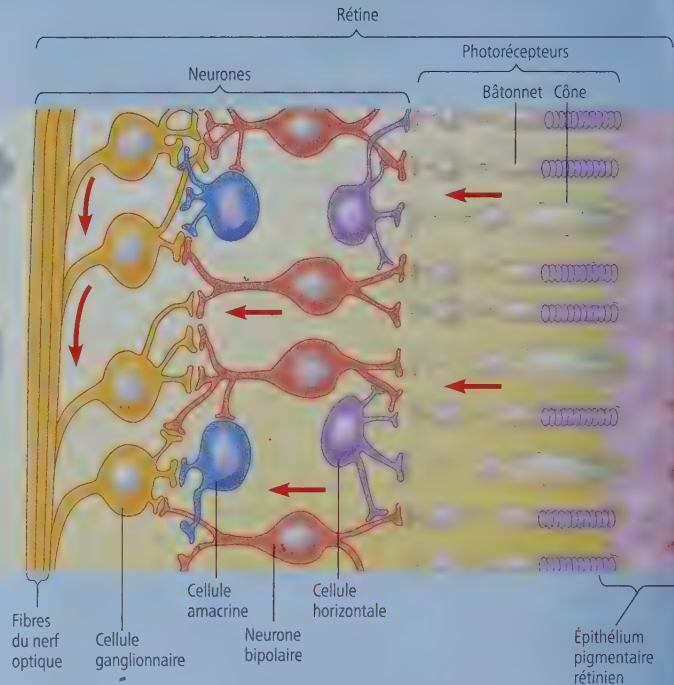


▲ 1 Vue d'ensemble de la structure de l'œil

En commençant par l'extérieur, l'œil humain est entouré de la conjonctive, une muqueuse (non montrée); de la sclère, un tissu conjonctif; et de la choroïde, une fine couche pigmentée. Sur le devant de l'œil, la sclère devient la *cornée*, la partie transparente, et la choroïde devient l'*iris*, la partie colorée. En changeant de taille, l'iris règle la quantité de lumière qui arrive dans la pupille, l'ouverture visible en son centre. Situés à l'intérieur de la choroïde, les neurones et les photorécepteurs de la **rétine** constituent la couche la plus profonde de l'œil, ou globe oculaire. Le nerf optique sort de l'œil au niveau du disque optique, ou papille optique.

Le **cristallin** est un disque protéique transparent qui divise l'œil en deux chambres. Devant le cristallin se trouve l'*humeur aqueuse*, un liquide transparent et incolore. Lorsque les conduits qui permettent l'écoulement de l'*humeur aqueuse* sont bouchés, il peut se former un glaucome. Cette maladie de l'œil cause une augmentation de la pression qui comprime la rétine, endommageant ainsi le nerf optique, ce qui peut entraîner la cécité. Derrière le cristallin se trouve le *corps vitré* (ou *humeur vitrée*), une substance gélatineuse (montrée ici dans la partie inférieure du globe oculaire).

et d'autres primates. Pour les félins et les autres mammifères qui sont plus actifs la nuit, la présence d'un grand nombre de bâtonnets dans la rétine représente une adaptation qui leur procure une excellente vision dans l'obscurité. Leur vision des couleurs est toutefois limitée, et ils voient probablement le monde dans des tons de pastel pendant le jour.



▲ 2 La rétine

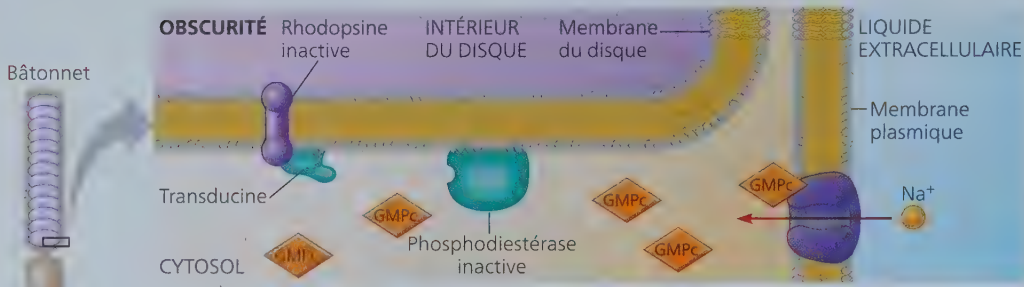
La lumière (venant de la gauche dans l'illustration ci-dessus) frappe la rétine et doit traverser plusieurs couches transparentes de neurones pour atteindre les bâtonnets et les cônes, deux types de photorécepteurs dont la forme diffère autant que la fonction. Les neurones de la rétine transmettent ensuite au nerf optique et au cerveau l'information visuelle captée par les photorécepteurs (les flèches rouges indiquent les voies empruntées). Chaque *neurone bipolaire* reçoit de l'information de plusieurs bâtonnets et cônes, et chaque *cellule ganglionnaire* en reçoit de plusieurs neurones bipolaires. Les *cellules horizontales* et les *cellules amacrines* intègrent l'information de part et d'autre de la rétine.

Le disque optique fait partie de la rétine. Comme il est dépourvu de photorécepteurs, il forme une « tache aveugle », c'est-à-dire une zone qui ne perçoit pas la lumière.

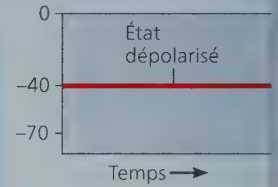
Chez les humains, la perception des couleurs dépend de la présence de trois sous-groupes de cônes, chacun ayant son propre pigment visuel : rouge, vert ou bleu. Les trois pigments visuels, appelés *photopsines*, sont formés par la liaison du rétinol à trois différents types d'opsine. Les légères différences entre les opsines font que chaque photopsine absorbe certaines ondes



(a) Dans l'obscurité, la liaison du GMPc et du Na<sup>+</sup> abondant dans le cytosol déclenche l'ouverture des canaux par lesquels passe un flux de Na<sup>+</sup> qui maintient dépolariée la membrane plasmique de la cellule photoréceptrice.

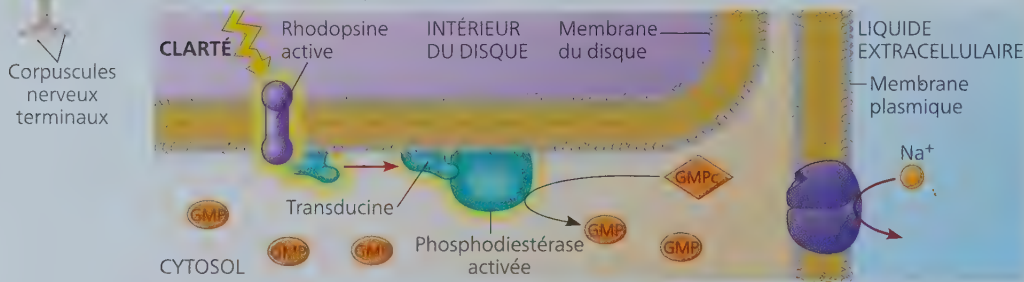


Potentiel de membrane (mV) à travers la membrane plasmique

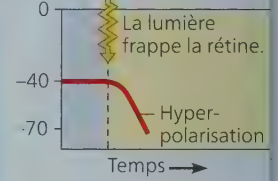


Dans l'obscurité, la cellule dépolariée libère du glutamate, un neurotransmetteur, aux corpuscules nerveux terminaux.

(b) La lumière déclenche une cascade d'événements qui activent la rhodopsine, la transducine et l'enzyme phosphodiesterase, laquelle convertit le GMPc en GMP. Lorsque le GMPc devient moins abondant, il cesse d'occuper les sites de liaison des canaux, ce qui provoque leur fermeture et l'hyperpolarisation de la cellule.

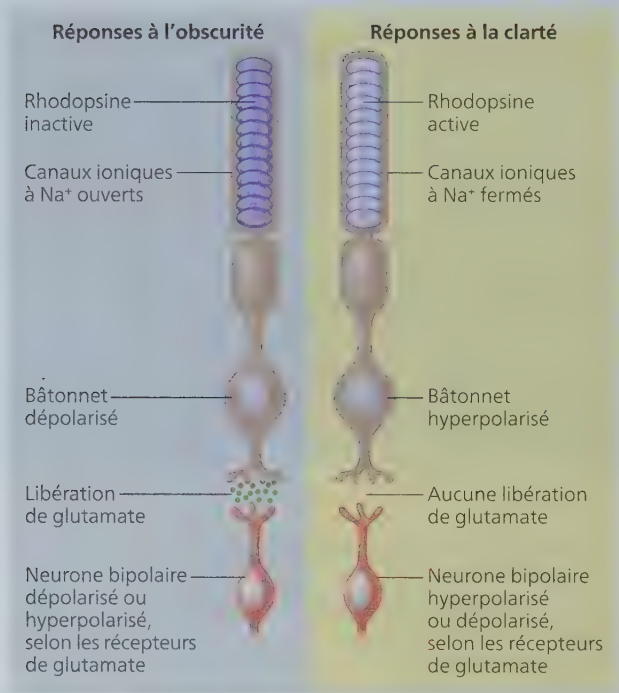


Potentiel de membrane (mV) à travers la membrane plasmique



À la clarté, la cellule s'hyperpolarise et cesse de libérer du glutamate.

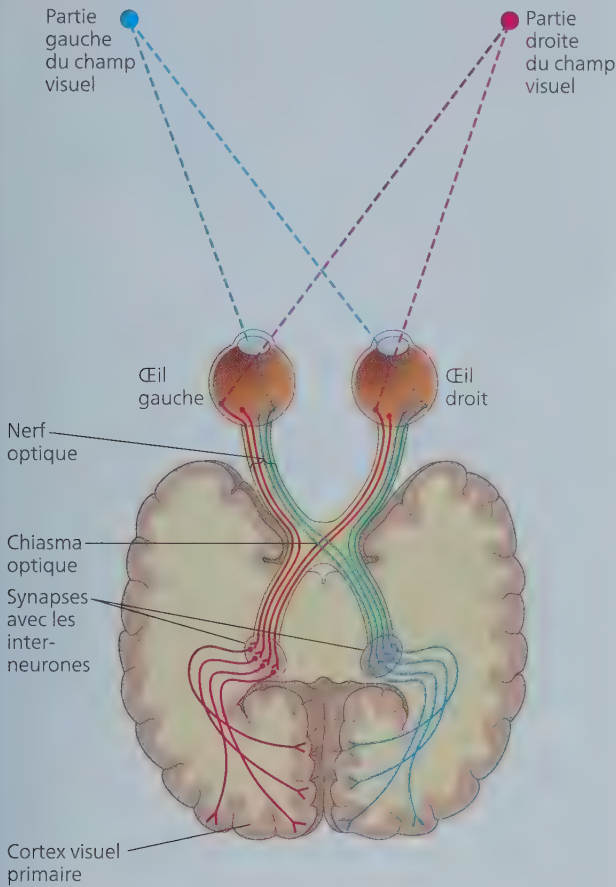
▲ **Figure 50.18** La réaction d'une cellule photoréceptrice à la lumière. La lumière déclenche un potentiel de récepteur dans un bâtonnet (montré ici) ou un cône. Notez que, pour les photorécepteurs, ce changement dans le potentiel de membrane correspond à une hyperpolarisation de la membrane, et non à une dépolariation.



◀ **Figure 50.19** L'activité synaptique des bâtonnets à la lumière et à l'obscurité.

? Comme les bâtonnets, les cônes sont dépolariés quand leurs molécules d'opsine sont inactives. Dans le cas d'un cône, pourquoi pourrait-il être trompeur de parler de réaction à l'obscurité ?

▼ **Figure 50.20** Les voies nerveuses de la vision. Chaque nerf optique contient environ un million d'axones qui forment des synapses avec les interneurons dans les corps géniculés latéraux. Ces derniers acheminent les sensations jusqu'au cortex visuel primaire, considéré comme le premier des nombreux centres cérébraux qui participent à l'élaboration de nos perceptions visuelles.



courant chez les hommes que chez les femmes (5 à 8 % des hommes, contre moins de 1 % des femmes). Pourquoi ? Parce que les gènes humains pour les pigments rouges et verts sont situés sur le chromosome X. (Rappelez-vous que les hommes n'ont qu'un seul chromosome X.) De ce fait, il suffit d'une seule copie défectueuse de l'un ou l'autre pour altérer la perception des couleurs chez les garçons, tandis que les deux copies doivent être défectueuses pour causer un daltonisme chez les filles. (Le gène du pigment bleu se trouve sur le chromosome 7.)

Des expériences portant sur le daltonisme chez les singes-écureuils (*Saimiri sciureus*) ont permis à des chercheurs de faire une découverte importante dans le domaine de la thérapie génique. Ces singes possèdent seulement deux gènes pour l'opsine ; l'un est sensible à la lumière bleue, l'autre, à la lumière verte ou rouge, selon l'allèle. Comme le gène de l'opsine sensible au rouge ou au vert est lié au chromosome X, tous les mâles ne possèdent que la version sensible au rouge ou celle sensible au vert, et sont donc daltoniens pour le rouge et le vert. Toujours est-il que les chercheurs ont injecté un virus contenant le gène de la version manquante dans la rétine des singes mâles adultes.

▼ **Figure 50.21** La correction de la vision des couleurs par la thérapie génique. Autrefois daltonien, ce singe mâle adulte est maintenant capable de distinguer le rouge du vert grâce au traitement génique qu'il a reçu.



**FAITES DES LIENS** ► Le daltonisme rouge-vert est lié à l'X chez les singes-écureuils et les humains (voir la figure 15.7). Pourquoi le mode de transmission de l'anomalie chez les humains ne se manifeste-t-il pas de la même façon chez les singes-écureuils ?

Après 20 semaines, le nouvel allèle d'opsine s'exprimait dans les cônes, et les singes avaient commencé à distinguer le rouge du vert dans un champ de points colorés (figure 50.21).

Ces expériences sur la thérapie génique montrent qu'il est possible de créer ou d'activer les circuits neuronaux nécessaires au traitement de l'information visuelle même chez des adultes. Elles ouvrent une avenue prometteuse quant au traitement génique de plusieurs troubles de la vue. En fait, la thérapie génique a déjà été utilisée pour traiter l'amaurose congénitale de Leber, une affection héréditaire dégénérative de la rétine qui entraîne une grave perte de la vision à la naissance. Après avoir utilisé la thérapie génique pour corriger la vision chez des chiens et des souris atteints d'amaurose congénitale, des chercheurs ont réussi à traiter cette maladie chez des humains en injectant le gène fonctionnel dans un vecteur viral (voir la figure 20.22).

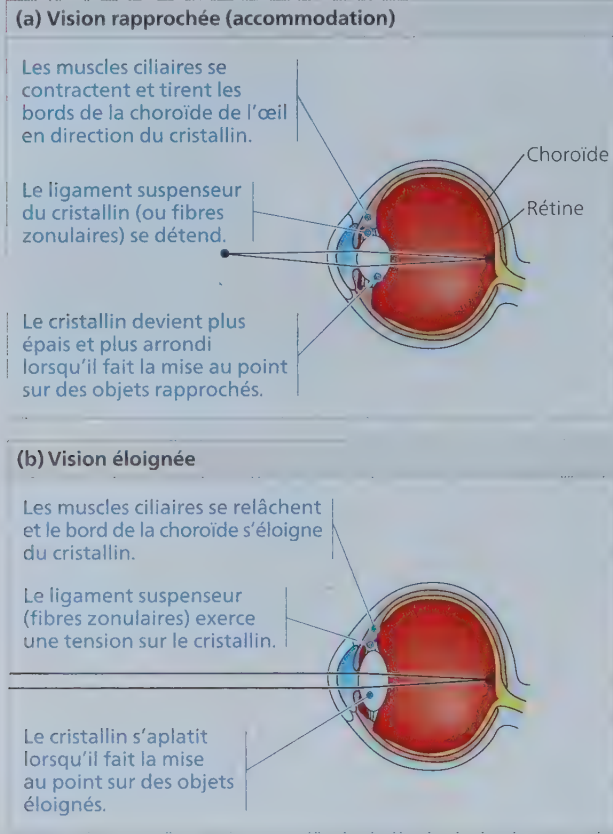
### Le champ visuel

En plus de traiter l'information visuelle, le cerveau contrôle l'information captée, notamment par la mise au point. Comme nous l'avons vu précédemment et comme le montre la figure 50.22, le cristallin change de forme pour faire la mise au point. Ainsi, lorsqu'on regarde un objet rapproché, le cristallin devient presque sphérique. Pour faire la mise au point sur un objet éloigné, il s'aplatit.

Bien que notre vision périphérique nous permette de voir des objets sur presque 180°, la répartition des photorécepteurs dans l'œil limite ce que nous voyons de même que l'acuité avec laquelle nous voyons. La rétine humaine comprend environ 125 millions de bâtonnets et 6 millions de cônes. Dans la **macula**, le centre du champ visuel, il n'y a aucun bâtonnet, mais une très forte densité de cônes, soit environ 150 000 récepteurs par mm<sup>2</sup>. La quantité de cônes par rapport aux bâtonnets diminue à mesure qu'on s'éloigne de la macula ; dans les régions périphériques, il n'y a que des bâtonnets. Le jour, on voit mieux en regardant directement les objets, parce que la lumière frappe directement les cônes densément disposés dans la macula. Par contre, la nuit,

### ▼ Figure 50.22 La mise au point dans un œil de mammifère.

Des muscles lisses ciliaires régulent la forme du cristallin, qui dévie la lumière et la concentre sur la rétine. Plus le cristallin est épais (sphérique), plus l'angle de réfraction (déviation) de la lumière augmente.



on voit moins bien si on regarde directement un objet faiblement éclairé, car les bâtonnets (les plus sensibles des photorécepteurs) se trouvent à l'extérieur de la macula. Ainsi, on verra mieux une étoile pâle si on fait la mise au point juste à côté.

### RETOUR SUR LE CONCEPT 50.3

1. Comparez les organes photorécepteurs des planaires et des mouches. Expliquez comment chacun est adapté au mode de vie de l'animal.
2. Dans la presbytie, le cristallin perd son élasticité et demeure constamment aplati. D'après vous, comment cette affection se répercute-t-elle sur la vision d'une personne ?
3. **ET SI ?** ► Notre cerveau reçoit plus de potentiels d'action quand nos yeux sont exposés à la lumière, même si nos photorécepteurs libèrent plus de neurotransmetteurs dans l'obscurité. Comment expliqueriez-vous ce phénomène ?
4. **FAITES DES LIENS** ► Comparez la fonction du rétinale dans votre œil avec celle de la chlorophylle, un pigment de la photosynthèse des végétaux (voir le concept 10.2).

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## Les sens du goût et de l'odorat font appel à des groupes similaires de récepteurs sensoriels

Les animaux ont recours à leurs organes de détection chimique pour toutes sortes de besoins, comme trouver des partenaires sexuels, reconnaître un territoire marqué ou se repérer pendant leur migration. La « communication » de nature chimique est particulièrement importante pour les animaux qui, comme les fourmis (famille des formicidés) et les abeilles (famille des apidés), vivent en grands groupes sociaux.

Chez tous les animaux, le goût et l'odorat jouent un rôle important dans le comportement alimentaire. Les sens du **goût** et de l'**odorat** reposent sur l'existence de chimiorécepteurs qui détectent des substances particulières dans le milieu. Chez les animaux terrestres, le goût permet de distinguer des substances chimiques appelées **molécules gustatives** sous forme de solutions, et l'odorat sert à reconnaître les substances chimiques volatiles, les **molécules odorantes**, qui sont transportées par l'air. Il n'existe pas de distinction entre le goût et l'odorat dans les milieux aquatiques.

Chez les insectes, les récepteurs du goût se trouvent à l'intérieur de cils sensoriels situés sur les pattes et les pièces buccales. Les insectes se servent de leur sens du goût pour choisir les aliments. Un cil gustatif renferme plusieurs cellules chimioréceptrices, chacune étant particulièrement sensible à un certain type de molécule gustative, comme le sucré ou le salé. Les insectes peuvent aussi détecter les substances chimiques présentes dans l'air au moyen de leurs cils olfactifs, localisés habituellement sur les antennes (voir la figure 50.6). La substance chimique appelée DEET (*N,N*-diéthyl-3-méthylbenzamide), qu'on vend comme répulsif à insectes, protège des piqûres en bloquant le récepteur olfactif des moustiques qui détecte l'odeur humaine.

### Le goût chez les mammifères

Les humains et autres mammifères perçoivent cinq types de molécules gustatives : le sucré, l'aigre, le salé, l'amer et l'umami. L'umami (du mot japonais signifiant « savoureux ») provient d'une stimulation engendrée par le glutamate, un acide aminé excitateur. Le glutamate monosodique (MSG) est souvent utilisé comme exhausteur de goût, mais certains aliments, tels que la viande et le fromage vieilli, en contiennent naturellement, ce qui leur confère une saveur particulière.

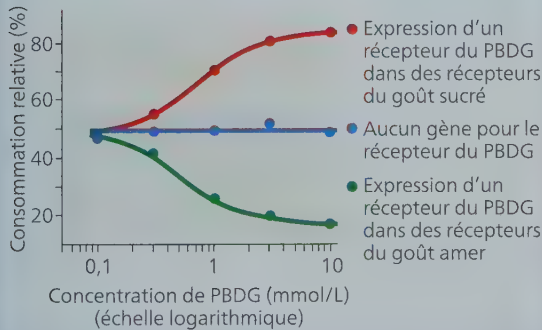
Pendant des décennies, un grand nombre de chercheurs croyaient qu'une cellule gustative pouvait avoir plus d'un type de récepteur. D'autres estimaient que chaque cellule gustative avait un seul type de récepteur, ce qui programmait la cellule à reconnaître un seul des cinq goûts. Pour tester cette hypothèse, des scientifiques ont utilisé un clone du récepteur de goût amer pour reprogrammer génétiquement la perception des saveurs chez une souris (**figure 50.23**). Cette expérience de reprogrammation et d'autres études ont montré qu'une cellule gustative exprime un seul type de récepteur et détecte des molécules gustatives correspondant uniquement à une des cinq sensations gustatives.

## Comment les mammifères détectent-ils les molécules gustatives ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ Pour mieux comprendre la perception des saveurs chez les mammifères, des chercheurs ont utilisé une substance chimique appelée phényl- $\beta$ -D-glucopyranoside (PBDG). Les humains trouvent le goût du PBDG extrêmement amer. Toutefois, les souris ne semblent pas posséder de récepteur pour le PBDG; elles évitent de boire de l'eau contenant d'autres substances amères, mais elles n'ont aucune aversion pour l'eau contenant du PBDG. Les chercheurs ont formulé l'hypothèse que des souris mutantes possédant un récepteur pour le PBDG réagiraient à sa présence, soit en l'évitant, soit en en consommant davantage.

■ **EXPÉRIENCE** ■ À l'aide d'une stratégie de donage moléculaire, les chercheurs ont produit des souris qui fabriquaient le récepteur de PBDG des humains dans des cellules qui, normalement, ont un récepteur du goût sucré ou un récepteur du goût amer. On donnait aux souris le choix entre deux bouteilles, l'une remplie d'eau pure et l'autre remplie d'eau contenant du PBDG à diverses concentrations. Les chercheurs observaient alors les souris pour voir si elles avaient une attirance ou une aversion pour le PBDG.

■ **RÉSULTATS** ■



■ **CONCLUSION** ■ Les chercheurs ont constaté que la présence d'un récepteur du goût amer dans des cellules réceptrices du goût sucré suffit pour attirer les souris vers la substance chimique amère. Ils ont conclu que l'encéphale mammalien doit donc percevoir le goût sucré ou amer uniquement en raison de l'activation de certains neurones sensoriels.

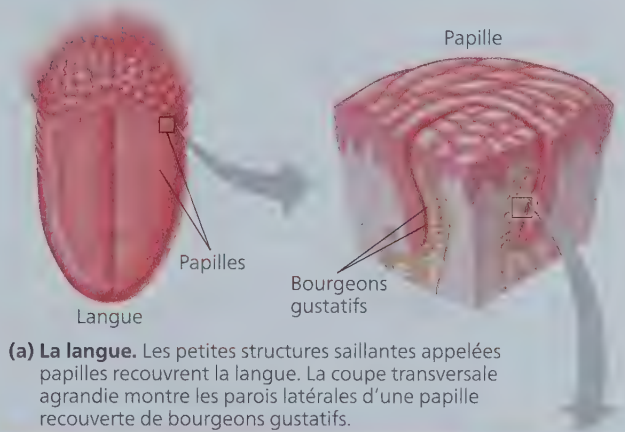
**Source des données:** K. L. Mueller et coll., The receptors and coding logic for bitter taste, *Nature* 434: 225-229 (2005).

**ET SI ?** ► Supposons qu'au lieu d'un récepteur de PBDG, les chercheurs avaient utilisé le récepteur d'un édulcorant dont les humains raffolent, mais que les souris détestent. En quoi les résultats de l'expérience auraient-ils été différents ?

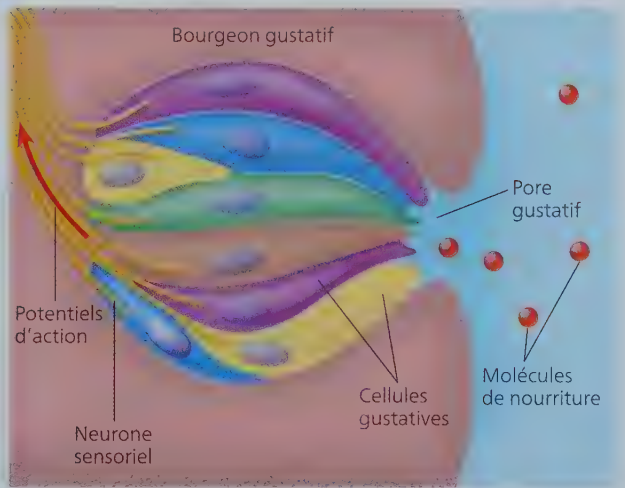
Chez les mammifères, les cellules réceptrices du goût (ou cellules gustatives) sont des cellules épithéliales groupées en **bourgeons gustatifs** dispersés dans plusieurs régions de la langue et de la bouche (figure 50.24). La plupart des bourgeons gustatifs qui se trouvent à la surface de la langue sont associés à des papilles, qui font saillie sur la langue. Toutes les parties de la langue qui portent des bourgeons gustatifs peuvent détecter les cinq types de goûts. (Les « cartes des sensations gustatives » qu'on nous présente souvent ne sont donc pas exactes.)

Les scientifiques ont identifié les protéines réceptrices des cinq sensations gustatives. La sensation du sucré, celle de l'umami et celle de l'amer requièrent chacune un ou plusieurs gènes codant pour un récepteur couplé à une protéine G, ou RCPG (voir les figures 11.7 et 11.8). Les humains possèdent un seul type de récepteur du goût sucré et un seul type de récepteur de l'umami, chacun étant composé d'une paire de protéines G différentes. Par contre, ils ont plus de 30 récepteurs différents pour

▼ **Figure 50.24** Les récepteurs du goût chez les humains.



(a) **La langue.** Les petites structures saillantes appelées papilles recouvrent la langue. La coupe transversale agrandie montre les parois latérales d'une papille recouverte de bourgeons gustatifs.



**Légende**

■ Sucré ■ Aigre ■ Umami ■ Salé ■ Amer

(b) **Les bourgeons gustatifs.** Les bourgeons gustatifs de toutes les parties de la langue contiennent des cellules sensorielles réceptrices, ou cellules gustatives, pour chacun des cinq types de goûts.

le goût amer, et chacun de ces récepteurs peut reconnaître plusieurs saveurs amères. D'autres protéines RCPG interviennent dans l'odorat, comme nous le verrons dans la prochaine section.

Le récepteur du goût aigre appartient au groupe des TRP et ressemble au récepteur de capsaïcine et à d'autres protéines thermoréceptrices. Dans les bourgeons gustatifs, les protéines TRP du récepteur du goût aigre s'assemblent en un canal ionique de la membrane plasmique de la cellule gustative. La liaison d'une substance aigre au récepteur déclenche un changement dans le canal ionique. La dépolarisation a lieu et active un neurone sensoriel.

Il s'avère que le récepteur du goût salé est un canal à sodium. Comme on pourrait s'y attendre, ce récepteur détecte spécifiquement les sels de sodium, comme le NaCl utilisé en cuisine.

## L'odorat chez les humains

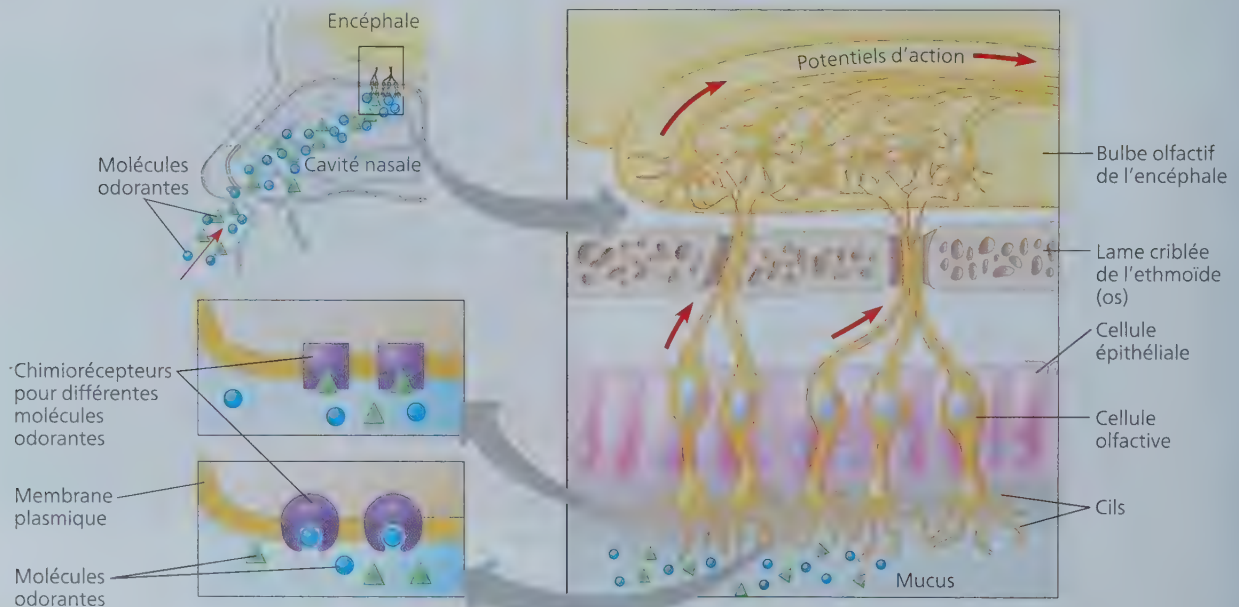
Contrairement aux cellules gustatives, les cellules olfactives sont des neurones. Les cellules olfactives garnissent la partie supérieure de la cavité nasale et envoient des gaines directement au bulbe olfactif de l'encéphale (**figure 50.25**). Les extrémités réceptrices de ces cellules comportent des cils qui s'étendent dans la couche de mucus recouvrant la paroi de la cavité nasale. Lorsqu'une molécule odorante arrive dans cette région par diffusion, elle se lie à une protéine RCPG spécifique appelée récepteur olfactif, qui se trouve sur la membrane plasmique des cils olfactifs. Ce couplage amorce une voie de transduction du signal qui mène à la production d'AMP cyclique (AMPc). Dans les cellules olfactives, l'AMPc entraîne l'ouverture des canaux ioniques qui

se trouvent dans la membrane plasmique, et qui sont perméables à la fois aux ions  $\text{Na}^+$  et aux ions  $\text{Ca}^{2+}$ . L'entrée de ces ions dépolarise la membrane, de sorte que le récepteur olfactif produit des potentiels d'action.

Les mammifères peuvent distinguer des milliers d'odeurs, chacune étant produite par une molécule odorante distincte par sa structure. Mais comment une discrimination sensorielle aussi large est-elle possible? La réponse a été trouvée par Richard Axel et Linda Buck à la suite d'expériences effectuées sur des souris qui ont conduit à la découverte d'une famille de plus de 1 200 gènes de récepteurs olfactifs. Axel et Buck ont d'ailleurs reçu un prix Nobel pour leurs travaux en 2004. Les humains possèdent uniquement 380 gènes de récepteurs olfactifs; c'est beaucoup moins que les souris, mais cela représente tout de même presque 2% de tout notre génome. L'identification des odeurs repose sur deux propriétés fondamentales du système olfactif. En premier lieu, chaque cellule olfactive exprime un seul gène de récepteur olfactif. En second lieu, les cellules qui expriment un même gène de récepteur olfactif transmettent les potentiels d'action à une même petite région du bulbe olfactif.

Une fois qu'une molécule odorante est détectée, l'information captée par les récepteurs olfactifs est transmise et intégrée. Des études génétiques sur les souris, les vers et les mouches ont montré que les signaux du système nerveux régulent ce processus en amplifiant ou en réduisant la réaction aux molécules odorantes détectées. C'est ce qui permet aux animaux de trouver l'emplacement des sources de nourriture même si la concentration d'une molécule odorante importante est très faible ou, au contraire, très élevée.

▼ **Figure 50.25 L'odorat chez l'humain.** Les molécules odorantes se fixent à des récepteurs protéiques particuliers dans la membrane plasmique des cellules chimioréceptrices et créent des potentiels d'action. Chaque cellule olfactive ne porte qu'un type de chimiorécepteur. Comme on le voit ici, les cellules qui expriment des chimiorécepteurs différents détectent des molécules odorantes différentes.



**ET SI ?** ► Si vous pulvérisez un désodorisant dans une pièce qui sent le moisi, cela modifiera-t-il la détection, la transmission ou la perception des molécules odorantes responsables de cette odeur de moisi ?

L'étude d'organismes modèles montre aussi que l'encéphale ne traite pas les mélanges complexes de molécules odorantes en additionnant simplement les signaux individuels. Il intègre plutôt l'information olfactive de différents récepteurs en une seule et même sensation, ce qui contribue à la perception de l'environnement à l'instant même, mais aussi au souvenir des événements et des émotions.

Bien que les récepteurs et les voies nerveuses du goût et de l'odorat soient indépendants, il existe des interactions entre les deux sens. En fait, une grande partie de ce que nous attribuons au goût dépend de l'odorat. Ainsi, si l'organe olfactif est congestionné en raison d'un rhume, les sensations du goût sont considérablement réduites.

#### RETOUR SUR LE CONCEPT 50.4

1. Expliquez pourquoi certains récepteurs gustatifs et tous les récepteurs olfactifs utilisent des récepteurs couplés à des protéines G, alors que seules les cellules olfactives produisent des potentiels d'action.
2. Les voies qui font intervenir les protéines G permettent une intensification du signal durant la transduction de ce dernier, un changement qu'on appelle amplification. En quoi cela peut-il être avantageux dans l'odorat ?
3. **ET SI ?** ► Si vous découvrez chez des souris une mutation qui modifie la capacité de goûter le sucré, l'amer et l'umami, mais pas l'aigre ni le salé, que pouvez-vous supposer à propos de l'endroit où la mutation agit dans les voies de signalisation empruntées par ces récepteurs ?  
*Voir les réponses proposées à l'appendice A.*

#### CONCEPT 50.5

### La fonction musculaire repose sur l'interaction physique de filaments protéiques

Tout au long de l'explication des mécanismes sensoriels, nous avons constaté que l'arrivée de l'information sensorielle dans le système nerveux peut déclencher certains comportements chez les animaux. Nous avons vu, comme exemples, le condylure étoilé qui trouve sa nourriture par sensations tactiles, l'écrevisse qui nage sur le dos lors d'une expérience portant sur ses statocystes et la planaire qui s'éloigne de la lumière. Les divers comportements des animaux reposent sur des mécanismes fondamentaux universels : pour qu'un animal se nourrisse, nage ou rampe, son système nerveux doit déclencher une activité musculaire.

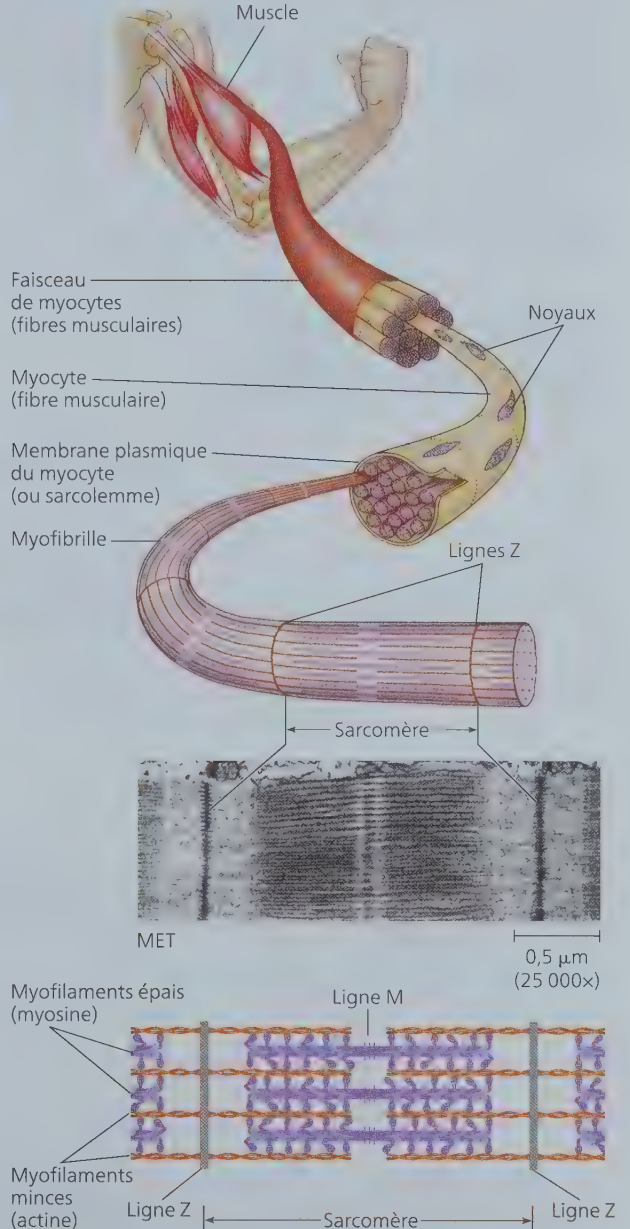
La contraction des cellules musculaires repose sur l'interaction entre les structures protéiques appelées myofilaments minces et myofilaments épais. Le principal constituant des **myofilaments minces** est l'actine, une protéine globulaire. Dans les myofilaments minces, deux brins d'actine polymérisée sont enroulés l'un sur l'autre ; des structures d'actine semblables appelées microfilaments jouent un rôle important dans la mobilité cellulaire. Quant aux **myofilaments épais**, ce sont des groupes décalés de molécules de myosine. La contraction musculaire est le résultat du mouvement des myofilaments activés

par l'énergie chimique ; par contre, l'extension musculaire se produit uniquement de manière passive. Pour comprendre le rôle des myofilaments dans la contraction musculaire, étudions les muscles squelettiques des vertébrés.

### Les muscles squelettiques des vertébrés

Les **muscles squelettiques** des vertébrés, qui sont rattachés aux os et produisent le mouvement, se caractérisent par un emboîtement d'unités de plus en plus petites (**figure 50.26**).

▼ **Figure 50.26** La structure d'un muscle squelettique.



**HABILETÉS VISUELLES** ► En examinant cette figure, diriez-vous que chaque myofibrille comprend plusieurs sarcomères ou que chaque sarcomère comprend plusieurs myofibrilles ? Expliquez votre réponse.

Un muscle squelettique consiste en un faisceau de longues fibres disposées dans le sens de la longueur. Chacune de ces fibres, appelée myocyte, est une cellule qui renferme de nombreux noyaux, chaque noyau provenant d'une des cellules embryonnaires qui ont fusionné pour former le myocyte. Ces noyaux sont entourés de **myofibrilles** disposées dans le sens de la longueur. Les myofibrilles sont des faisceaux de myofilaments minces et de myofilaments épais.

Les myofibrilles des myocytes (fibres musculaires) sont composées de sections répétitives appelées sarcomères. Le **sarcomère** est l'unité contractile fondamentale du muscle. L'alignement des extrémités du sarcomère, appelées lignes Z, avec les myofibrilles voisines donne des bandes (stries) visibles au microscope photonique. C'est pour cette raison que le muscle squelettique porte aussi le nom de *muscle strié*. Les myofilaments minces sont reliés aux lignes Z et se prolongent jusqu'au centre du sarcomère. Les myofilaments épais, quant à eux, sont reliés aux lignes M au centre du sarcomère.

Au repos, les myofilaments minces et épais ne se recouvrent pas complètement. Près du bord du sarcomère, il y a uniquement des myofilaments minces, tandis que la zone du centre ne contient que des myofilaments épais. Cette disposition des myofilaments nous permet de comprendre la façon dont le sarcomère, et donc l'ensemble du muscle, se contracte.

### Le modèle de contraction musculaire par glissement des myofilaments

Pendant sa contraction, le muscle raccourcit, mais la longueur des myofilaments qui causent la contraction ne change pas. Pour expliquer cet apparent paradoxe, examinons le fonctionnement du muscle à l'échelle du sarcomère. Comme le montre la **figure 50.27**, les myofilaments s'emboîtent les uns dans les autres, à la manière d'un bâton de randonnée télescopique. Selon la **théorie de la contraction par glissement des myofilaments**, formulée par H. E. Huxley, J. Hanson et A. F. Huxley en 1954, ni les myofilaments minces ni les myofilaments épais ne changent de longueur lorsque le sarcomère raccourcit; ils

glissent plutôt les uns sur les autres dans le sens de la longueur et se chevauchent de plus en plus.

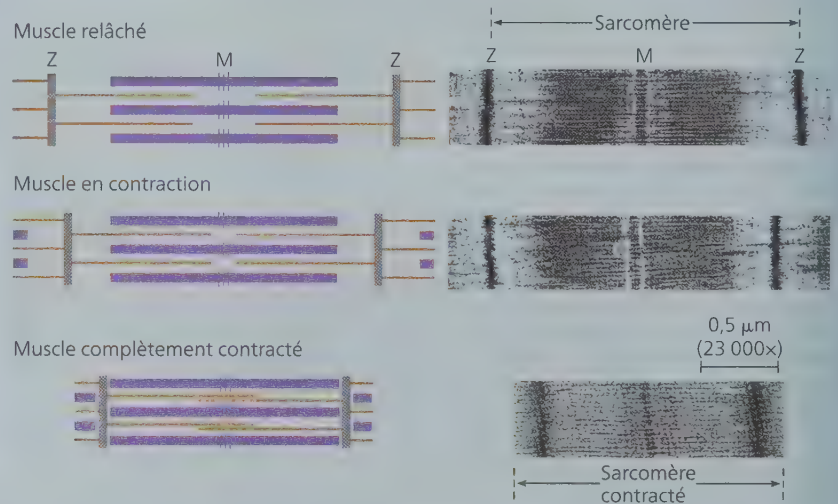
La **figure 50.28** illustre les cycles de changements qui ont lieu dans la molécule de myosine qui convertissent l'énergie chimique de l'ATP en glissement longitudinal des myofilaments.

Comme le montre la figure, ce type de molécule comporte une «queue», longue région fibreuse, et une «tête» globulaire pointant sur le côté. La queue adhère aux queues des autres molécules de myosine qui forment le myofilament épais. Les réactions bioénergétiques qui engendrent les contractions ont lieu dans la tête de la molécule de myosine, ou tête de myosine. Celle-ci peut se lier à l'ATP. L'hydrolyse de l'ATP lié convertit la myosine en sa configuration de haute énergie et la lie à l'actine, formant un pont et tirant le myofilament mince vers le centre du sarcomère. Lorsqu'une nouvelle molécule d'ATP se lie à la tête de myosine, le pont est rompu, libérant ainsi la tête de myosine du filament d'actine.

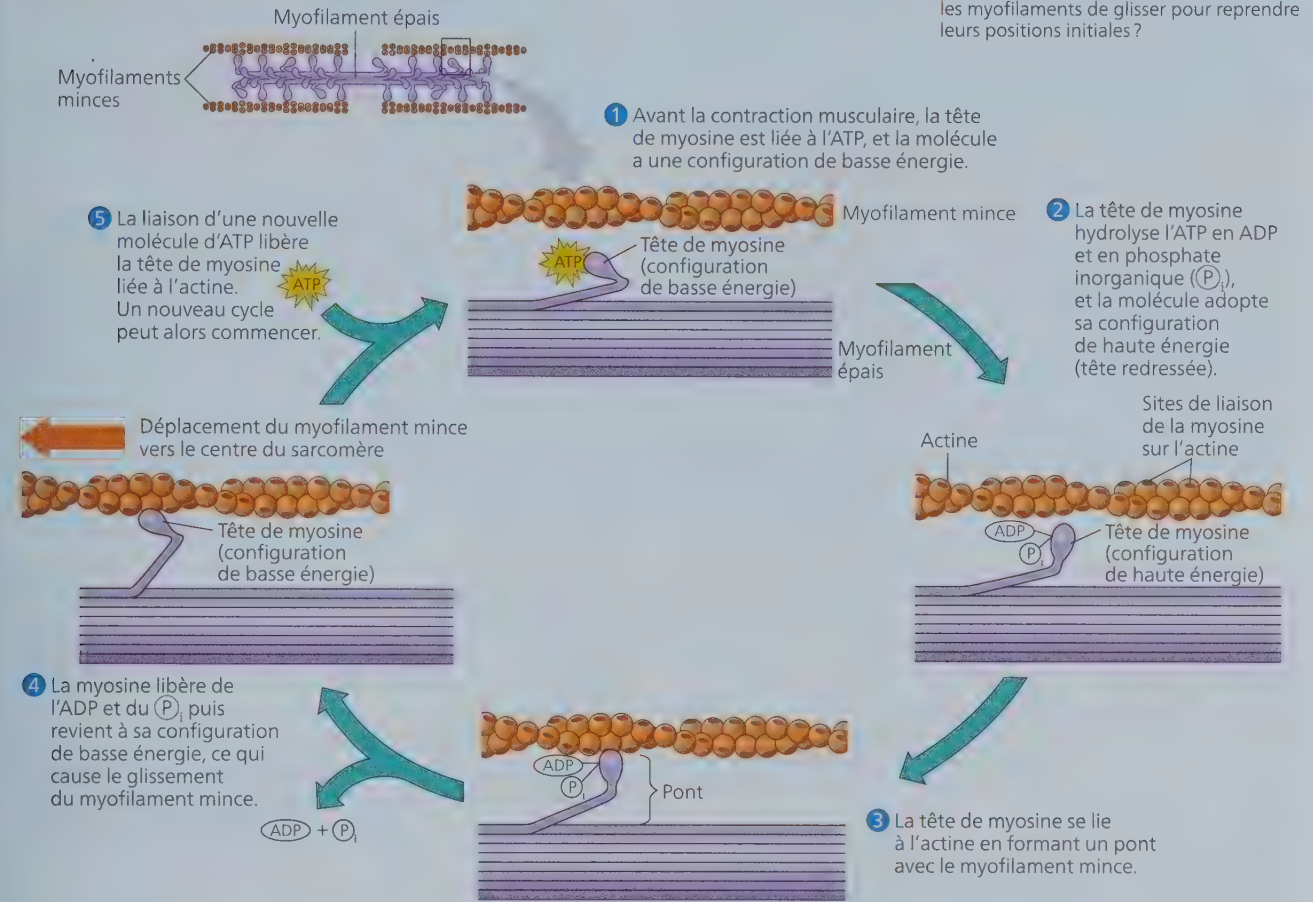
Durant la contraction musculaire, le cycle suivant se répète à de nombreuses reprises: la tête libre de la molécule de myosine dissocie le nouvel ATP, puis s'associe à un nouveau site de liaison situé sur une autre molécule d'actine, plus loin le long du myofilament mince. Chacune des quelque 300 têtes présentes sur un myofilament épais-forme et reforme environ 5 ponts par seconde, ce qui provoque le glissement des myofilaments les uns sur les autres.

Un myocyte au repos contient en général juste assez d'ATP pour quelques contractions (la réserve d'ATP se vide en six secondes). L'énergie nécessaire aux contractions répétées est emmagasinée dans deux autres composés: la phosphocréatine et le glycogène. La phosphocréatine fabrique rapidement de l'ATP en ajoutant un groupement phosphate à l'ADP. La réserve de phosphocréatine est suffisante pour alimenter les contractions pendant 15 à 30 secondes environ. Le glycogène, un composé formant un peu plus de 1% de la masse d'un myocyte, est décomposé en glucose, lequel peut servir à produire de l'ATP. Lors d'une activité musculaire légère ou modérée, le glucose est métabolisé par l'intermédiaire de la respiration aérobie. Ce

► **Figure 50.27** Le modèle de contraction musculaire par glissement des myofilaments. Comme le montrent les illustrations de gauche, la longueur des myofilaments épais (myofilaments de myosine, représentés en violet) et des myofilaments minces (myofilaments d'actine, en orangé) reste la même pendant le raccourcissement d'un sarcomère et la contraction d'un myocyte.



▼ **Figure 50.28** Les interactions entre la myosine et l'actine à l'origine des contractions des myocytes.



? Quand l'ATP se lie à la tête de molécules de myosine, qu'est-ce qui empêche les myofilaments de glisser pour reprendre leurs positions initiales ?

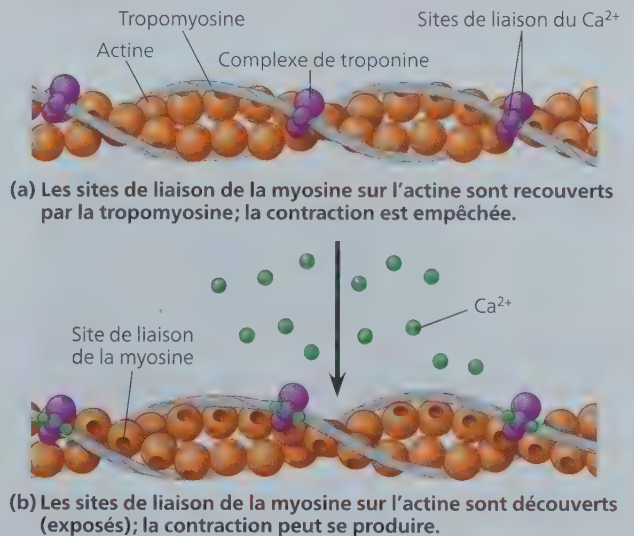
processus métabolique hautement efficace permet environ 1 heure de contractions soutenues. Lors d'une activité musculaire intense, l' $O_2$  devient un facteur limitant, si bien que l'ATP est plutôt produite par fermentation lactique (voir le concept 9.5). Quoique très rapide, cette voie anaérobie produit beaucoup moins d'ATP par molécule de glucose et n'alimente qu'environ 1 minute de contractions soutenues.

### Le rôle du calcium et des protéines régulatrices

Les protéines liées à l'actine jouent des rôles essentiels dans la régulation de la contraction d'un muscle. Dans un myocyte au repos, la **tropomyosine**, une protéine régulatrice, et le **complexe de troponine**, un ensemble de protéines régulatrices d'un autre type, sont liés aux brins d'actine des myofilaments minces. Les sites de liaison de la myosine sur l'actine sont recouverts de tropomyosine, ce qui empêche l'actine et la myosine d'interagir (**figure 50.29a**).

Les neurones moteurs amorcent l'interaction entre l'actine et la myosine en déclenchant la libération de  $Ca^{2+}$  dans le cytosol. Une fois dans le cytosol, le  $Ca^{2+}$  se lie au complexe de troponine, et cette liaison a pour effet d'exposer les sites de liaison de la myosine sur l'actine (**figure 50.29b**). Notons que l'effet du

▼ **Figure 50.29** Le rôle des protéines régulatrices et du calcium dans la contraction des myocytes. Chaque myofilament mince est constitué de deux brins d'actine, de deux longues molécules de tropomyosine et de nombreuses copies du complexe de troponine.



$\text{Ca}^{2+}$  est indirect : la liaison au  $\text{Ca}^{2+}$  provoque un changement de forme du complexe de troponine, ce qui déloge la tropomyosine des sites de liaison de la myosine.

Lorsque la concentration de  $\text{Ca}^{2+}$  augmente dans le cytosol, le glissement des myofilaments minces et épais devient possible, et le muscle se contracte. Lorsque la concentration cytoplasmique de calcium diminue, les sites de liaison sont recouverts, et la contraction cesse.

Les neurones moteurs effectuent la contraction musculaire par un processus à plusieurs étapes qui concourent au mouvement du  $\text{Ca}^{2+}$  dans le cytosol des cellules musculaires (figure 50.30). Le schéma de la figure 50.31 résume les événements de la contraction musculaire. Premièrement, l'arrivée d'un potentiel d'action aux corpuscules nerveux terminaux du neurone moteur ① libère un neurotransmetteur, l'acétylcholine. La liaison de l'acétylcholine aux récepteurs du myocyte provoque une dépolarisation qui déclenche dans celle-ci un potentiel d'action. Ce potentiel d'action se propage jusque dans les profondeurs du myocyte en suivant des replis de la membrane plasmique, les **tubules transverses**. ② Ces derniers entrent en contact avec le **réticulum sarcoplasmique (RS)**, un réticulum endoplasmique spécialisé. À mesure que le potentiel d'action se propage dans les tubules transverses, il provoque dans le RS des changements qui entraînent l'ouverture des canaux ioniques à  $\text{Ca}^{2+}$  ③. Les ions  $\text{Ca}^{2+}$  accumulés à l'intérieur du RS empruntent alors les canaux ouverts, pénètrent dans le cytosol ④ et se lient au complexe de troponine, ⑤ ce qui déclenche la contraction du myocyte.

Lorsque le potentiel d'action du neurone moteur cesse, la cellule musculaire se relâche, et les myofilaments reprennent alors leur position initiale. Le relâchement du muscle commence

quand les protéines de transport du RS retirent des ions  $\text{Ca}^{2+}$  du cytosol ⑥. Lorsque la concentration de  $\text{Ca}^{2+}$  dans le cytosol diminue, les protéines régulatrices liées au myofilament mince retournent à leur position de départ, ⑦ bloquant de nouveau les sites de liaison de la myosine sur l'actine. Au même moment, les ions  $\text{Ca}^{2+}$  retirés du cytosol s'accumulent dans le RS et forment les réserves qui serviront au prochain potentiel d'action.

Plusieurs maladies entraînent la paralysie parce qu'elles entravent l'excitation des myocytes squelettiques par les neurones moteurs. La sclérose latérale amyotrophique (SLA), par exemple, se caractérise par la dégénérescence des neurones moteurs de la moelle épinière et du tronc cérébral ainsi que par l'atrophie des myocytes ; c'est une maladie progressive qui entraîne généralement la mort dans les cinq années qui suivent l'apparition des symptômes. La myasthénie, elle, se distingue par la production d'anticorps dirigés contre les récepteurs d'acétylcholine présents sur les myocytes squelettiques. À mesure que la maladie progresse, le nombre de ces récepteurs diminue, et la transmission synaptique entre les neurones moteurs et les myocytes se détériore. Heureusement, il est possible de traiter la maladie avec des médicaments qui inhibent l'acétylcholinestérase ou bloquent le fonctionnement de certaines activités immunitaires.

### La régulation de la tension musculaire par les neurones

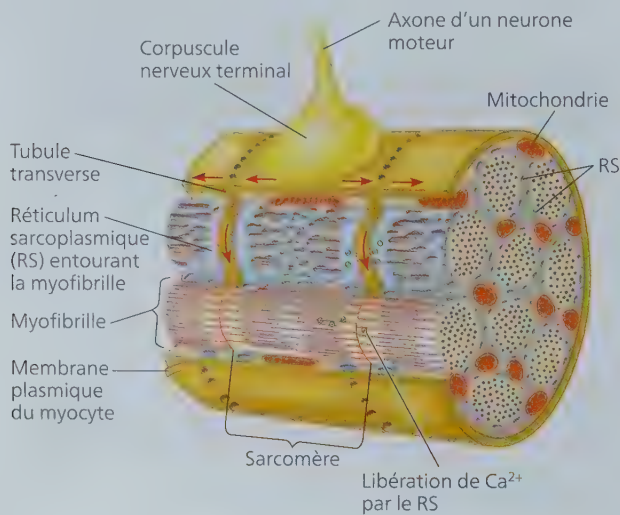
Alors que la contraction d'un myocyte squelettique est une brève contraction du type tout'ou rien, la contraction d'un *muscle entier* tel que le biceps brachial est graduée ; nous pouvons faire varier volontairement l'étendue et la force de la contraction. Le système nerveux produit des contractions graduées dans des muscles entiers en faisant varier (1) le nombre de myocytes qui se contractent et (2) la fréquence à laquelle les myocytes sont stimulés. Examinons chacun de ces mécanismes.

Chez les vertébrés, chaque myocyte squelettique est innervé par un seul neurone moteur, mais chaque neurone moteur se ramifie et peut être en contact, au moyen de synapses, avec un grand nombre de myocytes. Une **unité motrice** comprend un neurone moteur et tous les myocytes qu'il régit (figure 50.32). Lorsque le neurone moteur produit un potentiel d'action, tous les myocytes de l'unité motrice se contractent simultanément. La force de la contraction dépend donc du nombre de myocytes avec lesquels le neurone moteur est en contact.

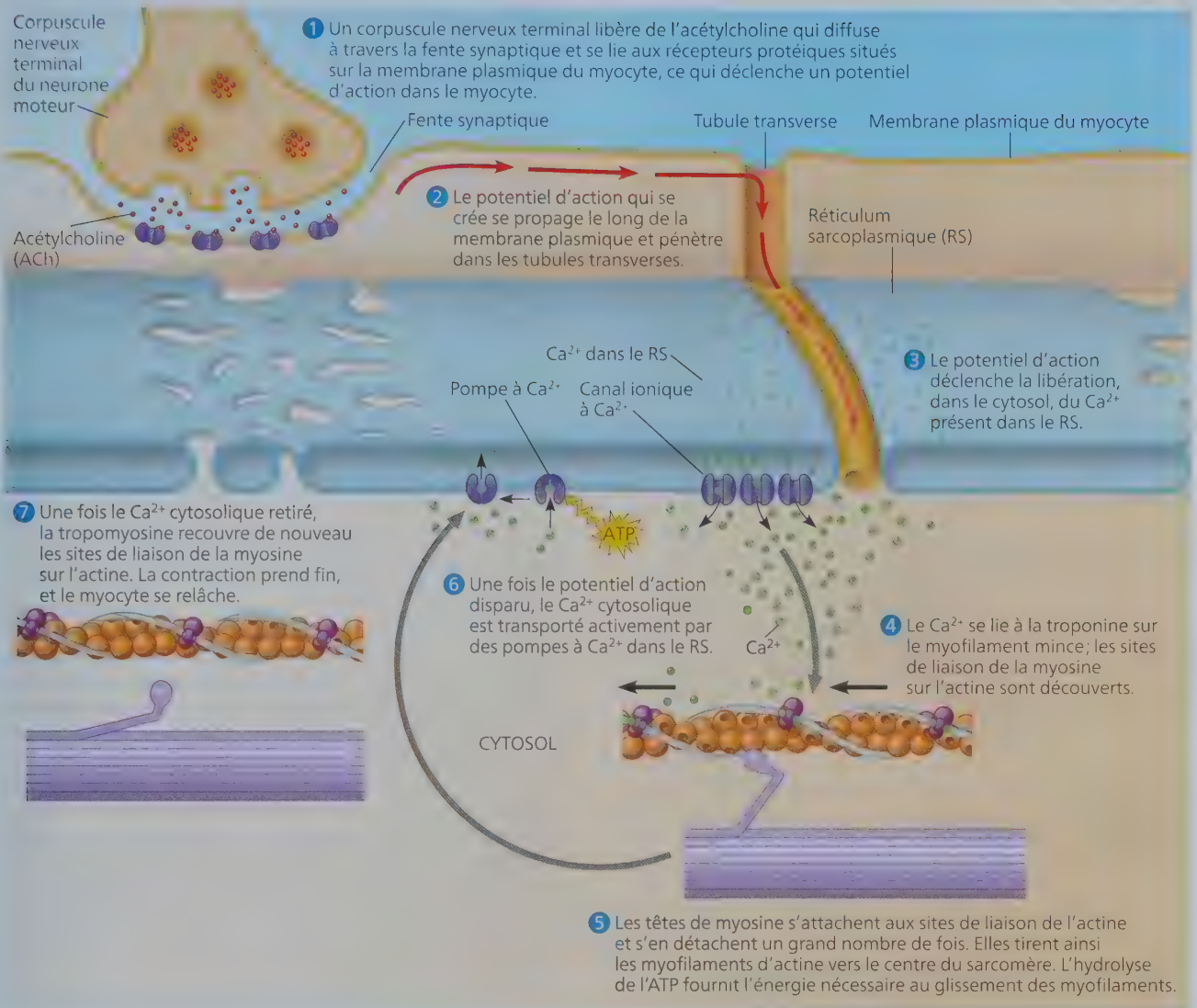
Dans le muscle entier, il peut y avoir des centaines d'unités motrices. L'activation d'un nombre croissant de neurones moteurs commandant un muscle fait augmenter progressivement la force de contraction (tension) du muscle, un processus appelé *recrutement* des neurones moteurs. Selon le nombre de neurones moteurs que recrute notre système nerveux pour un travail donné et selon la taille des unités motrices, nous pouvons soulever une fourchette ou un objet beaucoup plus lourd, comme votre manuel de biologie. Certains muscles, en particulier ceux grâce auxquels nous restons debout et maintenons notre posture, sont presque toujours partiellement contractés. Dans ces muscles, le système nerveux peut alterner l'activation des unités et réduire ainsi la durée de contraction des différents groupes de myocytes.

Le second mécanisme par lequel le système nerveux fait se contracter un muscle entier de manière graduée consiste à modifier la fréquence de la stimulation des myocytes. Un potentiel d'action unique produira une secousse musculaire élémentaire

▼ **Figure 50.30** Les rôles du réticulum sarcoplasmique et des tubules transverses dans la contraction des myocytes. Le corpuscule nerveux terminal du neurone moteur libère un neurotransmetteur, l'acétylcholine, ce qui dépolarise la membrane plasmique du myocyte. Cette dépolarisation génère des potentiels d'action (flèches rouges) qui se propagent jusque dans les profondeurs du myocyte en suivant les replis formés par les tubules transverses. Ces potentiels d'action déclenchent la libération de calcium (points verts) dans le cytosol par le réticulum sarcoplasmique. Les ions  $\text{Ca}^{2+}$  amorcent alors le glissement des myofilaments puisque la myosine peut maintenant se lier à l'actine.



▼ **Figure 50.31** La contraction d'un myocyte squelettique: résumé.



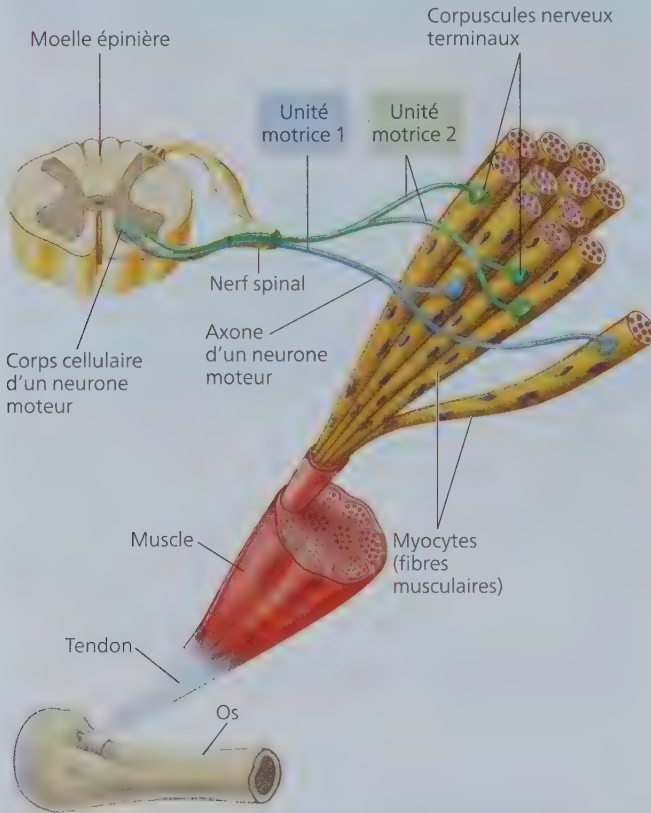
d'une durée de 100 millisecondes (ms) ou moins. Si un deuxième potentiel d'action survient avant le relâchement complet du myocyte, les secousses s'ajoutent l'une à l'autre, et la tension augmentera (**figure 50.33**). Si la fréquence de la stimulation augmente, la sommation se poursuivra. Lorsque la fréquence de la stimulation est assez élevée pour que tout relâchement du myocyte soit impossible entre les stimulus, les secousses fusionnent en une contraction uniforme et continue qu'on appelle **tétanie**. Les potentiels d'action des neurones moteurs se présentent habituellement sous la forme de salves rapides. Les tensions que crée leur sommation produisent une contraction continue qui ressemble plus à la tétanie qu'à des secousses musculaires distinctes. (Une contraction uniforme et continue fait partie de la fonction musculaire normale, tandis que le **tétanos** – caractérisé par des contractures intenses – est le nom d'une contraction musculaire persistante et incontrôlée, causée par une toxine bactérienne, la tétanospasme, produite par *Clostridium tetani*.)

### Les types de myocytes squelettiques

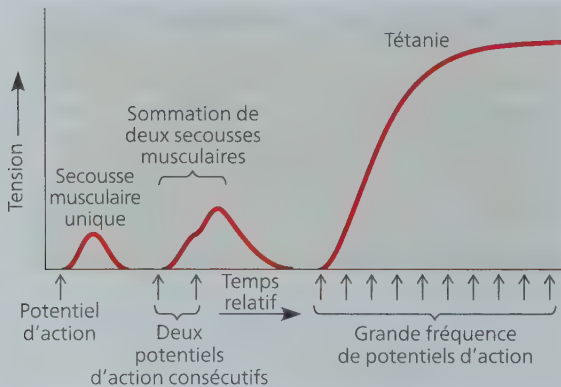
Jusqu'à maintenant, nous nous sommes concentrés sur les propriétés générales des muscles squelettiques des vertébrés. Il existe cependant plusieurs types de myocytes squelettiques, chacun étant adapté à certaines fonctions. Les scientifiques classent généralement ces types de myocytes selon la source d'ATP qui alimente l'activité musculaire ou selon la vitesse de contraction (**tableau 50.1**).

**Les myocytes oxydatifs et les myocytes glycolytiques** Les myocytes qui utilisent surtout la respiration aérobie sont appelés myocytes oxydatifs. Ces myocytes sont spécialisés dans la mise à profit d'un apport énergétique constant : bien irrigués, ils possèdent de nombreuses mitochondries et une grande quantité d'une protéine d'entreposage de l' $O_2$ , nommée **myoglobine**. La myoglobine, un pigment rouge-brun, a plus d'affinité pour l' $O_2$  que pour l'hémoglobine, de sorte qu'elle peut retirer efficacement

▼ **Figure 50.32** Les unités motrices dans un muscle squelettique de vertébré. Chaque myocyte forme une synapse avec un seul neurone moteur. Par contre, habituellement, chaque neurone moteur est en contact, au moyen de synapses, avec un grand nombre de myocytes. Un neurone moteur et tous les myocytes qu'il commande constituent une unité motrice.



▼ **Figure 50.33** La sommation des secousses musculaires élémentaires. Ce graphique illustre comment le nombre de potentiels d'action rapprochés dans le temps influe sur l'augmentation de la tension musculaire.



? Comment le système nerveux peut-il provoquer la contraction la plus puissante dont un muscle squelettique est capable ?

**Tableau 50.1** Les types de myocytes squelettiques

	Myocytes oxydatifs à contraction lente	Myocytes oxydatifs à contraction rapide	Myocytes glycolytiques à contraction rapide
Vitesse de contraction	Lente	Rapide	Rapide
Source principale d'ATP	Respiration aérobie	Respiration aérobie	Glycolyse
Endurance	Forte	Moyenne	Faible
Mitochondries	Nombreux	Nombreux	Peu
Contenu en myoglobine	Élevé (muscle rouge)	Élevé (muscle rouge)	Faible (muscle blanc)

$O_2$  du sang. En comparaison, les myocytes glycolytiques sont plus gros que les myocytes oxydatifs et contiennent moins de myoglobine. Par ailleurs, les myocytes glycolytiques utilisent la glycolyse comme principale source d'ATP ; ils se fatiguent donc beaucoup plus rapidement. La chair du poulet et celle du poisson montrent bien les différences entre les myocytes oxydatifs et glycolytiques : la viande foncée est faite de myocytes oxydatifs riches en myoglobine, tandis que la viande claire se compose de myocytes glycolytiques.

### Les myocytes à contraction rapide et à contraction lente

Les myocytes squelettiques ne se contractent pas tous à la même vitesse. Les **myocytes à contraction rapide** se contractent deux ou trois fois plus vite que les **myocytes à contraction lente**. Les myocytes à contraction rapide servent aux contractions soudaines et puissantes. Quant aux myocytes à contraction lente, ils peuvent soutenir des contractions prolongées. On les trouve souvent dans les muscles du maintien de la posture. Comparés aux myocytes à contraction rapide, les myocytes à contraction lente possèdent moins de réticulum sarcoplasmique et pompent le  $Ca^{2+}$  plus lentement. Le  $Ca^{2+}$  reste donc plus longtemps dans le cytosol. C'est pourquoi la secousse de ces myocytes dure environ cinq fois plus longtemps que celle des myocytes à contraction rapide.

Cette différence entre la vitesse de contraction des myocytes à contraction lente et celle des myocytes à contraction rapide est principalement attribuable à la vitesse à laquelle les têtes de myosine hydrolysent l'ATP, vitesse qui elle-même dépend du type d'enzyme présent dans le myocyte. Il n'existe toutefois pas de relation biunivoque entre la vitesse de contraction et la source d'ATP. Alors que tous les myocytes à contraction lente sont oxydatifs, les myocytes à contraction rapide peuvent être soit glycolytiques, soit oxydatifs.

La plupart des muscles squelettiques humains contiennent à la fois des myocytes à contraction lente et des myocytes à contraction rapide. Cependant, les muscles des yeux et de la main ne contiennent que des myocytes à contraction rapide. Dans les muscles qui contiennent les deux types de myocytes, la proportion de chacun des types est déterminée par les gènes. Toutefois, si de tels muscles sont sollicités à maintes reprises pour des activités qui demandent une grande endurance, certains myocytes glycolytiques à contraction rapide peuvent se transformer en myocytes oxydatifs à contraction rapide. Comme les myocytes oxydatifs à contraction rapide résistent plus longtemps à la

fatigue que les myocytes glycolytiques à contraction rapide, tout le muscle acquerra une plus grande endurance.

Chez certains vertébrés, les myocytes squelettiques se contractent beaucoup plus rapidement que chez les humains. Par exemple, ce sont des muscles extrêmement rapides qui permettent au crotale (*Crotalus sp.*) de faire trembler sa queue et à la colombe (sous-famille des columbidés) de chanter. Encore plus rapides sont les muscles qui entourent la vessie natatoire remplie de gaz du poisson-crapaud (*Opsanus tau*) mâle (figure 50.34). Lorsque le poisson-crapaud produit son chant nuptial, semblable au bruit d'une corne de brume, il peut contracter et relâcher ces muscles plus de 200 fois par seconde!

## Les autres types de muscles

Il existe de nombreux types différents de muscles dans le règne animal. Cependant, comme nous l'avons remarqué, ils ont tous en commun le même mécanisme fondamental de contraction, c'est-à-dire le glissement de myofilaments d'actine et de myosine les uns sur les autres. À titre d'exemple, outre les muscles squelettiques, les vertébrés ont des muscles lisses et un muscle cardiaque (voir la figure 40.5).

Chez les vertébrés, le **muscle cardiaque** ne se trouve qu'à un endroit : le cœur. À l'instar du muscle squelettique, il est strié. Contrairement aux myocytes des muscles squelettiques, les myocytes du muscle cardiaque peuvent se dépolariser et se contracter de façon rythmique indépendamment d'un stimulus envoyé par le système nerveux. En temps normal, toutefois, ce sont les cellules d'une seule partie du cœur qui servent de «*pacemaker*», autrement dit qui déclenchent les contractions. Les signaux émis par ces cellules se propagent dans tout le cœur grâce à des régions spécialisées appelées *disques intercalaires*, à la hauteur desquelles les jonctions ouvertes établissent un couplage électrique direct entre les cellules. Ainsi, lorsqu'il est produit dans une partie du cœur, par exemple dans l'oreillette droite, un potentiel d'action se propage aux cellules musculaires des deux oreillettes, qui se contractent alors. Même si les potentiels d'action du muscle cardiaque peuvent durer 20 fois plus

### ▼ Figure 50.34 La spécialisation des muscles squelettiques.

Le poisson-crapaud (*Opsanus tau*) mâle utilise des muscles extrêmement rapides pour produire son chant nuptial.



longtemps que ceux des myocytes squelettiques, une longue période réfractaire prévient la sommation et la tétanie.

Chez les vertébrés, on trouve les **muscles lisses** surtout dans la paroi des organes creux, comme les vaisseaux sanguins et les conduits des systèmes circulatoire, digestif et reproducteur. L'œil renferme également du tissu musculaire lisse, qui y contrôle la mise au point et le diamètre de la pupille. Ils ne présentent pas les striations qu'on peut observer sur les muscles squelettiques et cardiaque, parce que leurs myofilaments d'actine et de myosine ne sont pas tous disposés de façon régulière le long de la cellule, sous forme de sarcomères. En effet, les myofilaments épais sont dispersés dans le cytoplasme, et les myofilaments minces sont attachés à des structures appelées granules denses, dont certaines sont ancrées dans la membrane plasmique. Les muscles lisses contiennent moins de myosine que les muscles squelettiques et cardiaque, et cette myosine n'est pas associée à des myofilaments d'actine spécifiques. Certains myocytes de muscles lisses ne se contractent que s'ils sont stimulés par les neurones du système nerveux autonome. D'autres sont électriquement liés les uns aux autres et peuvent engendrer des potentiels d'action sans stimulation neuronale. Les muscles lisses se contractent et se relâchent plus lentement que les muscles striés.

Bien que le  $\text{Ca}^{2+}$  régle la contraction des muscles lisses, les myocytes des muscles lisses ne possèdent ni de complexe de troponine ni de système de tubules transverses, et leur réticulum sarcoplasmique n'est pas très développé. Pendant le potentiel d'action, le  $\text{Ca}^{2+}$  pénètre dans le cytosol principalement par la membrane plasmique. Les ions  $\text{Ca}^{2+}$  provoquent la contraction en se liant à la calmoduline, laquelle active une enzyme qui phosphoryle la tête de myosine. La formation de ponts est alors possible.

Les invertébrés possèdent des cellules musculaires semblables aux cellules musculaires squelettiques et lisses des vertébrés; en fait, les muscles squelettiques des arthropodes sont presque identiques à ceux des vertébrés. Toutefois, étant donné que les muscles du vol des insectes peuvent se contracter en réaction à l'étirement, les ailes de certains insectes peuvent battre plus rapidement (jusqu'à 1 000 battements/seconde) que n'arrive le système nerveux central les potentiels d'action. On a découvert une autre adaptation issue de l'évolution dans les muscles adducteurs qui enferment les bivalves dans leur coquille. Une modification de certaines protéines dans ces muscles leur permet de rester dans un état fixe de contraction, tout en consommant peu d'énergie, durant un mois.

## RETOUR SUR LE CONCEPT 50.5

1. Comparez le rôle des ions  $\text{Ca}^{2+}$  dans la contraction des myocytes de muscle squelettique et de muscle lisse.
2. **ET SI ?** ► Pourquoi les muscles d'un animal qui vient de mourir sont-ils habituellement raides ?
3. **FAITES DES LIENS** ► Quelle différence pouvez-vous établir entre l'activité de la tropomyosine et de la troponine durant la contraction musculaire et l'activité d'un inhibiteur compétitif durant une action enzymatique ? (Voir la figure 8.18b.)

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

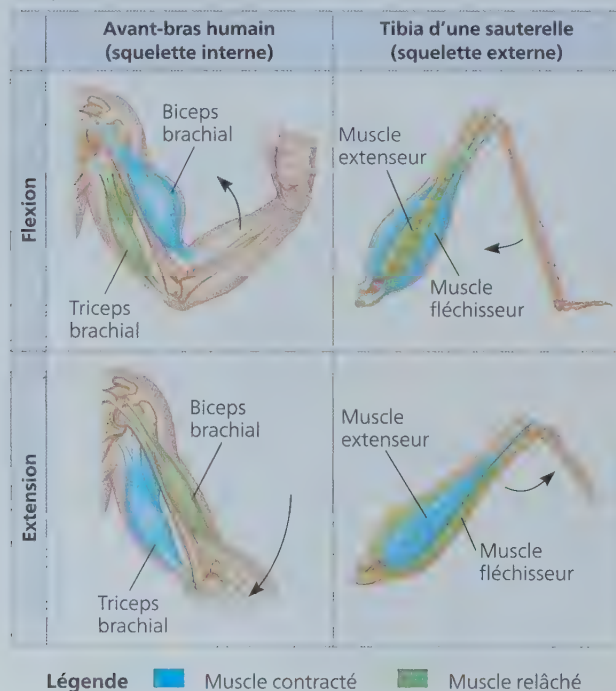
## Le squelette transforme la contraction musculaire en locomotion

Pour que la contraction musculaire donne lieu au mouvement, il faut un squelette, c'est-à-dire une structure rigide à laquelle les muscles sont attachés. Un animal modifie la rigidité de son corps, sa forme ou sa position en contractant les muscles qui relient deux parties de son squelette. Souvent, les muscles sont attachés à l'os indirectement par du tissu conjonctif formant un tendon.

Comme les muscles exercent une force seulement durant leur contraction, le mouvement de va-et-vient (en sens contraires) d'une partie du corps requiert habituellement deux muscles attachés à la même partie du squelette. La partie supérieure du bras humain et la patte d'une sauterelle (famille des tettigoniidés) sont des exemples de ce type d'arrangement musculaire (figure 50.35). Ces paires de muscles sont dites antagonistes, mais ceux-ci fonctionnent en collaboration, le tout étant coordonné par le système nerveux. Par exemple, lorsque nous étirons le bras, des neurones moteurs déclenchent la contraction de notre triceps alors que l'inaction d'autres neurones moteurs permet à notre biceps de se relâcher.

Le squelette remplit trois fonctions principales : le soutien, la protection et le mouvement. La plupart des animaux terrestres s'affaibliraient sous leur propre masse s'ils n'avaient pas de

▼ **Figure 50.35 L'interaction des muscles et du squelette dans le mouvement.** En général, des muscles antagonistes génèrent les mouvements de va-et-vient d'une partie du corps, chacun ayant un effet opposé par rapport à l'autre. Ce principe vaut aussi bien pour un squelette interne, comme chez les mammifères, que pour un squelette externe, comme chez les insectes.



squelette pour les soutenir. Un animal aquatique ne serait qu'une masse informe sans structure pour lui donner sa conformation. De nombreuses espèces possèdent un squelette rigide qui protège leurs tissus mous. Ainsi, les vertébrés ont un crâne qui recouvre leur encéphale et des côtes qui forment une cage autour de leur cœur, de leurs poumons et de leurs autres organes internes.

### Les types de squelette

Un squelette n'est pas toujours un groupe d'os reliés ensemble ; il en existe plusieurs types. Les structures de soutien rigides sont parfois externes (comme les exosquelettes), internes (comme les endosquelettes) ou même absentes (comme les hydrosquelettes, remplis de liquide).

#### Les hydrosquelettes

Un **hydrosquelette**, ou squelette hydrostatique, est un compartiment fermé de l'organisme qui contient un liquide maintenu sous pression. La plupart des cnidaires, des plathelminthes, des nématodes et des annélides ont un squelette de ce type (voir la figure 33.3). Ces animaux se déplacent en se servant de leurs muscles pour modifier la forme des compartiments remplis de liquide. Par exemple, chez l'hydre, qui fait partie des cnidaires, c'est le liquide de la cavité gastrovasculaire qui sert d'hydrosquelette. Ainsi, l'animal s'allonge en fermant la bouche et en resserrant sa cavité gastrovasculaire au moyen des cellules contractiles de sa paroi corporelle. Comme l'eau est incompressible, la cavité ne peut que s'allonger quand son diamètre diminue.

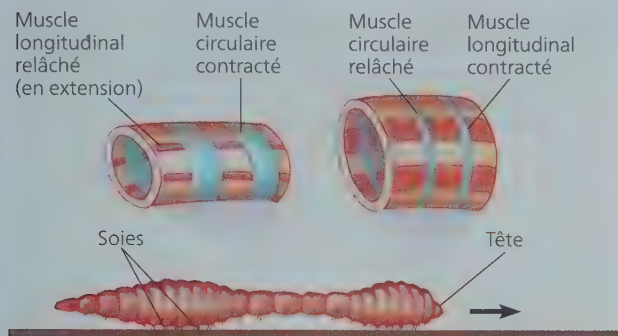
Les vers se meuvent de diverses façons. Chez les planaires et d'autres vers plats (plathelminthes), c'est le liquide interstitiel maintenu sous pression dans la cavité gastrovasculaire qui joue le rôle d'hydrosquelette principal. Pour se déplacer, les planaires contractent les muscles de leur paroi corporelle et exercent ainsi des forces localisées sur cet hydrosquelette. Chez les vers ronds (nématodes), c'est le liquide présent dans la cavité corporelle qui joue le rôle d'hydrosquelette. Ils maintiennent ce liquide sous pression, et l'action de leurs muscles longitudinaux produit des mouvements ondulatoires. Chez les vers de terre (lumbricidés) et autres annélides, des muscles circulaires et longitudinaux modifient séparément la forme de chacun des segments remplis de liquide, qui sont divisés par des cloisons. Ces annélides se servent de leur hydrosquelette pour se déplacer par **péristaltisme**, un type de locomotion produit par des ondes rythmiques de contractions musculaires le long du corps, de la tête à la queue (figure 50.36).

Les hydrosquelettes conviennent bien à la vie en milieu aquatique. Chez les animaux terrestres, ils peuvent protéger les organes internes contre les chocs et offrir un appui pour ramper et creuser la terre. Cependant, ils n'offrent aucun soutien aux formes de locomotion terrestre, telles que la marche ou la course, dans lesquelles le corps de l'animal est maintenu au-dessus du sol.

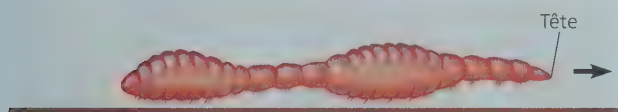
#### Les exosquelettes

Les coquilles que l'on trouve sur la plage ont déjà servi d'exosquelettes. L'**exosquelette** est une enveloppe rigide qui se trouve à la surface du corps de certains animaux. Par exemple, une coquille calcaire (trioxocarbonate de calcium,  $\text{CaCO}_3$ ) enferme la plupart des mollusques. Sécrétée par le manteau, elle constitue un prolongement, en forme d'enveloppe, de la paroi corporelle (voir la figure 33.16). Les palourdes et autres bivalves

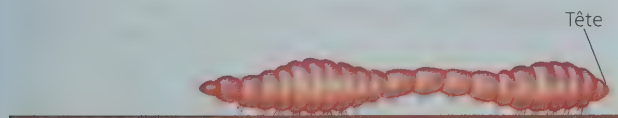
▼ **Figure 50.36 Ramper par péristaltisme.** La contraction des muscles longitudinaux épaissit et raccourcit le ver de terre, alors que la contraction des muscles circulaires le comprime et l'allonge.



- 1 Au moment décrit ici, les segments corporels du ver de terre situés au niveau de la tête et de la queue raccourcissent et s'épaississent (muscles longitudinaux contractés, muscles circulaires relâchés), et s'ancrent au sol au moyen des soies. Les autres segments se compriment et s'allongent (muscles circulaires contractés, muscles longitudinaux relâchés).



- 2 La tête a avancé parce que les muscles circulaires des segments de la tête se sont contractés. Les segments situés derrière la tête et devant la queue se sont alors épaissis et ancrés, ce qui empêche le ver de reculer en glissant.



- 3 Les segments de la tête s'épaississent de nouveau et s'ancrent dans une nouvelle position. Les autres segments ont lâché leur prise sur le sol et ont été tirés vers l'avant.

ferment leur coquille, qui est articulée, en actionnant les muscles (muscles adducteurs) situés à l'intérieur de cet exosquelette. Au fur et à mesure qu'il grossit, l'animal agrandit le diamètre de sa coquille en élargissant le bord extérieur.

Les insectes et autres arthropodes ont un exosquelette articulé appelé *cuticule*, c'est-à-dire une enveloppe inerte qui est sécrétée par l'épiderme. Environ 30 à 50% de la cuticule des arthropodes se compose de **chitine**, un polysaccharide semblable à la cellulose (voir la figure 5.8). Une matrice protéique enrobe les fibrilles de chitine, formant ainsi un matériau composite qui allie solidité et flexibilité. Là où la protection est la plus importante, des composés organiques et, dans certains cas, des sels de calcium renforcent la cuticule. Toutefois, dans les parties du corps qui doivent demeurer flexibles, par exemple les articulations des pattes, la cuticule ne durcit pas. Les muscles sont attachés à des appendices et à des plaques de la cuticule qui se prolongent à l'intérieur du corps. À chaque poussée de croissance, un arthropode doit se séparer de son exosquelette (mue) et le remplacer par un exosquelette plus grand.

## Les endosquelettes

L'**endosquelette** se compose d'éléments de soutien rigides, tels que des os, qui sont enveloppés par les tissus mous de l'animal. Divers animaux, des éponges aux mammifères, possèdent un endosquelette. Les éponges (embranchement des porifères) ont des spicules rigides constitués de matériaux inorganiques ou des fibres plus souples faites de protéines pour renforcer leur structure. Les échinodermes sont pourvus d'un ensemble de plaques rigides, les ossicules, qui sont situées sous la peau. Ces ossicules comprennent des cristaux de trioxocarbonate de magnésium et de calcium. Les oursins ont un squelette formé d'ossicules étroitement reliés, tandis que les étoiles de mer ont des ossicules reliés de manière plus lâche, ce qui leur permet de modifier la forme de leurs bras.

Les vertébrés ont un endosquelette qui se compose de tissu cartilagineux, de tissu osseux ou d'une combinaison des deux (voir la figure 40.5). Le squelette des mammifères compte plus de 200 os. Certains de ces os sont fusionnés; d'autres sont reliés par des articulations pourvues de ligaments et offrant une certaine liberté de mouvement (figures 50.37 et 50.38). Des cellules appelées *ostéoblastes* sécrètent de la matrice osseuse et ainsi synthétisent et réparent le tissu osseux (voir la figure 40.5). Les *ostéoclastes* remplissent la fonction inverse: ils dégradent et réabsorbent les constituants osseux au cours du remodelage osseux.

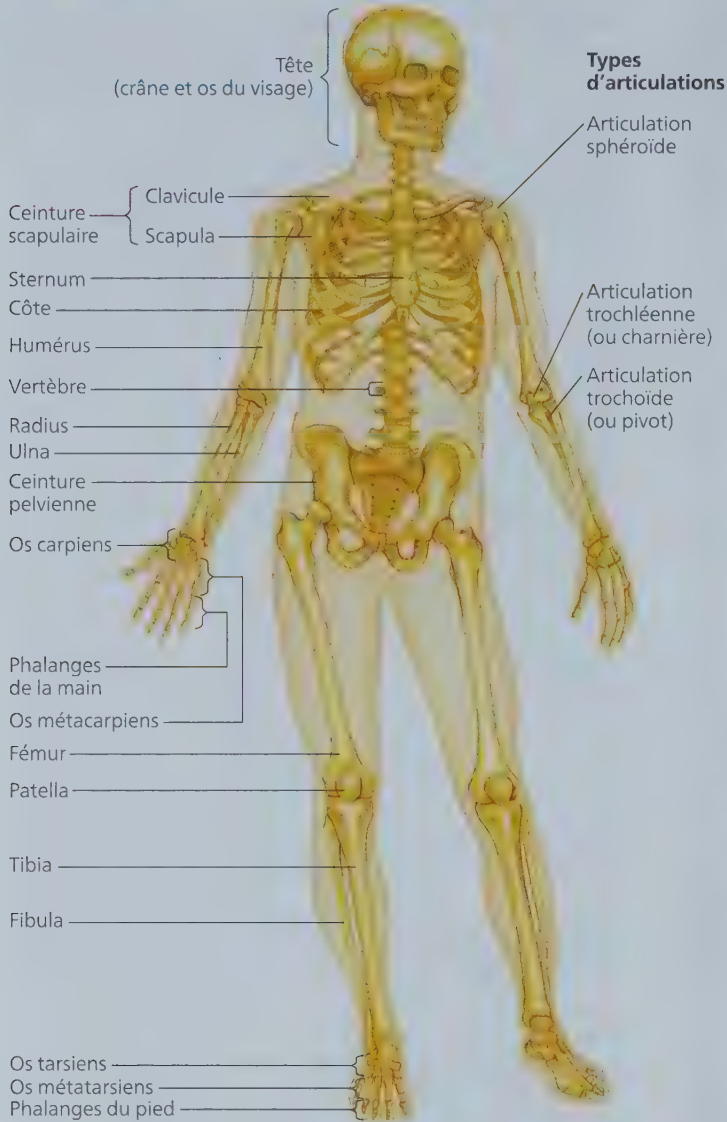
Quelle épaisseur un endosquelette doit-il avoir pour remplir ses fonctions? On peut répondre à cette question à l'aide des principes de la physique utilisés en génie civil. Ainsi, le poids d'un édifice augmente en fonction du cube de ses dimensions. Toutefois, la solidité des structures de soutien des édifices dépend de leur section transversale, qui augmente seulement en fonction du carré de leur diamètre. On peut donc prédire qu'une souris de la taille d'un éléphant aurait des pattes beaucoup trop fines pour supporter son poids si elle avait les mêmes proportions qu'une souris de taille normale. Les proportions corporelles d'un animal de grande taille sont bien différentes de celles d'un petit animal.

En partant de l'analogie avec la construction d'édifices, on pourrait prédire que la taille des os des pattes d'un animal devrait être directement proportionnelle à la force qu'exerce la masse du corps. Mais le corps d'un animal peut être complexe et n'est généralement pas rigide, et la relation entre la taille des pattes et celle du corps ne constitue qu'une partie de la problématique. Ainsi, la posture, c'est-à-dire la position des pattes par rapport au reste du corps, est une caractéristique structurelle plus importante que la taille de pattes pour le soutien de la masse corporelle, du moins chez les mammifères et les oiseaux. Les muscles et les tendons, qui maintiennent les pattes des gros mammifères à peu près droites sous leur corps, supportent la majeure partie de la charge.

## Les types de locomotion

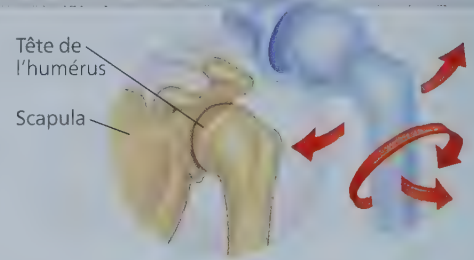
Le mouvement est l'un des caractères distinctifs des animaux. Même les animaux fixés à une surface doivent mouvoir des parties de leur corps; ainsi, les éponges font battre leurs flagelles de façon à créer des courants leur permettant d'attirer et de piéger de petites particules de nourriture; et les cnidaires sessiles sont munis de tentacules préhensiles qui leur permettent de capturer leurs proies. Cependant, la plupart des animaux sont mobiles, et consacrent une partie importante de leur temps et de leur

▼ **Figure 50.37** Les os et les articulations du squelette humain.



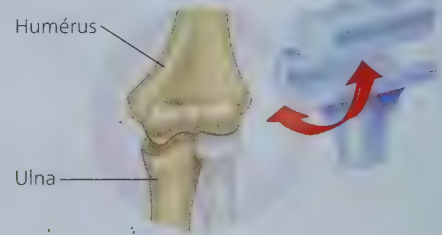
▼ **Figure 50.38** Les types d'articulations.

**Articulation sphéroïde**



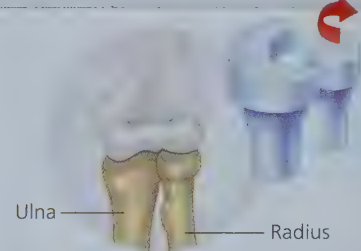
Les articulations sphéroïdes, où l'humérus se rattache à la ceinture scapulaire et où le fémur se joint à la ceinture pelvienne, permettent la rotation des bras et des jambes et leur mouvement dans plusieurs plans.

**Articulation trochléenne**



Les articulations trochléennes (ou charnières), comme celle qui relie l'humérus et la tête de l'ulna (cubitus), restreignent le mouvement à un seul plan.

**Articulation trochoïde**



Les articulations trochoïdes (ou pivots) permettent, par exemple, la rotation de l'avant-bras au niveau du coude ou le mouvement de la tête d'un côté à l'autre.

énergie à chercher activement de la nourriture, à échapper au danger et à tenter de trouver des partenaires sexuels. Ces activités supposent la **locomotion**, c'est-à-dire le déplacement actif d'un lieu à un autre.

La friction et la force gravitationnelle sont des forces qui tendent à garder un animal immobile. Elles s'opposent donc à la locomotion. Pour se déplacer, un animal doit dépenser de l'énergie afin de vaincre ces deux forces. Comme nous allons le voir, la quantité d'énergie nécessaire pour vaincre la friction ou la force gravitationnelle est souvent réduite par le plan d'organisation corporelle de l'animal, qui est adapté au mouvement dans un milieu donné.

**La locomotion sur la terre ferme**

Sur le sol, un animal qui marche, court, saute ou rampe doit être capable de supporter sa propre masse et de vaincre la force gravitationnelle. L'air, du moins à vitesse modérée, présente une résistance relativement faible. Lorsqu'un animal terrestre marche, court ou saute, les muscles de ses pattes consomment de l'énergie tant pour le propulser que pour l'empêcher de tomber. À chaque pas, lorsqu'il court ou marche, l'animal doit aussi vaincre l'inertie en faisant bouger l'une de ses pattes à partir d'une vitesse nulle. Pour le déplacement sur le sol, des muscles puissants et un squelette robuste sont donc plus importants qu'une forme aérodynamique.

Pour leurs déplacements au sol, les vertébrés ont acquis et développé diverses adaptations. Par exemple, se déplaçant surtout par sauts, les kangourous (famille des macropodidés) possèdent de grands muscles qui donnent beaucoup de puissance à leurs pattes arrière (**figure 50.39**). Quand ils retombent au sol, les tendons de leurs pattes arrière emmagasinent momentanément de l'énergie. Plus ils sautent haut, plus leurs tendons emmagasinent d'énergie pour le saut suivant, de la même façon que le mécanisme d'échasses à ressort retient une tension. Tout cela réduit d'autant la quantité d'énergie que ces animaux doivent dépenser pour leurs déplacements. L'analogie avec les échasses à ressort s'applique à de nombreux animaux terrestres. Ainsi, les pattes des insectes, des chiens et des humains retiennent une certaine énergie pendant la marche ou la course, bien que l'effet soit bien moindre que dans le cas des kangourous quand ils sautent.

Garder son équilibre constitue une autre condition de la marche, de la course et du saut. Les chats, les chiens et les chevaux (*Equus caballus*) utilisent le principe du trépied quand ils marchent, c'est-à-dire qu'ils gardent toujours trois pattes en contact avec le sol. Les animaux bipèdes, comme les humains et les oiseaux, utilisent le même principe et gardent au moins une partie de pied ou de patte en contact avec le sol quand ils marchent. Quand ils courent, les animaux peuvent faire quitter le sol à leurs quatre membres (ou à leurs deux membres dans le cas des bipèdes) pendant un instant. Dans ce cas, c'est leur élan plus que le contact des membres avec le sol qui maintient leur corps érigé. Les kangourous ont une grande queue qui leur sert d'organe d'équilibre. Elle forme, avec les pattes arrière, un trépied quand ces animaux s'assoient ou se déplacent lentement. Des études récentes indiquent que leur queue produit également une force considérable durant le saut, si bien qu'elle aide à propulser le kangourou vers l'avant.

La reptation pose un tout autre défi. Comme une grande partie de son corps est en contact avec le sol, l'animal qui rampe doit faire un effort considérable pour vaincre la friction. Comme vous l'avez vu, les vers de terre rampent grâce au péristaltisme. De nombreux serpents rampent en faisant onduler latéralement tout leur corps. Les ondes de flexion se propagent de la tête à la queue, et chaque portion du corps suit tour à tour le même ondolement que la tête et le cou. Par contre, d'autres serpents, comme les boas (*Boa spp.*) et les pythons (*Python spp.*), rampent en ligne droite. Ils sont poussés par des muscles qui soulèvent leurs écailles ventrales, les rabattent vers l'avant, puis les repoussent vers l'arrière en prenant appui sur le sol.

## La nage

Comme la plupart des animaux ont une assez bonne flottabilité, les espèces qui nagent ont moins de difficulté à vaincre la force gravitationnelle que celles qui doivent se déplacer sur la terre ferme ou dans les airs. Cependant, l'eau est un milieu qui présente une masse volumique et une viscosité beaucoup plus grandes que l'air, et la résistance au mouvement (friction) représente une entrave importante pour les animaux aquatiques. L'évolution a doté de nombreux animaux nageurs rapides (voir la figure 40.2) d'une forme élanée et fuselée (forme de torpille).

Les animaux ne nagent pas tous de la même façon. De nombreux insectes et vertébrés quadrupèdes se servent de leurs pattes comme de rames pour avancer sur l'eau. Les requins et les poissons osseux nagent en bougeant leur corps et leur queue d'un



▲ **Figure 50.39** La locomotion terrestre écoénergétique.

Le principal mode de déplacement des kangourous consiste à sauter vers l'avant à l'aide de leurs fortes pattes arrière. L'énergie cinétique emmagasinée temporairement dans les tendons après chaque saut permet de réduire le coût énergétique du saut suivant. En fait, un gros kangourou qui se déplace à une vitesse de 30 km/h en sautant ne dépense pas plus d'énergie par minute que s'il se déplaçait à 6 km/h. Sa grande queue lui permet de garder son équilibre lorsqu'il saute ou qu'il est assis.

côté puis de l'autre, tandis que les baleines et les dauphins (de l'ordre des cétacés) se déplacent en faisant onduler leur corps et leur queue de haut en bas. Quant aux calmars (ordre des teuthidés), aux pétoncles (famille des pectinidés) et à certains cnidaires, ils se propulsent en aspirant de l'eau puis en l'expulsant par jets. En comparaison, les méduses semblent créer une région de basse pression dans l'eau qui se trouve devant elles, de sorte qu'elles sont tirées vers l'avant plutôt que poussées.

## Le vol

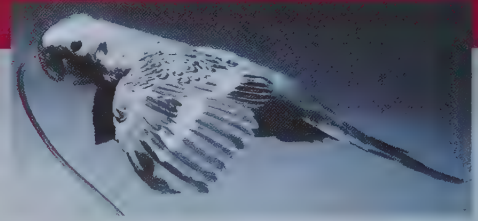
Au cours de l'évolution, le vol actif (par opposition au fait de planer du haut d'un arbre) est apparu chez quelques groupes d'animaux seulement : des insectes, des reptiles (dont les oiseaux) et, parmi les mammifères, les chauves-souris (ordre des chiroptères). Depuis l'extinction des ptérosaures, un groupe de reptiles volants, il y a des millions d'années, les seuls vertébrés qui volent sont les oiseaux et les chauves-souris.

Pour qu'un animal puisse voler, ses ailes doivent créer une poussée suffisante pour vaincre complètement la force gravitationnelle. Ainsi, l'élément fondamental du vol est la forme des ailes. Tous les types d'ailes, même celles des avions, ont une allure profilée, c'est-à-dire que ce sont des structures dont la forme modifie les courants d'air de façon à créer une portance, soit une force perpendiculaire au déplacement. En ce qui concerne le corps sur lequel les ailes sont attachées, une forme fuselée réduit la traînée dans l'air comme elle le fait dans l'eau.

Les animaux volants sont relativement légers. Leur masse corporelle varie de moins de 1 g, pour certains insectes, à environ 20 kg, pour les plus gros oiseaux volants. Beaucoup d'animaux volants possèdent des adaptations structurales qui réduisent leur masse corporelle. Les oiseaux, par exemple, présentent une structure osseuse lacunaire, et sont dépourvus de dents et de vessie (voir la figure 34.30).

Voler, courir, nager : chaque type de locomotion a son coût énergétique pour l'animal. Dans la rubrique **Habilités scientifiques**, vous interpréterez un diagramme qui compare les coûts énergétiques relatifs de ces types de locomotion.

Interpréter un diagramme à échelles logarithmiques

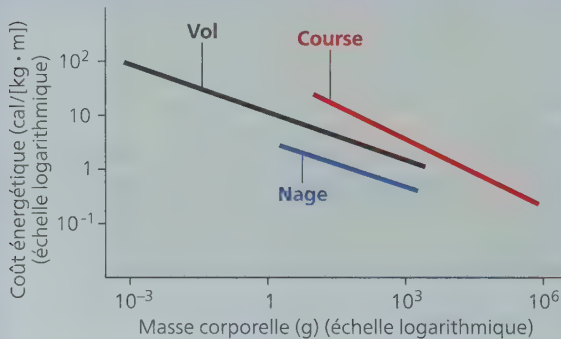


■ QUELS SONT LES COÛTS ÉNERGÉTIQUES DE LA

**LOCOMOTION ?** ■ Durant les années 1960, Knut Schmidt-Nielsen, physiologiste animal et chercheur à la Duke University, s'est intéressé à la bioénergétique de la locomotion. Il s'est demandé si des principes généraux gouvernaient les coûts énergétiques des divers types de locomotion au sein des espèces animales. Pour répondre à cette question, il s'est appuyé sur ses propres expériences et sur celles d'autres chercheurs. Dans le présent exercice, vous analyserez les résultats combinés de ces expériences et vous découvrirez pourquoi il peut être utile de représenter des résultats expérimentaux à l'aide de diagrammes dont les axes sont des échelles logarithmiques.

■ **MÉTHODE** ■ Des chercheurs ont mesuré la consommation d'O<sub>2</sub> ou la production de CO<sub>2</sub> chez des animaux qu'on faisait courir sur un tapis roulant, nager dans une glissoire hydraulique ou voler dans une soufflerie aérodynamique. Par exemple, ils ont montré à des perroquets à voler dans une soufflerie aérodynamique avec un masque sur le bec. En reliant le masque à un tube qui recueille l'air expiré pendant que le perroquet vole (voir la photo), ils ont pu mesurer les échanges gazeux et calculer la dépense énergétique de l'oiseau. À partir de ces mesures, Schmidt-Nielsen a calculé le coût énergétique de la locomotion: la quantité d'énergie nécessaire pour transporter une masse corporelle donnée sur une distance déterminée (calories/[kilogramme · mètre]).

■ **RÉSULTATS** ■ Schmidt-Nielsen a représenté graphiquement les coûts énergétiques de la course, du vol et de la nage en fonction de la masse corporelle dans un seul diagramme dont les deux axes sont des échelles logarithmiques. Il a ensuite tracé la droite la mieux ajustée pour relier les coordonnées de chaque mode de locomotion. (Le diagramme ci-dessous ne montre pas les coordonnées individuellement.)



INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

La masse corporelle des animaux utilisés dans ces expériences variait d'environ 0,001 g à 1 000 000 g, et leur dépense énergétique, d'environ 0,1 cal/(kg · m) à 100 cal/(kg · m). Si vous deviez représenter ces données dans un diagramme avec des axes comportant des échelles linéaires plutôt que logarithmiques, comment construiriez-vous les axes pour que toutes les données puissent apparaître? Quel est l'avantage d'utiliser des échelles logarithmiques pour représenter des données dont l'étendue est très grande? (Pour en savoir davantage sur les diagrammes, consultez l'appendice F.)

1. D'après ce diagramme, quel est le rapport entre le coût énergétique du vol d'un animal pesant 10<sup>-3</sup> g et celui d'un animal pesant 1 g? Quel animal se déplace le plus efficacement, nonobstant son mode de locomotion: l'animal plus gros ou l'animal plus petit?

Les pentes des droites du vol et de la nage sont très semblables. D'après votre réponse à la question 2, si le coût énergétique de la nage d'un animal de 2 g est de 1,2 cal/(kg · m), à combien estimez-vous celui d'un animal de 2 kg?

2. Pour des animaux dont la masse corporelle est d'environ 100 g, ordonnez les trois types de locomotion selon les coûts énergétiques engendrés, du plus élevé au moins élevé. Arrivez-vous aux résultats que vous auriez prévus à partir de votre propre expérience? Comment expliqueriez-vous le coût énergétique de la course comparativement à celui du vol ou de la nage?
3. Schmidt-Nielsen a calculé le coût de la nage pour un canard colvert et a constaté qu'il est de presque 20 fois plus élevé que celui de la nage d'un saumon de même masse. Comment expliqueriez-vous l'efficacité supérieure de la nage du saumon?

**Source des données:** K. Schmidt-Nielsen, Locomotion: Energy cost of swimming, flying, and running, *Science* 177: 222-228 (1972).

RETOUR SUR LE CONCEPT **50.6**

1. Comparez la nage et le vol en fonction des principaux problèmes qu'ils posent et des adaptations qui permettent aux animaux de surmonter ces problèmes.
2. **FAITES DES LIENS** ► Le péristaltisme contribue à la locomotion de nombreux annélides tout comme à la progression du bol alimentaire dans le tube digestif (voir le concept 41.3). Si vous faites une démonstration du péristaltisme en utilisant les muscles

de votre main et un tube de dentifrice, en quoi votre démonstration diffèrera-t-elle selon qu'elle montre la locomotion et le mouvement du bol alimentaire?

3. **ET SI ?** ► Lorsque vous posez vos mains sur les accoudoirs d'un fauteuil et que vous utilisez vos bras pour vous asseoir, vous fléchissez les bras sans utiliser vos biceps. Expliquez comment cela est possible. (*Indice:* Pensez à la force gravitationnelle comme à une force antagoniste.)

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

# RÉVISION DU CHAPITRE 50



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

## Résumé des concepts clés

### CONCEPT 50.1

#### Les récepteurs sensoriels convertissent l'énergie d'un stimulus en signaux qu'ils transmettent au système nerveux central (p. 1218 à 1222)

- La détection d'un stimulus par les cellules sensorielles précède la **transduction du signal sensoriel**, c'est-à-dire la modification du potentiel de membrane d'un **récepteur sensoriel** en réponse à un stimulus. Le **potentiel de récepteur** ainsi produit contrôle la transmission des potentiels d'action au système nerveux central (SNC), où l'information sensorielle est intégrée pour produire des **perceptions**. La fréquence des potentiels d'action dans un axone ainsi que le nombre d'axones activés déterminent l'intensité du stimulus. Le type d'axone qui transmet l'information détermine la nature ou la qualité du stimulus.
- Les **mécanorécepteurs** réagissent au stimulus comme la pression, l'étirement, le mouvement et le bruit. Les **chimiorécepteurs** détectent la concentration totale de solutés dans une solution ou des molécules spécifiques. Les **récepteurs d'ondes électromagnétiques** captent différentes formes de rayonnement électromagnétique. Les **thermorécepteurs** donnent de l'information sur les températures superficielle et interne de l'organisme. La douleur est détectée par un groupe de **nocicepteurs** qui réagissent à la chaleur excessive, à la pression ou à certaines substances chimiques.

? Afin de simplifier la classification des récepteurs sensoriels, pourquoi pourrait-il être approprié de ne plus ranger les nocicepteurs dans une classe distincte ?

### CONCEPT 50.2

#### Les mécanorécepteurs associés à l'audition et à l'équilibre perçoivent le mouvement des liquides et le dépôt des particules (p. 1222 à 1227)

- La plupart des invertébrés perçoivent l'orientation de leur corps en fonction de la force gravitationnelle au moyen de **statocystes**. Des **cellules sensorielles ciliées** sont spécialisées dans l'audition et l'équilibre chez les mammifères ainsi que dans la détection du mouvement de l'eau chez les poissons et les amphibiens aquatiques. Chez les mammifères, le **tympa**n transmet les ondes sonores aux osselets de l'**oreille moyenne**, qui les transmettent à leur tour à la **fenêtre vestibulaire**, puis au liquide contenu dans la **cochlée**, organe de forme enroulée qui se trouve dans l'**oreille interne**. Les ondes de pression présentes dans le liquide font vibrer la lame basilaire, ce qui entraîne la dépolarisation des cellules sensorielles ciliées de l'organe spiral et le déclenchement de potentiels d'action qui se propagent jusqu'à l'encéphale par le nerf auditif. Les récepteurs situés dans l'oreille interne sont les organes de l'équilibre.

? Comment le volume de la musique ainsi que la hauteur des notes sont-ils codés dans les signaux transmis à l'encéphale ?

### CONCEPT 50.3

#### Les divers récepteurs visuels des animaux font appel à des pigments photorécepteurs (p. 1227 à 1234)

- Parmi les organes qui détectent la lumière chez les invertébrés, on trouve les ocelles photosensibles, les **yeux composés** produisant des images et les **yeux simples**, à cristallin unique. Dans l'œil des vertébrés, un seul **cristallin** sert à projeter la lumière sur les **photorécepteurs** de la **rétine**. Les **bâtonnets** et les **cônes** contiennent un pigment appelé **rétinal**, lié à une protéine (**opsine**). L'absorption de la lumière par le rétinal établit une voie de transduction du signal qui hyperpolarise les photorécepteurs, de sorte qu'ils libèrent moins de neurotransmetteurs. Les synapses transmettent l'information provenant des photorécepteurs à des cellules qui intègrent l'information avant de l'envoyer à l'encéphale par des axones groupés en un nerf optique.

? En quoi le traitement d'une information visuelle transmise au cerveau d'un vertébré diffère-t-il du traitement d'une information auditive ou olfactive ?

### CONCEPT 50.4

#### Les sens du goût et de l'odorat font appel à des groupes similaires de récepteurs sensoriels (p. 1234 à 1237)

- Le **goût** et l'**odorat** proviennent de la stimulation de chimiorécepteurs par de petites molécules dissoutes qui se lient à des protéines présentes dans la membrane plasmique. Chez les humains, chaque cellule sensorielle des **bourgeons gustatifs** exprime un seul type de récepteur gustatif correspondant à une des cinq sensations gustatives : le sucré, l'amer, le salé, l'aigre et l'umami (qui provient d'une stimulation attribuable au glutamate). Des cellules olfactives garnissent la partie supérieure de la cavité nasale et envoient, par l'intermédiaire de leur axone, des signaux au bulbe olfactif de l'encéphale. Plus de 1 000 gènes codent pour des protéines membranaires qui se lient à certaines classes de **molécules odorantes**, et chaque cellule olfactive exprime seulement un de ces gènes.

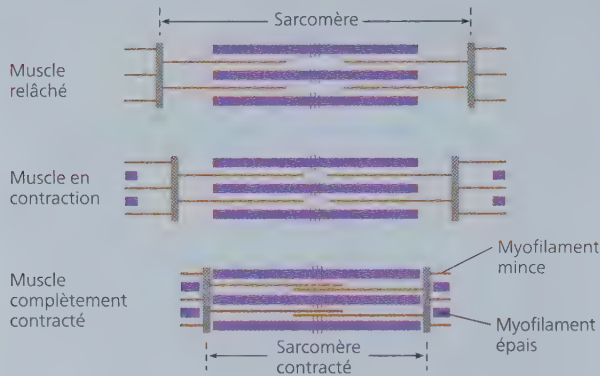
? Pourquoi la nourriture vous semble-t-elle fade lorsque vous avez le rhume ?

### CONCEPT 50.5


#### La fonction musculaire repose sur l'interaction physique de filaments protéiques (p. 1237 à 1243)

- Chez les vertébrés, les myocytes des **muscles squelettiques** contiennent des **myofibrilles** constituées de **myofilaments minces** d'actine (principalement) et de **myofilaments épais** de myosine. Ces filaments sont disposés en unités appelées **sarcomères**. Les têtes de molécules de myosine, alimentées par l'hydrolyse de l'ATP, se lient aux myofilaments minces pour former des ponts. Lorsqu'elles se replient sur elles-mêmes, elles exercent une tension sur les myofilaments minces.

Lorsque l'ATP se lie aux têtes de myosine, celles-ci se relâchent, prêtes à commencer un nouveau cycle. La répétition des cycles fait glisser les myofilaments épais et les myofilaments minces les uns sur les autres, ce qui a pour effet de raccourcir le sarcomère et de contracter le myocyte.




- Les neurones moteurs libèrent de l'acétylcholine, ce qui produit des potentiels d'action qui stimulent la libération de  $Ca^{2+}$  par le **réticulum sarcoplasmique**. Lorsque les ions  $Ca^{2+}$  se lient au **complexe de troponine**, la **tropomyosine** se déplace, entraînant ainsi l'exposition des sites de liaison de la myosine sur l'actine et permettant la formation de ponts. L'**unité motrice** comprend un neurone moteur et tous les myocytes (fibres) qu'il innerve. La secousse musculaire élémentaire est produite par un seul potentiel d'action dans un neurone moteur. Lorsque des potentiels d'action se suivent rapidement, une contraction graduée se produit par sommation. Les myocytes peuvent être à **contraction lente** ou à **contraction rapide**, et ils peuvent être oxydatifs ou glycolytiques.
- Le **muscle cardiaque**, qu'on ne trouve que dans le cœur, se compose de cellules striées. Des disques intercalaires établissent un couplage électrique entre ces cellules. Les signaux provenant du système nerveux régulent la fréquence à laquelle le cœur se contracte, mais au sens strict, ils ne sont pas requis dans la contraction du muscle cardiaque. Les contractions des **muscles lisses** sont lentes et peuvent être déclenchées par les muscles eux-mêmes ou par un stimulus provenant des neurones du système nerveux autonome.

 Quelles sont les deux principales fonctions de l'hydrolyse de l'ATP dans l'activité des muscles squelettiques ?

## CONCEPT 50.6

### Le squelette transforme la contraction musculaire en locomotion (p. 1244 à 1248)

- Les muscles squelettiques, qui se présentent souvent par paires antagonistes, se contractent et prennent appui sur le squelette. Il existe divers types de squelette : l'**hydrosquelette** est un compartiment fermé de l'organisme qui contient un liquide maintenu sous pression (comme chez les vers); l'**exosquelette** est une enveloppe rigide qui se trouve à la surface du corps (comme chez les insectes); et l'**endosquelette** se compose d'éléments de soutien rigides enveloppés par les tissus mous de l'animal (comme chez les vertébrés).
- Chaque mode de **locomotion** (nage, déplacement sur la terre ferme ou vol) présente ses propres difficultés. Par exemple, la friction représente une entrave importante pour les animaux nageurs, qui ont toutefois moins de difficulté à combattre la force gravitationnelle que les animaux qui se déplacent sur la terre ferme ou qui volent.

 Expliquez comment l'ancrage microscopique et macroscopique des myofilaments vous permet de fléchir le coude.

# Évaluation

## NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

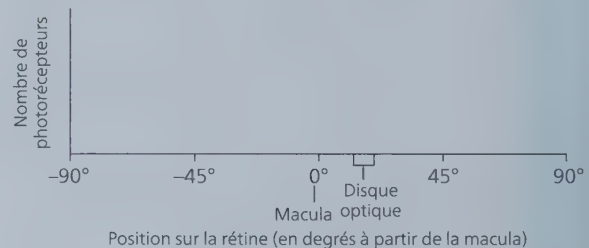
- Quelle association de termes, parmi les suivantes se rapportant aux récepteurs sensoriels, est *erronée* ?
  - Cellule sensorielle ciliée – mécanorécepteur.
  - Fossette loréale du serpent – thermorécepteur.
  - Cellule gustative – chimiorécepteur.
  - Cellule olfactive – récepteur d'ondes électromagnétiques.
- L'oreille moyenne convertit :
  - les ondes de pression dans l'air en ondes de pression dans un liquide.
  - les ondes de pression dans l'air en potentiels d'action.
  - les ondes de pression dans un liquide en potentiels d'action.
  - les ondes de pression en mouvements des cellules sensorielles ciliées.
- Durant la contraction d'un myocyte squelettique, la fonction des ions  $Ca^{2+}$  consiste à :
  - dissocier les ponts en tant que cofacteurs de l'hydrolyse de l'ATP.
  - se lier à la troponine pour en modifier la configuration, de sorte que les sites de liaison de la myosine sur le myofilament d'actine soient découverts.
  - transmettre les potentiels d'action du neurone moteur au myocyte.
  - propager les potentiels d'action par les tubules transverses.

## NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

- Parmi les discriminations sensorielles suivantes, laquelle *n'est pas* codée par une différence dans le type de neurone ?
  - Le blanc et le rouge.
  - Le rouge et le vert.
  - Un son fort et un son faible.
  - Le salé et le sucré.
- La transduction des ondes sonores en potentiels d'action se produit :
  - à l'intérieur de la membrana tectoria, lorsqu'elle est stimulée par les cellules sensorielles ciliées.
  - lorsque les cellules sensorielles ciliées sont déformées au contact de la membrana tectoria, ce qui provoque une dépolarisation et la libération d'un neurotransmetteur qui stimule les neurones sensoriels.
  - lorsque la lame basilaire de la cochlée vibre à différentes fréquences, réagissant ainsi aux variations de l'intensité du son.
  - à l'intérieur de l'oreille moyenne, lorsque les vibrations sont amplifiées par le malleus, l'incus et le stapes.

## NIVEAU 3 : SYNTHÈSE ET ÉVALUATION

- Quelques espèces de requins ferment les yeux juste avant de mordre. Bien qu'ils ne voient pas leur proie, ils ne ratent pas leur cible. Des chercheurs ont remarqué que les requins sont attirés par les objets métalliques et qu'ils peuvent trouver des piles enfouies dans le sable d'un aquarium. Ces observations semblent indiquer que les requins localisent leur proie jusqu'à la dernière fraction de seconde avant de mordre, de la même façon :
  - que le crotale trouve une souris dans son trou.
  - qu'un insecte évite qu'on lui marche dessus.
  - qu'un condylure étoilé repère sa proie dans les tunnels qu'il creuse.
  - que l'ornithorynque repère sa proie dans une rivière boueuse.
- FAITES UN DESSIN** ▶ À partir de l'information contenue dans le présent chapitre, complétez le graphique ci-dessous. Utilisez une droite pour représenter les bâtonnets et une autre pour représenter les cônes.



Voir les réponses proposées à l'appendice A.