



Association pour la Recherche et l'Évaluation en Activité Physique et en Sport

DIPLOME D'UNIVERSITE DE MEDECINE DU SPORT MAROC

Marrakech Session 19-21 décembre 2014

***Les sources d'énergie
de l'exercice musculaire***

Georges CAZORLA

Cazorlageorges@gmail.com

AREAPS : areaps33@gmail.com web areaps.org

II - D'OU PROVIENT L'ENERGIE DONT LE MUSCLE A BESOIN ?

INTRODUCTION

Comme toutes les cellules de notre organisme, la fibre musculaire

- consomme du « carburant » pour produire de l'énergie,
- utilise une partie de cette énergie pour fournir du travail,
- dissipe l'autre partie sous forme de chaleur,
- et transforme ou évacue les déchets résultants des combustions dont elle est le siège.

Le seul « carburant » utilisable par la cellule est l'**adénosine triphosphate** (figure1) ou plus simplement l'**ATP** dont la dégradation permet de fournir l'énergie nécessaire aux différentes formes de travail biologique (Figure 2).

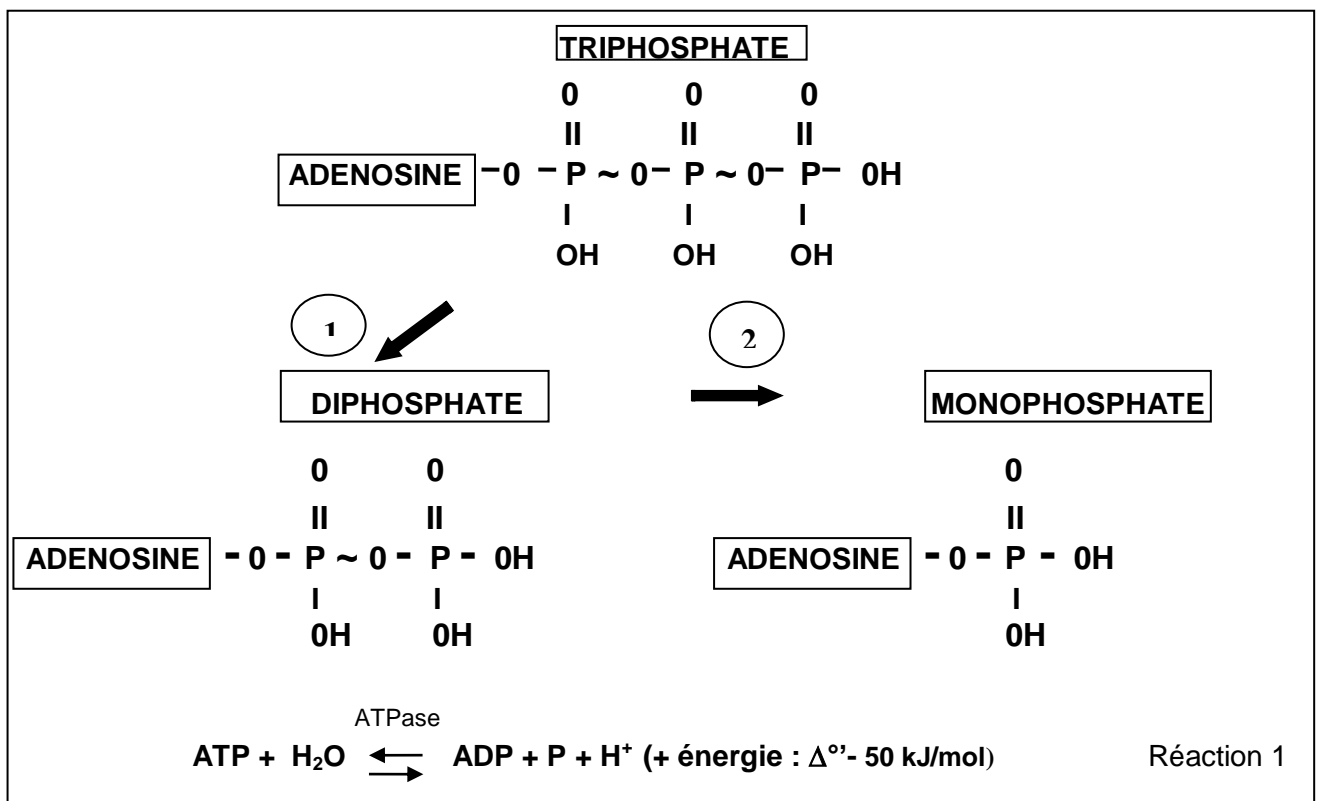


Figure 1 : Structure biochimique de l'ATP. Le symbole ~ représente les liaisons riches en énergie. La perte d'un (ADP ou adénosine diphosphate) ou de deux ions phosphate (AMP ou adénosine monophosphate) permet de libérer l'énergie indispensable au travail biologique.

Dans le cas de la fibre musculaire, la consommation de molécules d'ATP peut être considérablement augmentée au cours d'exercices intenses, or leur concentration est très faible : 4 à 6 millimoles ⁽²⁾ par kilogramme de muscle frais (ce qui s'écrit 4 à 6 mmol/kg ou 5 à 6 mmol.kg⁻¹ ou encore 4 à 6 mM.kg⁻¹).

En considérant que la masse musculaire représente environ 40% de la masse totale du corps, pour un individu dont le poids est 80 kg, 32 kg de muscle bénéficient d'une réserve de 160 à 192 mmol d'ATP (ou respectivement entre 0.16 et 0.192 mole).

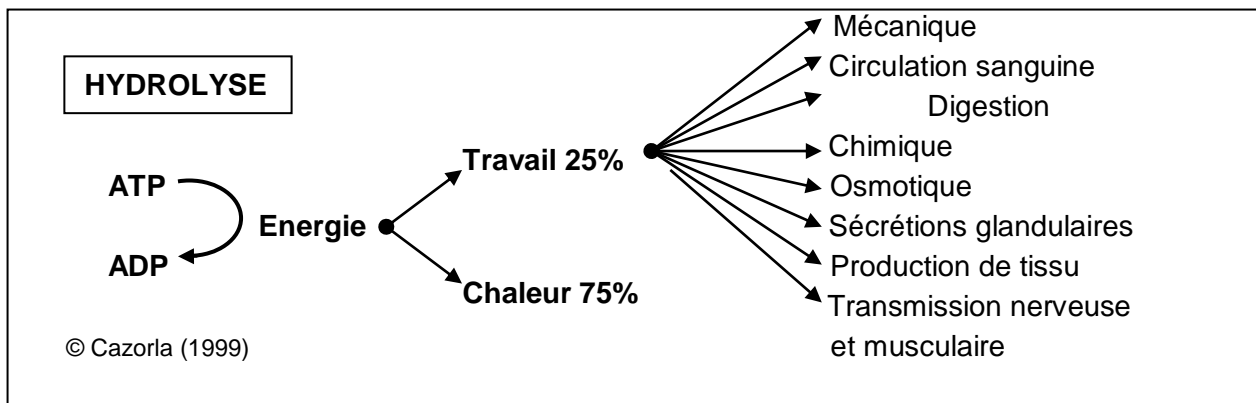


Figure 2 : Différentes formes de travail biologique que permet l'énergie libérée par l'hydrolyse de

Comme la dégradation d'une mole d'ATP libère 30.5 kilojoules (30.5 kJ) ⁽³⁾ dans des conditions standard ou 42 kJ dans les conditions biologiques soit entre 7 et 10 kilocalories (10 kcal) dont une partie (environ 1/5^{ème}) est convertie en énergie mécanique et le reste en chaleur, le travail musculaire ne peut compter au total que sur une réserve de 1.3 à 1.6 kJ, soit à peine l'énergie nécessaire pour parcourir :

- 1 m à 1 m 20 à une vitesse de course de 10 m/s soit 10 s au 100 m,
- 2 m 60 à 3 m 50 à une vitesse de course de 7,1 m/s soit 3 min 32 s au 1 500 m,
- 3 m 50 à 4 m 20 à une vitesse de course de 6,3 m/s soit 13 min 13 s au 5 000 m,
- 4 m 15 à 5 m 10 à une vitesse de course de 5,6 m/s soit 2 h 10 au marathon,
- ou, 7 m 80 à 9 m 60 à une vitesse de marche de 1,11 m/s soit 4 km/h c'est-à-dire à une allure de promenade.

On peut donc en conclure que :

bien que l'ATP soit la seule molécule capable de fournir directement au muscle l'énergie dont il a besoin pour se contracter et se relâcher, ses réserves s'avèrent insuffisantes pour répondre aux différents besoins du travail musculaire.

Comme au cours d'activités physiques, même très intenses, le niveau des réserves en ATP n'accuse qu'une discrète diminution en début d'exercice et tend à se stabiliser par la suite à des valeurs proches de la moitié de celle du repos, ceci implique que les molécules d'ATP sont synthétisées à mesure qu'elles sont dégradées.

⁽¹⁾ **La molécule** est une particule résultant de la réunion par des liaisons électro-chimiques de plusieurs atomes. Elle représente la plus petite quantité d'un corps pur pouvant exister à l'état libre. Toutes les cellules de notre organisme sont constituées de l'assemblage entre elles d'un plus ou moins grand nombre de molécules.

⁽²⁾ **Une millimole** (mmol ou mM) correspond à 1/1000 de mole d'un composé. La mole est l'unité de masse d'un composé chimique et sa valeur dépend du nombre et du type d'atomes constituant le composé. Par exemple, une mole de glucose qui est constitué de 6 atomes de carbone, de 12 atomes d'hydrogène et 6 atomes d'oxygène (C₆ H₁₂ O₆) dont la masse atomique respective est 12, 1 et 16 correspond à 180 grammes : (12 x 6) + (1 x 12) + (16 x 6).

⁽³⁾ **Un Joule** (j) est l'unité obligatoire du système international (S.I.) pour mesurer l'énergie et le travail. Ses équivalences sont : 4,18 j = 1 calorie ou 1 kcal = 4,18 kJ ou 1 kJ = 0.239 kcal. Bien que dans le système international, l'unité de l'énergie soit le joule en physiologie, on continue souvent d'utiliser la calorie (cal) et son multiple, la Kilocalorie (kcal) pour mesurer les quantités de chaleur libérées ou consommées lors des réactions énergétiques de l'organisme.

Une calorie est la quantité de chaleur nécessaire pour élever de 1°C (C = Celsius) un gramme d'eau ou 1ml, entre 14.5° et 15.5° C.

Le fait que l'organisme ne dispose que de quelques dizaines de grammes d'adénosine pour fabriquer des dizaines de kilogrammes d'ATP par jour, signifie que le taux de renouvellement (encore appelé *turn-over* par les anglo-saxons) est très important.

Par comparaison, nous sommes dans le cas d'un circuit fermé qui ne contient que quelques litres d'eau mais qui peut en déborder des milliers par heure.

Quelles sont les fonctions de l'ATP ? Comment est formée la molécule d'ATP et d'où provient l'énergie qui alimente une « pompe » au débit aussi impressionnant ? Questions dont les réponses devraient permettre de mieux comprendre les métabolismes qui interviennent au cours de l'activité musculaire.

1- RÔLE CENTRAL DE L'ATP DANS LES ÉCHANGES D'ÉNERGIE DE LA CELLULE.

L'adénosine triphosphate ou ATP est constituée par la combinaison d'une molécule organique d'adénine et d'une chaîne de 3 molécules d'acide phosphorique dont les deux dernières renferment des liaisons riches en énergie (figure 2). En présence d'une enzyme ⁽¹⁾ qui catalyse la molécule d'ATP : l'enzyme ATPase, seule sa dégradation (en biologie on utilise aussi le terme de catabolisme) en adénosine diphosphate (perte d'un ion phosphate) et en adénosine mono-phosphate (perte de deux ions phosphate), peut libérer l'énergie nécessaire aux glissements des myofilaments d'actine et de myosine (équation 1) donc à la contraction, ce qui permet de fournir un travail musculaire encore appelé **travail mécanique**.

La consommation d'ATP est directement proportionnelle à la quantité d'énergie mécanique produite par le muscle. Pourtant seul le quart environ de l'énergie totale libérée par la segmentation de la molécule est utilisé dans l'action mécanique. Le reste est dissipé en chaleur. Au niveau cellulaire, l'énergie libérée par la dégradation de l'ATP peut être utilisée aussi à d'autres fins (figure 4), pour permettre notamment :

- le « pompage » des ions Na⁺, K⁺, Ca⁺⁺... et le transport actif de certaines grosses molécules à travers les membranes cellulaires, transport membranaire appelé par extension : **travail osmotique**,
- la dégradation des grosses molécules complexes (ou macromolécules) comme les glucides, des protéines et des lipides permettant l'activité, l'entretien ou/et la croissance cellulaires et, en sens contraire, la synthèse de nouvelles macromolécules de glucides, lipides et protéines à partir de leurs produits ⁽²⁾. Dégradation et synthèse utilisent l'énergie sous forme de **travail chimique**,
- ainsi que de nombreuses autres formes de travail à l'échelle de l'organisme entier.

⁽¹⁾ Les enzymes sont des protéines qui accélèrent et orientent sans être modifiées ou détruites deux réactions biochimiques. Chaque enzyme est spécifique d'une réaction. Pour se souvenir de leur nom, il suffit d'ajouter le suffixe « ase » ou « kinase » à la molécule qu'elle catalyse : Adénosine triphosphatase (ou ATPase), créatine phosphorylkinase, glycogénase, acétylcholinestérase ...

⁽²⁾ Par exemple, comme nous l'étudierons ultérieurement, à partir de l'acide lactique, des acides gras libres et des acides aminés obtenus respectivement par dégradation des glucides, des lipides et des protéines, peuvent être reconstitués de nouvelles molécules de glucides, de lipides et de protéines.

Cette opération qui consiste à dégrader une molécule (l'ATP par exemple) en ses produits (ADP, AMP et Pi) est désignée sous le nom de **catabolisme** ou **d'hydrolyse** ⁽¹⁾.

Inversement, la resynthèse encore appelée **anabolisme** de la molécule d'ATP a besoin d'énergie afin de reconstituer ses liaisons avec le ou les phosphate(s) antérieurement libéré(s). L'opération qui consiste à incorporer un radical phosphate à une molécule organique est désignée sous le nom de **phosphorylation** (figure 3).

L'ATP joue donc un rôle d'intermédiaire énergétique essentiel dans les différents systèmes de notre organisme. Energie dont il convient de bien connaître les grandes lois qui la régissent afin de mieux comprendre son rôle fondamental à l'échelle de notre organisme au cours de l'exercice musculaire.

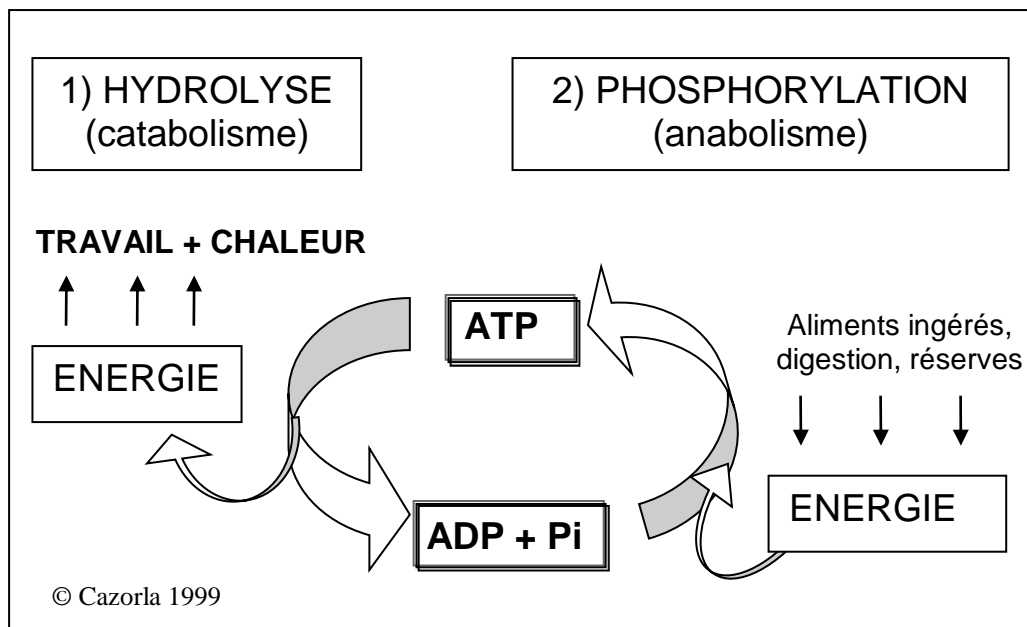


Figure 3 : Hydrolyse (= dégradation ou catabolisme) et phosphorylation (= resynthèse ou anabolisme) de la molécule d'ATP. Au cours de ces deux phases inverses et complémentaires, de l'énergie est fournie pour permettre le travail biologique et est récupérée pour permettre la resynthèse ou « turnover » constant de la molécule d'ATP.

2 – LES GRANDES LOIS DE L'ENERGIE.

Afin de produire le travail indispensable à sa survie et à son évolution (travail mécanique, osmotique, chimique...) tout organisme vivant transforme, stocke, distribue et dégrade de l'énergie. La circulation et les transformations de l'énergie dont il est le siège, représentent son **métabolisme**.

A ce stade, il est difficile de poursuivre notre explication sans évoquer brièvement quelques uns des grands principes des équilibres thermodynamiques ⁽²⁾ dont dépend la compréhension des différents phénomènes bioénergétiques du métabolisme au repos et au cours de l'exercice.

(1) Hydrolyse : au sens strict du terme, l'hydrolyse est une réaction qui implique la présence d'une molécule d'eau : $ATP + H_2O \rightarrow ADP + P + H^+$ (+ énergie). En biologie, l'hydrolyse signifie souvent aussi la dégradation d'une grosse molécule (ou macromolécule) donnée en molécule(s) moins importante(s) avec ou sans la présence d'eau : l'hydrolyse du glucose en acide lactique par exemple.

- *Le premier principe* dit de conservation de l'énergie, établit que la quantité totale d'énergie d'un système et de son environnement reste constante. Bien que, ni créée ni détruite, l'énergie peut cependant subir des transformations d'une forme à une autre : la chaleur peut être transformée en énergie chimique, l'énergie chimique en énergie mécanique, l'énergie mécanique en électricité, l'électricité en lumière ou à nouveau en chaleur...
- *Le deuxième principe* précise que toute forme d'énergie s'écoule de façon irréversible d'une source initiale où son potentiel de transformation et de travail est le plus élevé, vers une forme dégradée à partir de laquelle elle devient de plus en plus indisponible. Cette non disponibilité progressive est définie comme **entropie**.

C'est dans cet écoulement appelé **flux de l'énergie**, que les systèmes et organismes puisent leur propre énergie transformée en travail, stockée, distribuée et dégradée dans le sens de l'entropie générale.

Ce flux est irréversible, ceci signifie que, lorsqu'une forme d'énergie est libérée pour réaliser un travail par exemple, on ne peut en quelque sorte « remonter le courant » et revenir à la source initiale sans un apport conséquent d'énergie puisée à une autre source. Ce phénomène très répandu en biologie est défini comme **couplage énergétique**.

Deux exemples peuvent illustrer ce deuxième principe :

Premier exemple : Imaginons une réserve d'eau située à une certaine hauteur. Lorsqu'une conduite est ouverte, l'eau de cette réserve s'y engouffre. Si rien ne l'arrête dans sa descente, elle peut s'écouler ainsi jusqu'au niveau de la mer où, progressivement, elle perd toute la vitesse liée à la hauteur de son écoulement initial.

De ce simple exemple, quatre notions fondamentales peuvent être dégagées :

- 1 - l'eau maintenue dans la réserve représente une **source énergétique potentielle**,
- 2 - libérée, elle peut s'écouler à une vitesse qui engendre un taux maximal **d'énergie cinétique** (liée au mouvement) jusqu'à ce que la réserve soit complètement vide,
- 3 - l'énergie cinétique peut être totalement perdue, lorsque l'écoulement se ralentit au niveau de la mer ou, au cours de son écoulement, elle peut être en partie **convertie en d'autres formes d'énergie**. Par exemple : elle est susceptible de faire tourner les pales d'une turbine (énergie mécanique) pour être convertie en électricité (énergie électrique) elle-même utilisée pour l'éclairage de nos villes et nos habitations (énergie lumineuse). Pour être convertie en d'autres formes, l'énergie a donc besoin d'être couplée à un générateur, ici la turbine.
- 4 - Dans sa descente, l'eau de la réserve libère de l'énergie. On dit qu'elle est **exergonique** (qui fournit de l'énergie). Au contraire, s'il fallait envisager un système de pompes pour remonter l'eau écoulée à la hauteur où se trouvait sa réserve initiale, il faudrait lui fournir de l'énergie. Le système serait dit alors **endergonique** (qui consomme de l'énergie). Cependant, quel que soit le système envisagé pour remonter l'eau au niveau de sa réserve, la quantité d'énergie apportée par son écoulement serait insuffisante pour alimenter les pompes, même les plus efficaces.

⁽²⁾ **Thermodynamique**: On appelle thermodynamique la branche de la physique qui traite de l'énergie et ses transformations. En biologie, la bioénergétique (ou énergétique des phénomènes biologiques) correspond à un des aspects de la thermodynamique et dépend en conséquence des mêmes grands principes.

A quantité d'énergie exergonique et endergonique égale, la réserve ne pourrait être reconstituée qu'à une hauteur inférieure à celle du départ. En effet, la transformation et le couplage de l'énergie s'accompagnent toujours de pertes et, seule une partie de l'énergie peut être convertie en travail. Ce premier exemple présente de nombreuses analogies avec les transferts de l'énergie en milieu vivant.

Deuxième exemple : Pour répondre aux besoins de l'organisme, le glycogène (ou glucide) et les triglycérides (ou lipide), formes de réserves d'énergie potentielle situées respectivement dans les muscles et le foie pour les premières, dans les tissus adipeux et dans la fibre musculaire pour les secondes, sont progressivement dégradées en molécules intermédiaires (figure 5) et en leurs deux produits finaux : le dioxyde de carbone (CO_2) et l'eau (H_2O). Par analogie à l'exemple précédent, ces réserves se vident en libérant leur énergie potentielle sous forme de chaleur. L'énergie potentielle qu'elles renferment résulte de leur structure constituée essentiellement d'atomes de carbone (C), d'hydrogène (H) et d'oxygène (O), et des liaisons électroniques qu'entretiennent ces atomes entre eux. La chaleur correspond à l'énergie cinétique, c'est à dire à la vitesse des mouvements désordonnés des molécules libérées de leurs liaisons électroniques. Autrement dit, l'énergie potentielle qui représente la forme ordonnée de l'énergie s'écoule sous forme d'énergie cinétique (dans le premier exemple) ou de chaleur (dans l'exemple présent) qui sont elles mêmes deux formes d'énergie désordonnée, dont le « désordre » augmente au cours de leur écoulement. Lorsque l'énergie libérée par les réserves potentielles est totalement dissipée dans le milieu environnant, on dit qu'elle a atteint son **entropie maximum**, c'est à dire, son état de désordre maximum.

Lorsque l'état d'entropie maximum est atteint, il n'y a plus d'énergie utilisable. Entre l'état initial, ici le glycogène ou les triglycérides, et l'état final le CO_2 et l' H_2O , a été dissipée une quantité totale de chaleur correspondant à l'**enthalpie (H)** de chacun des deux composés. L'enthalpie est donc la variation de l'énergie totale contenue dans un composé. Cette variation de l'énergie totale ne présente pas d'intérêt immédiat car, à cause de différentes pertes dont elle est l'objet, elle ne peut être entièrement convertie en travail. La quantité maximale susceptible de l'être est appelée **énergie libre « G »** (de l'initiale du nom du physicien Willard Gibbs qui, pour la première fois, en a exprimé le concept). **Les variations de l'énergie libre** qui se produisent au cours d'une réaction, sont représentées par le symbole ΔG .

Comme en biologie, les variations de l'énergie sont influencées par la pression, la température, la concentration des constituants d'un composé donné et par le niveau d'acidité (pH) du milieu où se déroulent les réactions, on exprime les variations de l'énergie libre en standardisant les conditions du milieu : pression : 1 atmosphère, température : 25° C, concentration : 1 mole par litre, pH 7.

Le symbole s'écrit alors ΔG° correspond aux **variations d'énergie libre standard** en milieu vivant.

3. TRANSFORMATION DE L'ÉNERGIE EN MILIEU VIVANT (*IN VIVO*).

Pour que la chaleur soit partiellement convertie en travail mécanique, il faut qu'elle soit transmise d'un corps chaud à un corps froid. C'est ce principe qui est utilisé pour transformer l'énergie dans les machines construites par l'homme. Par contre, dans les systèmes biologiques, ce principe ne peut être envisagé car il n'y a pas de différences de température sensibles entre les diverses parties d'une cellule ou entre les diverses cellules d'un tissu. Les organismes vivants étant essentiellement *isothermes* (la température de l'homme ne varie que très peu autour de 37°C) il y a nécessité de coupler la chaleur produite à un autre système énergétique. C'est le système ATP-ADP qui joue ce rôle d'intermédiaire indispensable pour fournir les différentes formes de travail biologique (figures 2 et 4). Pour récupérer sa liaison riche en énergie avec le phosphate inorganique (Pi) précédemment perdu et former à nouveau de l'ATP, la molécule d'ADP a besoin d'énergie. Cette énergie lui est fournie par le catabolisme de trois molécules présentes directement dans la fibre musculaire : la phosphorylcréatine (encore appelée : phosphocréatine ou créatine phosphate), le glycogène et les triglycérides. Il y a donc couplage d'une réaction endergonique (qui nécessite de l'énergie) : la synthèse de l'ATP, à une suite de réactions exergoniques (qui fournissent de l'énergie) : le catabolisme (ou dégradation) de la phosphocréatine, du glycogène et des triglycérides.

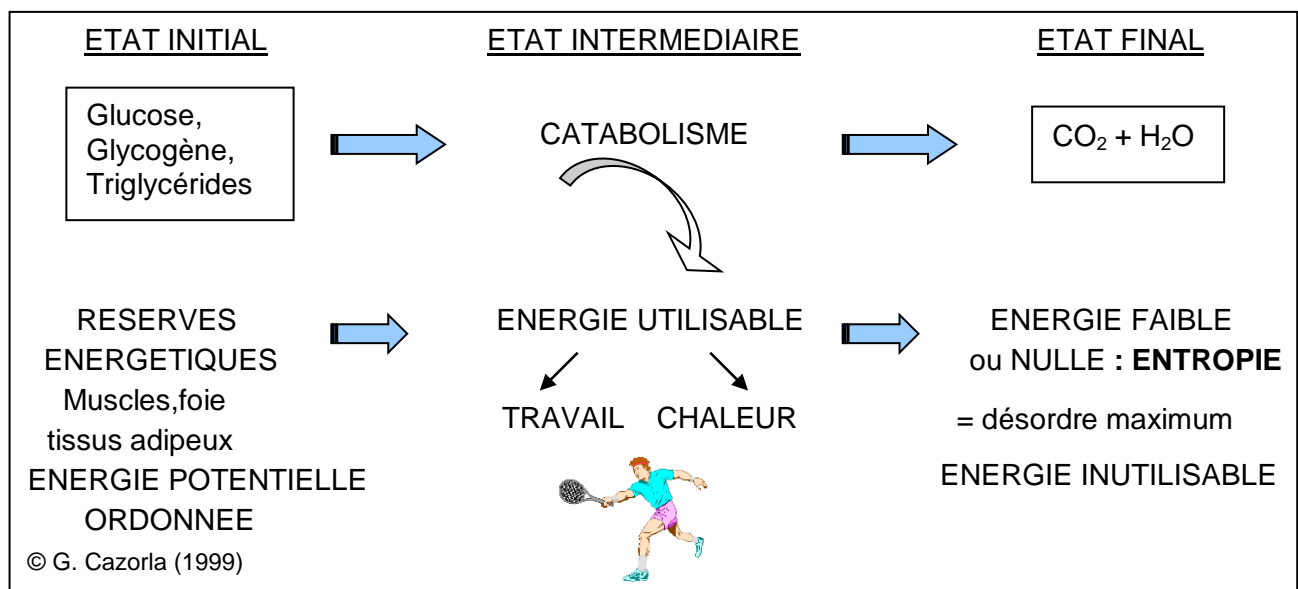


Figure 4 : Les différents états de transformation de l'énergie au cours du travail biologique ici musculaire.

A l'état de repos, ce couplage fonctionne en sens opposé. Les réserves énergétiques sont reconstituées au cours de la récupération par exemple, à partir des intermédiaires du propre catabolisme des molécules utilisées pendant l'exercice, comme le pyruvate, le lactate, l'alanine... Ces intermédiaires qui sont encore riches en énergie potentielle, permettent de reconstituer du glycogène. Une autre source de reconstitution des réserves étant naturellement les produits de la digestion. Ces opérations de synthèse moléculaire et de digestion nécessitent aussi de l'énergie, elle-même fournie par l'hydrolyse de l'ATP. Un dernier aspect important caractérise aussi le transfert d'énergie en milieu vivant. Il s'agit du

catabolisme progressif des macromolécules en leurs produits. En effet, comme la synthèse d'une molécule d'ATP n'a besoin que d'une quantité d'énergie déterminée (9,6 kcal ou 40 kJ dans des conditions standard in vitro et environ 50 kJ dans les conditions cellulaires) d'importants gaspillages se produiraient si l'énergie potentielle d'une molécule était libérée en une seule réaction. Par exemple le ΔG^0 d'une mole de glycogène étant de 2880 kJ on ne pourrait concevoir que son catabolisme libère en une seule fois autant d'énergie pour ne reconstituer qu'une seule mole d'ATP. Dans ce cas le rendement énergétique serait extrêmement médiocre : $(50/2880) \times 100 = 1.7\%$! Heureusement dans la cellule, le catabolisme moléculaire se décompose en de nombreuses réactions intermédiaires permettant de libérer progressivement leur énergie avant d'obtenir les produits finaux. Ce mécanisme progressif améliore considérablement le rendement : d'avantage de molécules d'ATP sont synthétisées par macromolécules énergétiques dégradées. Il permet aussi de meilleurs ajustements et des régulations plus précises en réponse aux besoins fluctuants de la vie de tous les jours.

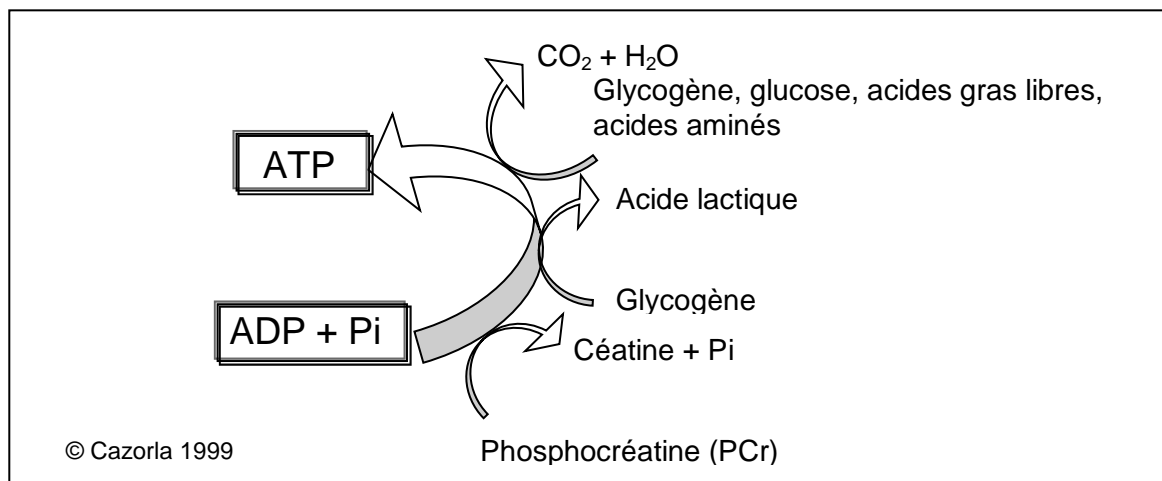


Figure 5 : Rôle des réserves énergétiques dans la phosphorylation de la molécule d'ADP permettant le turn-over constant de l'ATP.

RESUME.

Le catabolisme (ou dégradation) de macromolécules en leurs produits plus simples est généralement exergonique. Il permet de fournir progressivement l'énergie nécessaire à l'anabolisme (ou synthèse) de nouvelles molécules d'ATP. A l'opposé, l'anabolisme de grosses molécules à partir d'éléments plus simples, est endergonique. Dans ce cas l'énergie consommée est fournie par l'hydrolyse de l'ATP.

- (1) *Bien que non négligeable dans certaines circonstances (exercices de longue durée ou état de jeûne prolongé par exemple), le rôle énergétique des protéines demeure secondaire comparé à celui qu'elles assument dans l'entretien, le renouvellement et la croissance des différents tissus et de nombreux composés dits protéiniques comme les enzymes et certaines hormones.*

4. D'OU PROVIENT L'ENERGIE?

La presque totalité de l'énergie qui existe dans la biosphère provient du soleil. L'énergie des radiations solaires représente près de 99 % de l'énergie de notre planète. Entre la source chaude: le soleil, et l'espace froid intersidéral, la terre recueille une part infime de ce flux énergétique pourtant à l'origine de tous les mécanismes biologiques de notre système. Sur terre, une partie de l'énergie solaire est captée par la chlorophylle des pigments présents dans les cellules des plantes vertes. Par un mécanisme appelé **photosynthèse**, la chlorophylle utilise l'énergie solaire pour former du glucose ($C_6H_{12}O_6$) et de l'oxygène (O_2) à partir du dioxyde de carbone (CO_2) et de l'eau (H_2O) présents dans l'atmosphère.

Le flux de l'énergie solaire est irréversible et inépuisable. Avec seulement six éléments de base :

le carbone (C), l'hydrogène (H), l'oxygène (O), l'azote (N), le soufre (S) et le phosphore (P), il permet de fabriquer tout ce qui vit sur notre terre. A partir du glucose obtenu par photosynthèse et, grâce à un exceptionnel «jeu de construction», sont constamment assemblés, démontés et reconstruits d'autres composés dans lesquels se retrouvent toujours mais agencés différemment, plusieurs ou la totalité des six éléments précédents.

Le carbone, l'hydrogène et l'oxygène permettent à eux seuls, l'élaboration des deux plus importants substrats énergétiques de notre organisme : les glucides encore appelés saccharides ou hydrates de carbone et les lipides dont les plus importants sont les triglycérides encore appelés triacylglycérols. A ces deux sources énergétiques principales peuvent être associées les protéines qui, dans certaines circonstances peuvent apporter une contribution non négligeable aux besoins énergétiques du travail musculaire ⁽¹⁾. Outre le carbone, l'hydrogène et l'oxygène, l'élaboration des macromolécules de protéines requiert de l'azote (N) qui est surtout extrait par les racines des plantes vertes du sol où il se trouve en abondance sous forme de nitrate.

Comme la base de l'alimentation de l'homme (plantes et animaux) est constituée par ces quatre molécules, la digestion consiste ensuite à dégrader les macromolécules ingérées : glucides, lipides, protéines en leurs constituants les plus simples, c'est-à-dire en molécules intermédiaires (glucose, acides gras, acides aminés) qui, en fin de parcours, après leur catabolisme sont réduites en CO_2 , en H_2O et en N_2 .

Aux différentes étapes de cette dégradation (ou catabolisme) sont libérées des quantités d'énergie plus ou moins importantes, utilisées en partie pour fournir plusieurs formes de travail (chimique, osmotique, mécanique,..) ou dissipée sous forme de chaleur.

Comme les plantes sont à la fois consommées par l'homme et par les animaux dont l'homme consomme aussi la chair, le monde végétal se trouve donc à l'origine de toute nourriture dont dispose le monde animal.

Ainsi, l'énergie nécessitée par les plantes dépend du rayonnement solaire, celle nécessaire à l'homme dépend des plantes et des animaux qui s'en nourrissent, donc, notre énergie dépend directement des plantes et par conséquent indirectement du soleil.

Alors que les cellules des plantes fabriquent elles-mêmes leurs propres biomolécules, elles sont appelées pour cela : cellules **autotrophes** (qui se nourrissent elles-mêmes), les cellules des organismes animaux et humains doivent emprunter leurs aliments, donc leur énergie au

monde végétal. Elles sont dites **hétérotrophes** (qui tire leur nourriture des autres).

Autrement dit, l'énergie solaire s'écoule selon un flux irréversible et constitue la source initiale de tous les organismes qu'ils soient autotrophes ou hétérotrophes.

Ce flux énergétique est indispensable pour alimenter en permanence les grands cycles de la vie, au nombre desquels ceux du carbone, de l'hydrogène, de l'oxygène et de l'azote, jouent un rôle fondamental. D'une manière schématique on peut dire que, grâce à l'énergie solaire, la photosynthèse réunit ces quatre éléments pour former directement dans les végétaux ou indirectement par l'intermédiaire des animaux, la base de l'alimentation de l'homme et donc de l'énergie dont il a besoin. Par l'ensemble des réactions biochimiques dont il est le siège, l'organisme humain va pouvoir «brûler» ces exceptionnels «combustibles» que sont les glucides, les lipides voire les protéines, en extraire «à petits feux» l'énergie potentielle qu'ils séquestrent et pouvoir ainsi faire face aux multiples besoins énergétiques que requièrent les différentes formes du travail cellulaire.

Comme pour toute combustion, celles qui se déroulent dans l'organisme des êtres vivants ont besoin de l'indispensable «comburant» qu'est l'oxygène. Même si certaines réactions biochimiques peuvent se dérouler en absence provisoire d'oxygène (condition d'anaérobiose, a = sans, aérobiose = présence d'air donc d'oxygène), l'être humain ne saurait en être privé au-delà de 3 à 4 minutes environ.

A l'issue de la combustion totale des glucides et des lipides, du CO_2 et de H_2O sont formés. La charge énergétique de ces deux produits est pratiquement nulle comparée à celle des molécules initiales à partir desquelles elles ont été formées. De l'énergie a donc été libérée alors que les mêmes éléments de départ, carbone, hydrogène et oxygène se retrouvent à l'arrivée.

Cette opération, exactement inverse de celle de la photosynthèse, est appelée **respiration cellulaire** (figure 6). La respiration cellulaire est donc le processus grâce auquel, en présence d'oxygène, la cellule dégrade un substrat carboné (qui contient du carbone) en dioxyde de carbone (CO_2) et en eau (H_2O), afin d'obtenir de l'énergie.

RESUME : La photosynthèse constitue la première étape au cours de laquelle l'énergie qui s'écoule depuis le soleil vers la terre change de forme et permet de synthétiser les principales molécules dont le monde animal a besoin. Entre le monde végétal et le monde animal s'établit un cycle biologique dont les deux étapes opposées et complémentaires sont la photosynthèse et la respiration cellulaire. L'énergie libérée par la respiration cellulaire, c'est à dire par le catabolisme des glucides, des lipides et accessoirement des protéines, est en partie récupérée pour réaliser la synthèse de nouvelles molécules d'ATP. Ce nouveau transfert signifie que le rôle de l'ATP n'est pas de mettre en réserve de l'énergie comme le font les macromolécules de glucides, lipides et protéines, mais de la transporter et de la transmettre aux mécanismes cellulaires qui en ont besoin pour fonctionner.

En somme, l'ATP, seule «monnaie» que reconnaisse le «commerce» de l'énergie, ne constitue que le «compte courant» des «réserves foncières» énergétiques de l'organisme que sont les glucides, les lipides et les protides

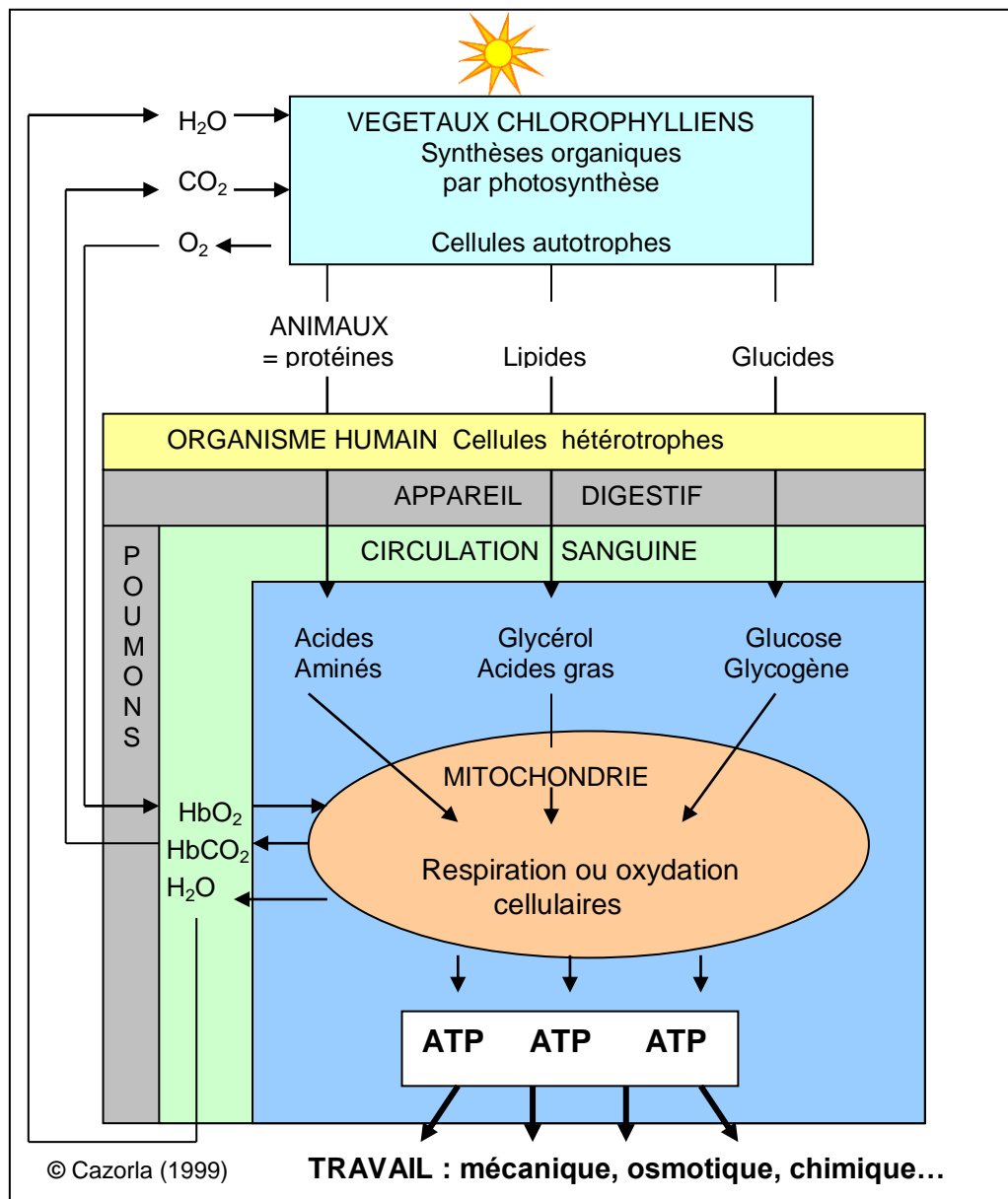


Figure 6 : Les grands cycles de l'énergie et son utilisation par l'organisme pour pouvoir réaliser les différentes formes de travail biologique.

CE QU'IL FAUT RETENIR

Grâce aux deux liaisons riches en énergie que renferme la molécule d'ATP (adénosine **t**riphosphate), seul son catabolisme (appelé aussi hydrolyse) en ADP (adénosine **d**iphosphate) et en Pi (phosphate inorganique) permet de libérer l'énergie nécessaire aux différentes formes de travail biologique dont notre organisme est le siège : mécanique (contraction musculaire), chimique (métabolismes), osmotique (transferts membranaires)... Les très faibles réserves en ATP de notre organisme nécessitent son constant renouvellement (ou turn-over) pour répondre aux très importants besoins biologiques qui, dans certaines circonstances comme l'activité sportive, peuvent considérablement augmenter. A son tour la synthèse de l'ATP à partir de l'ADP et du Pi nécessite de l'énergie. Cette réaction biochimique est dite endergonique (qui a besoin d'énergie). D'où provient cette énergie et par

quels mécanismes peut-elle être transférée pour permettre cette constante et très fluctuante resynthèse de l'ATP ? Au sein de la fibre musculaire, les moindres variations du rapport ATP/ADP+AMP enclenchent et régulent dans le sens de leur catabolisme (dégradation) ou de leur anabolisme (synthèse ou reconstitution) les trois principales sources énergétiques constituées par les réserves intracellulaires que constituent les molécules de phosphorylcréatine (PCr), de glycogène et d'acides gras. Le catabolisme de ces molécules libère l'énergie requise. Elles sont dites exergoniques.

Alors que le catabolisme de la PCr libère immédiatement son énergie potentielle, plusieurs étapes sont nécessaires pour le glycogène et les acides gras. Les premières étapes du catabolisme du glycogène (glycolyse ; lyse = fragmentation) se déroulent dans le cytoplasme cellulaire et ne nécessitent pas d'oxygène (glycolyse anaérobie). Il peut se poursuivre dans les mitochondries en présence obligatoire d'oxygène (glycolyse aérobie). Le catabolisme des acides gras (lipolyse) est également réalisé dans les mitochondries en présence d'oxygène. Dans les mitochondries, le catabolisme des différentes molécules aboutit toujours à la libération d'énergie et à la formation de dioxyde de carbone (CO_2) et d'eau (H_2O). Ainsi, glucides, lipides et secondairement protéines constituent les substrats énergétiques ou « carburants », alors que l'oxygène représente le « comburant » des combustions cellulaires appelées en biologie : **oxydation ou respiration cellulaire**. Les différentes réactions biochimiques intermédiaires de ces catabolismes nécessitent la présence d'enzymes spécifiques qui catalysent (orientent sans être modifiées ou détruites) les réactions et permettent ainsi de libérer « à petit feu » et sans gaspillages excessifs, l'énergie nécessaire à la synthèse de l'ATP.

Comment sont constituées les réserves énergétiques que représentent les glucides, les lipides, et les protéines, représente un autre versant de la compréhension des grands cycles de l'énergie qui permettent les différentes formes de travail biologique. Il faut se souvenir que l'essentiel de l'énergie provient du soleil et parvient jusqu'à la terre sous forme d'énergie lumineuse. Sur la terre, par une série de réactions chimiques appelées **photosynthèse**, les plantes transforment l'énergie lumineuse en énergie chimique. L'énergie chimique est elle-même utilisée par les plantes vertes dites chlorophylliennes, pour synthétiser les molécules organiques : glucides, lipides, protéines à partir du dioxyde de carbone (CO_2), de l'eau (H_2O) et de l'azote (N). En d'autres termes, ce processus est exactement l'inverse et est complémentaire de celui de la respiration cellulaire. Comme l'homme se nourrit de plantes et des animaux qui, eux-mêmes consomment ces plantes, il récupère ainsi l'énergie potentielle contenue dans les molécules organiques synthétisées. La digestion réduit les grosses molécules absorbées en leurs unités les plus simples : glucose, acides gras, acides aminés, qui peuvent alors diffuser dans la circulation sanguine. A ce niveau, leur destinée est multiple : soit elles sont directement utilisées par les tissus qui en ont besoin, soit elles sont mises en réserve sous forme : de glycogène (molécules de glucose agglomérées) dans les muscles et le foie, de gouttelettes lipidiques dans les muscles et de triglycérides (trois acides gras associés à une molécule de glycérol) dans les cellules adipeuses ou graisseuses, aussi appelées adipocytes. Ceux-ci peuvent s'accumuler surtout dans le tissu sous-cutané. Ensembles ces molécules constituent les réserves énergétiques de l'organisme, énergie libérée quand les besoins s'en font sentir pour permettre la resynthèse de l'ATP.

II LES SOURCES ENERGETIQUES DE L'ACTIVITE MUSCULAIRE

INTRODUCTION

Lorsque l'on comptabilise le nombre et la durée des opérations nécessaires à la complète dégradation des glucides et des lipides, il est évident que ces substances ne sont pas adaptées aux besoins requis par un travail musculaire urgent. Pour parer à ces éventualités, un autre composé phosphoré contenu essentiellement dans la cellule musculaire, la phosphocréatine (PCr), constitue un réservoir riche en énergie immédiatement et massivement utilisable pour produire de l'ATP.

En somme, **selon l'urgence et l'intensité d'un exercice, le muscle peut faire appel à plusieurs** sources énergétiques (figure7). :

- une est immédiatement disponible et permet de libérer une très grande quantité d'énergie grâce au catabolisme de ses deux composés : l'ATP et la PCr dont les liaisons phosphates sont riches en énergie.
- les autres sources sont retardées par les nombreuses étapes que nécessite le catabolisme des substrats utilisés : glycogène, glucose, acide gras libres, acides aminés. Elles peuvent elles-mêmes être subdivisées en deux groupes :
 - la source qui utilise le catabolisme du glycogène sans intervention de l'oxygène et produit de l'acide lactique. Cette source est souvent définie comme **anaérobie lactique** ou **glycolyse lactique**,
 - et les sources qui utilisent l'oxygène pour extraire l'énergie des molécules de glycogène, d'acide gras et d'acides aminés. Définies comme **aérobies**, ces sources nécessitent non seulement de nombreuses réactions biochimiques intermédiaires mais aussi une adaptation de chacun des éléments qui interviennent dans la chaîne qui transporte les molécules d'oxygène depuis l'air ambiant jusqu'aux fibres musculaires qui les consomment. Les nombreuses adaptations qu'elle requiert expliquent les délais plus longs de son intervention efficace au cours de l'exercice musculaire.

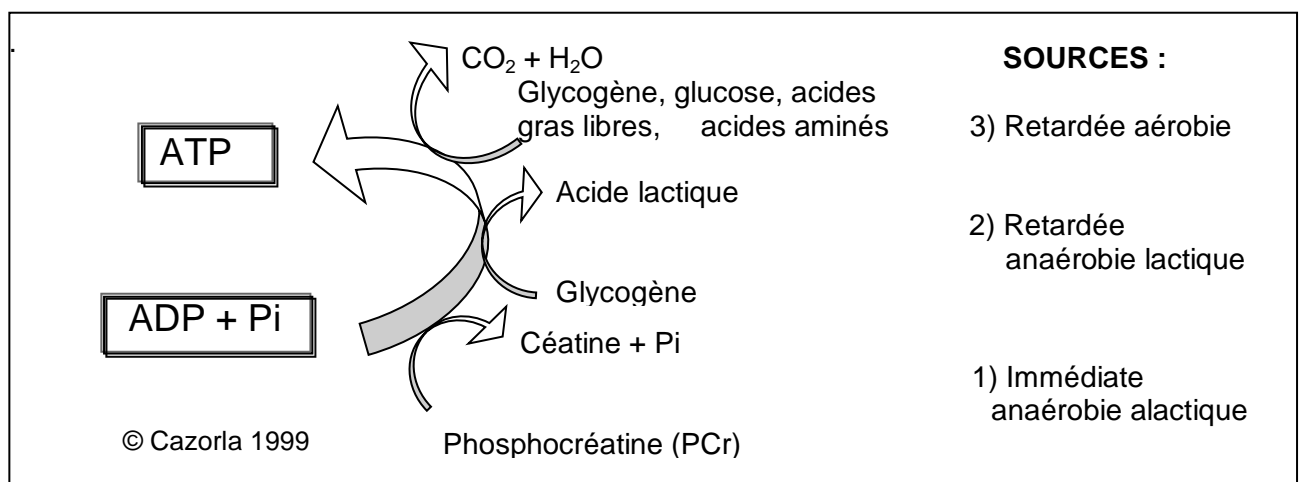


Figure 7 : Rôle des réserves énergétiques dans la phosphorylation de la molécule d'ADP permettant le turn-over constant de l'ATP.

Résumé.

Réserves glucidiques, lipidiques, accessoirement protidiques et pool des phosphagènes constituent les sources énergétiques dans lesquelles, selon les circonstances, l'organisme peut puiser pour reconstituer les molécules d'ATP à mesure de leur hydrolyse. Il est désormais possible de compléter la figure en situant les origines de l'énergie nécessaire à la phosphorylation des molécules d'ADP.

3.6.1. CARACTERISTIQUES DES SOURCES ENERGETIQUES

Dès le début de la contraction musculaire, la diminution de la concentration d'ATP et l'élévation de celles de l'ADP et de l'AMP ou précisément du rapport ATP/ADP-AMP dans la fibre, enclenche la mise en jeu des réactions biochimiques aussi bien des sources immédiates que des sources retardées. Les variations de ce rapport peuvent être considérées à la fois comme la « gâchette » de la mise en jeu des différents métabolismes en début d'exercice et comme les régulateurs des flux de production d'énergie ajustés aux besoins de la fibre musculaire au cours de l'exercice.

Il est donc important de noter que, dès le début de l'exercice, toutes les sources susceptibles de produire de l'énergie sont mises en jeu pratiquement en même temps mais n'interviennent de façon optimale que selon un délai qui leur est propre. Ce délai dépend du nombre de réactions intermédiaires et d'adaptations biologiques que chacune de ces sources requiert.

Une classification des différentes sources énergétiques peut être proposée en tenant compte :

- des réserves énergétiques ou substrats qu'elles utilisent,
- du **délai** ou temps de latence qui leur est nécessaire pour permettre la synthèse des quantités d'ATP requises par le travail musculaire,
- de la quantité totale d'ATP susceptible d'être produite à partir des réserves en substrat ou **capacité énergétique**,
- du débit maximal de production d'ATP ou **puissance énergétique**, définie aussi comme la quantité maximale d'énergie produite par unité de temps. L'unité de mesure de la puissance est le joule par seconde (J/s) ou le Watt,
- de son **endurance** ou durée pendant laquelle, à un pourcentage donné de sa puissance, elle est capable de fournir l'énergie nécessaire à la contraction,
- de son ou ses **facteurs limitant** sa production d'ATP.
- et de la durée nécessaire pour : reconstituer les réserves énergétiques utilisées, métaboliser ou éliminer les déchets produits.

Résumé :

Les trois sources de production de l'ATP : source des phosphagènes (ou anaérobie alactique), glycolyse anaérobie (ou glycolyse lactique ou encore anaérobie lactique) et aérobie, se distinguent par les substrats qu'elles utilisent, leur délai d'intervention, leur capacité, leur puissance, leur endurance, les facteurs qui les limitent et la durée qui leur est nécessaire pour reconstituer leurs réserves, éliminer ou transformer les métabolites et déchets produits. Ces trois sources sont mises en jeu ensemble et immédiatement après les premières secondes de l'activité musculaire par la baisse du rapport ATP/ADP+AMP+P. Celui-ci joue le double rôle de véritable gâchette de mise à feu et de régulation des flux métaboliques des différentes sources énergétiques. Leur pleine efficacité de synthèse de

nouvelles molécules d'ATP n'étant atteinte qu'après un délai qui leur est propre, on peut déjà supposer que, selon la durée d'un exercice, une d'elles intervient de façon préférentielle.

a) La source immédiate : la source des phosphagènes ou source dite anaérobie alactique.

Le processus anaérobie alactique recouvre l'ensemble des réactions qui assurent la synthèse de l'ATP en l'absence d'oxygène (anaérobie = sans air donc sans oxygène) et sans production finale d'acide lactique (alactique).

Ce processus est directement et immédiatement impliqué lors de toute contraction grâce à la présence d'un autre composé riche en phosphore : la phosphocréatine : PCr (ou créatine phosphate : CP).

La phosphocréatine qui libère son énergie presque aussi rapidement que l'ATP, ne peut cependant pas la mettre directement à la disposition des filaments contractiles. Pour ce faire, elle a besoin d'une enzyme : la créatine phosphokinase (CPK) qui lui permet de céder un phosphate à l'ADP (figure 8) pour reformer l'ATP.

Ensemble ATP et PCr constituent les composés phosphates à haute énergie, encore appelés **pool des phosphagènes**.

Le catabolisme des phosphagènes est immédiat et libère une très grande quantité d'énergie (figure 8 et tableau 1). Il permet de répondre aux situations d'urgence dans l'attente du relais énergétique des glucides puis des lipides. Il intervient dans la réalisation d'exercices musculaires les plus intenses. L'épuisement rapide des très faibles réserves d'ATP ET PCr limite leur utilisation à des durées très brèves (7 à 8 secondes pour un exercice exécuté à la puissance maximale du processus).

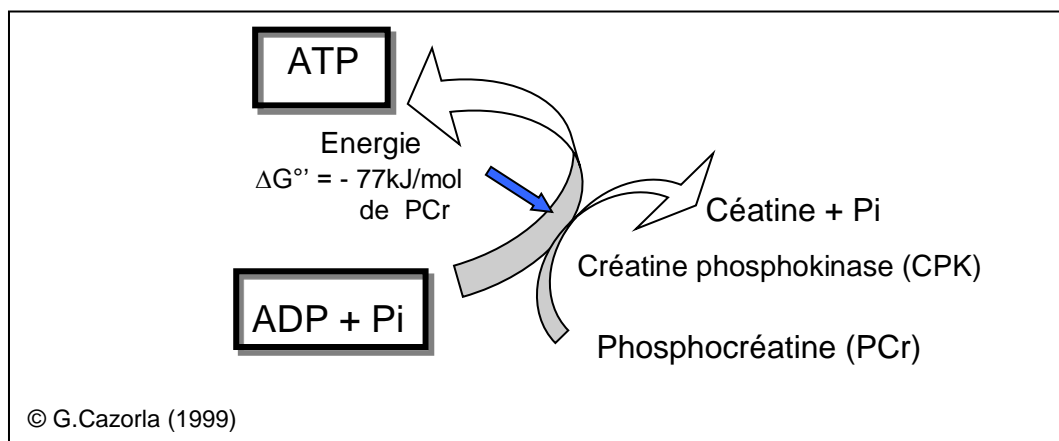


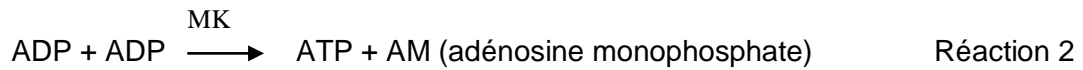
Figure 8 : Caractéristique de la source énergétique immédiate constituée par le pool des phosphagènes (ATP + PCr ou source anaérobie alactique).

Reconstitution des réserves en phosphagènes.

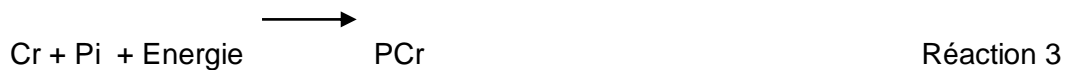
A l'issue d'un exercice intense et de courte durée, les produits du catabolisme des phosphagènes sont l'ADP, la créatine (Cr) et des Pi. En présence d'énergie, la réversibilité des réactions du catabolisme des phosphagènes permet leur synthèse.



La synthèse de l'ATP peut aussi être réalisée par la condensation de deux molécules d'ADP. Cette réaction se produit en présence de l'enzyme myokinase (MK). Pour cette raison, elle est appelée réaction myokinase.



Cette réaction n'apparaît cependant que lorsque la concentration locale en ATP est très abaissée et par conséquent, celle de l'ADP très élevée.



La resynthèse complète des réserves en ATP-PCr est très rapide au début de la récupération : 70% sont restaurés au cours de la première minute, 85% après 2 minutes, 90% après 4 minutes et la totalité en 5 à 6 minutes (figure 9).

| Phosphagènes | totaux (ATP +CP) | | |
|---------------------------------|------------------|---------------|---------------|
| | ATP | PCr | |
| Concentration musculaire | | | |
| mM.kg ⁻¹ de muscle | 4 - 6 | 16 - 24 | 20 - 30 |
| mM (masse musculaire totale) | 128 - 192 | 512 - 768 | 640 - 960 |
| Energie disponible | | | |
| kJ.kg ⁻¹ de muscle | 0.16 - 0.25 | 0.67 - 1.00 | 0.84 - 1.25 |
| kJ (masse musculaire totale) | 5.36 - 8.04 | 21.43 - 32.15 | 27.13 - 40.19 |

Tableau 1 : Les réserves en phosphagènes de notre organisme et l'énergie potentielle qu'elles représentent pour le travail musculaire.

La resynthèse des phosphagènes à partir de leurs produits dégradés nécessite de l'énergie. C'est à nouveau l'hydrolyse de l'ATP qui fournit cette énergie ce qui implique la présence de nouvelles molécules d'ATP. on peut alors se demander d'où proviennent ces nouvelles molécules d'ATP ? Au cours de la récupération, l'apport d'oxygène aux mitochondries permet en effet de synthétiser de l'ATP (voir « glycolyse aérobie ») dont une partie peut être utilisée dans de nombreux processus nécessitant de l'énergie pour mieux récupérer.

De plus, de récentes études ont montré, qu'il est possible d'augmenter la vitesse de resynthèse de la PCr lorsque les fibres musculaires sollicitées ont pu bénéficier préalablement d'un programme d'entraînement aérobie. Comme l'efficacité des répétitions d'exercices courts et intenses (sports collectifs, sports de raquettes...) dépend de la vitesse d'utilisation et de synthèse des phosphagènes, il y a donc nécessité de développer le pouvoir oxydatif des fibres musculaires avant d'aborder ce type d'activités.

Notons encore qu'une petite partie de l'énergie requise par la resynthèse de l'ATP-PCr peut résulter en outre de la glycolyse anaérobie mise en jeu aussi dès le début d'un exercice intense..

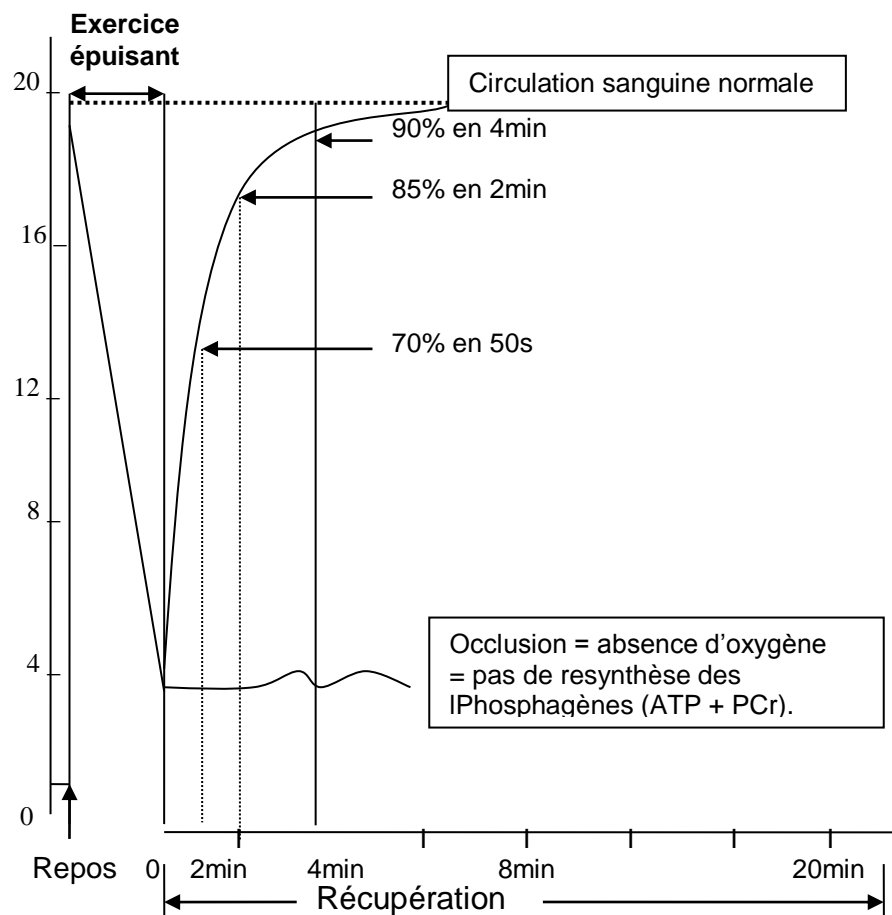


Figure 9: Synthèse des phosphagènes après un exercice court et intense. L'apport d'oxygène est indispensable pour permettre la resynthèse de l'ATP dans les mitochondries. Les molécules d'ATP ainsi formées permettent elles-mêmes la resynthèse de la PCr.

CE QU'IL FAUT RETENIR (voir tableau de synthèse)

Les caractéristiques de la source anaérobie alactique peuvent être déclinées de la façon suivante :

- Lieu de production :

Le catabolisme des phosphagènes a lieu dans le sarcoplasme ou milieu hydrominéral immédiatement à proximité des éléments contractiles de la myofibrille.

- Substrats utilisés :

L'adénosine triphosphate (ATP), l'adénosine diphosphate (ADP) et la créatine phosphate (CPr) ou phosphagènes constituent le groupe des substrats à haute énergie du métabolisme anaérobie alactique.

- Délai d'intervention :

Les phosphagènes sont immédiatement dégradés pour fournir sans délai l'énergie dont la contraction musculaire a besoin.

- Capacité :

Les réserves respectives d'ATP et de CP sont très faibles. Elles s'inscrivent dans un ordre de grandeur de 1 à 4. Par kg de muscle frais les valeurs de 5 à 6 mMol pour l'ATP et de 16 à 24 mMoles pour la CP sont les plus souvent citées. Comme seuls 50% de l'ATP et 90% de la PCr sont utilisés dans les cas extrêmes d'exercices très intenses et que chaque mole de phosphagène libère environ 45 kJ, la capacité métabolique maximale de l'ensemble des phosphagènes est de 23 à 26 kJ chez le jeune adulte moyen (70 kg dont 1/3 de muscle) et de 30 à 36 kJ chez un sportif spécialisé (coureur de 200m de 80 kg dont 40% de muscle par exemple). A intensité maximum cette capacité ne permet de subvenir au besoin énergétique d'un travail musculaire que pendant 7 à 8 secondes.

- Puissance

La puissance de ce métabolisme peut être très élevée. Elle dépend du pouvoir ATPasique des méromyosine, donc de la répartition et du pourcentage des différents types de fibres des muscles du sportif. Les valeurs les plus souvent citées se situent entre 240 et 530 kJ/min chez le jeune adulte moyen et jusqu'à 750 kJ/min pour le sportif spécialisé (volleyeur, sauteur, lanceur, coureur de 100 et 200 m ...).

- Endurance

Directement fonction du pourcentage (toujours très élevé) de la puissance à maintenir l'endurance du métabolisme anaérobie est très faible.

- Facteur limitant

C'est l'épuisement plus ou moins précoce des très faibles réserves en phosphagènes qui constitue le facteur limitant l'intervention de ce métabolisme.

- Durée nécessaire à la reconstitution des réserves en ATP-PCr

Comme l'indique la figure 9, la vitesse de resynthèse des phosphagènes est très rapide dans la minute qui suit l'exercice et s'infléchit ensuite. Elle est plus rapide lorsque les capacités oxydatives du muscle ont préalablement été développées. A la condition de pouvoir disposer de l'oxygène nécessaire à la resynthèse mitochondriale de l'ATP (voir chapitre : « Filière aérobie »), la récupération est totale entre 6 et 8 min à l'issue d'un exercice intense.

b) Les sources retardées.

Dépendant des nombreuses étapes que nécessite le catabolisme des substrats utilisés : glycogène, glucose, acides gras libres, acides aminés, les autres sources énergétiques interviennent de façon retardée. Selon leur délai respectif d'intervention efficace, ces dernières se subdivisent elles-mêmes en deux groupes:

- la source qui utilise la dégradation du glycogène et du glucose sans intervention de l'oxygène et produit de l'acide lactique. Cette source est souvent définie comme **anaérobie lactique ou glycolyse lactique**

- les sources qui utilisent l'oxygène pour extraire l'énergie des molécules de glycogène, d'acide gras et d'acides aminés. Ces sources définies comme **sources aérobies** nécessitent non seulement de nombreuses réactions biochimiques intermédiaires mais aussi l'adaptation de chacun des éléments qui interviennent dans la chaîne transportant l'oxygène depuis l'air ambiant (diffusion pulmonaire, transport par le sang) jusqu'aux fibres musculaires qui le consomment. Ces nombreuses adaptations expliquent les délais plus longs de son intervention au cours de l'exercice musculaire.

1. La glycolyse anaérobie lactique.

La glycolyse (du Grec *glykys* qui signifie « doux », et *lysis* qui signifie « couper ») est une succession de réactions au cours desquelles une molécule de glucose ($C_6H_{12}O_6$) est dégradée en deux molécules d'acide pyruvique ($C_3H_4O_3$). La glycolyse se déroule en trois phases (figure 10) : une phase d'amorçage au cours de laquelle 1 molécule d'ATP est consommée lorsque le glucose est utilisé, une phase préparatoire au cours de laquelle une molécule d'ATP est aussi consommée et une phase de remboursement qui fournit 4 ATP. Le but final de la glycolyse est la production d'ATP et l'ajustement de cette production aux besoins de la cellule. Par exemple, lorsque le muscle se contracte plus vigoureusement ou plus fréquemment, nécessitant donc plus d'ATP, la vitesse de la glycolyse augmente.

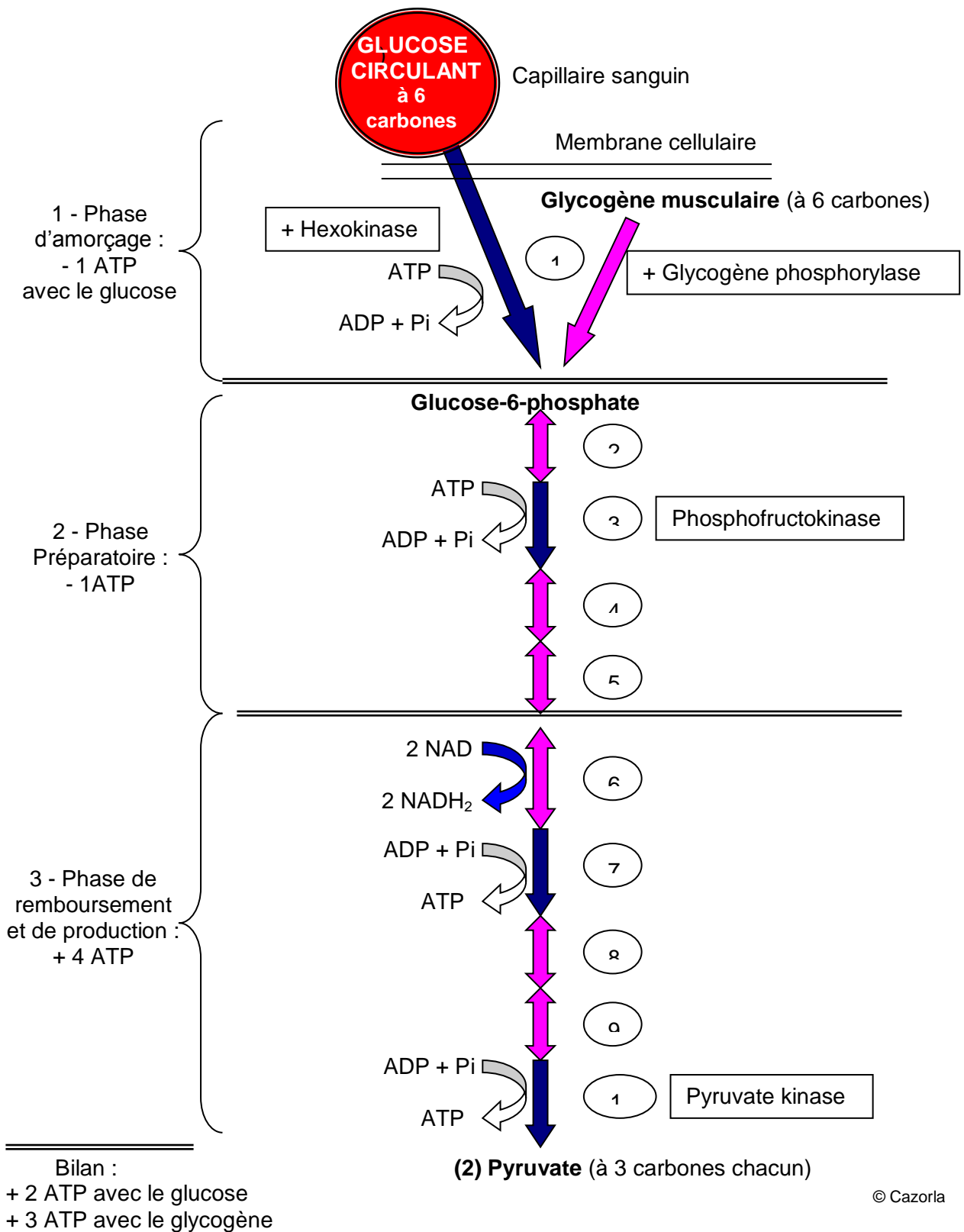
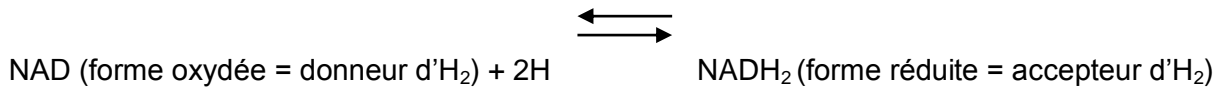
Dans la fibre musculaire (figure 11), la glycolyse anaérobie a lieu dans le cytoplasme en dehors des mitochondries (extra mitochondrial) et n'a pas besoin d'oxygène (anaérobie). Elle peut utiliser deux substrats : le glucose et le glycogène et se déroule selon un processus complexe nécessitant dix réactions biochimiques. Chacune d'elles est orientée et accélérée par une enzyme spécifique. Nous ne retiendrons que les réactions essentielles.

Glucose et glycogène passent par une étape commune : la formation de glucose-6-phosphate (G-6-P) et suivent ensuite la même filière. La dégradation du glycogène est appelée : glyco-génolyse alors que celle du glucose : glycolyse. Lors d'exercices intenses c'est surtout la glyco-génolyse qui est activée en priorité alors que la glycolyse prend le relais lorsque les réserves musculaires de glycogène baissent au cours d'exercices de plus longue durée.

Le glucose provient du foie ou de la digestion et est transporté par le sang (glycémie). Il pénètre dans la fibre musculaire pour être transformé en G-6-P en utilisant un ATP.

Le glycogène (qui est une forme de stockage du glucose, on dit un polymère du glucose doit libérer une à une ses unités glucose qui le constituent pour arriver au même carrefour G-6-P. A partir de ce carrefour la filière est commune. Chaque unité glucose ainsi formée est catabolisée (dégradée), en présence ou en absence d'oxygène en deux molécules d'acide pyruvique et libère deux hydrogènes. L'hydrogène qui ne peut rester à l'état libre dans la cellule, est accepté ⁽¹⁾ par un « transporteur » spécifique, le coenzyme nicotinamide adénine

dinucléotide mieux connu sous son sigle : NAD (figure 12).



© Cazorla

Figure 10 : Les trois phases anaérobies de la glycolyse. En encadré, les quatre enzymes clés de la glycolyse. Les deux premières permettent d'amorcer l'utilisation du glucose et du glycogène. Les deux

autres régulent le flux de la glycolyse en fonction des besoins énergétiques de la fibre musculaire. Les doubles flèches signifient que les réactions sont réversibles. Les chiffres entourés représentent les différentes étapes biochimiques.

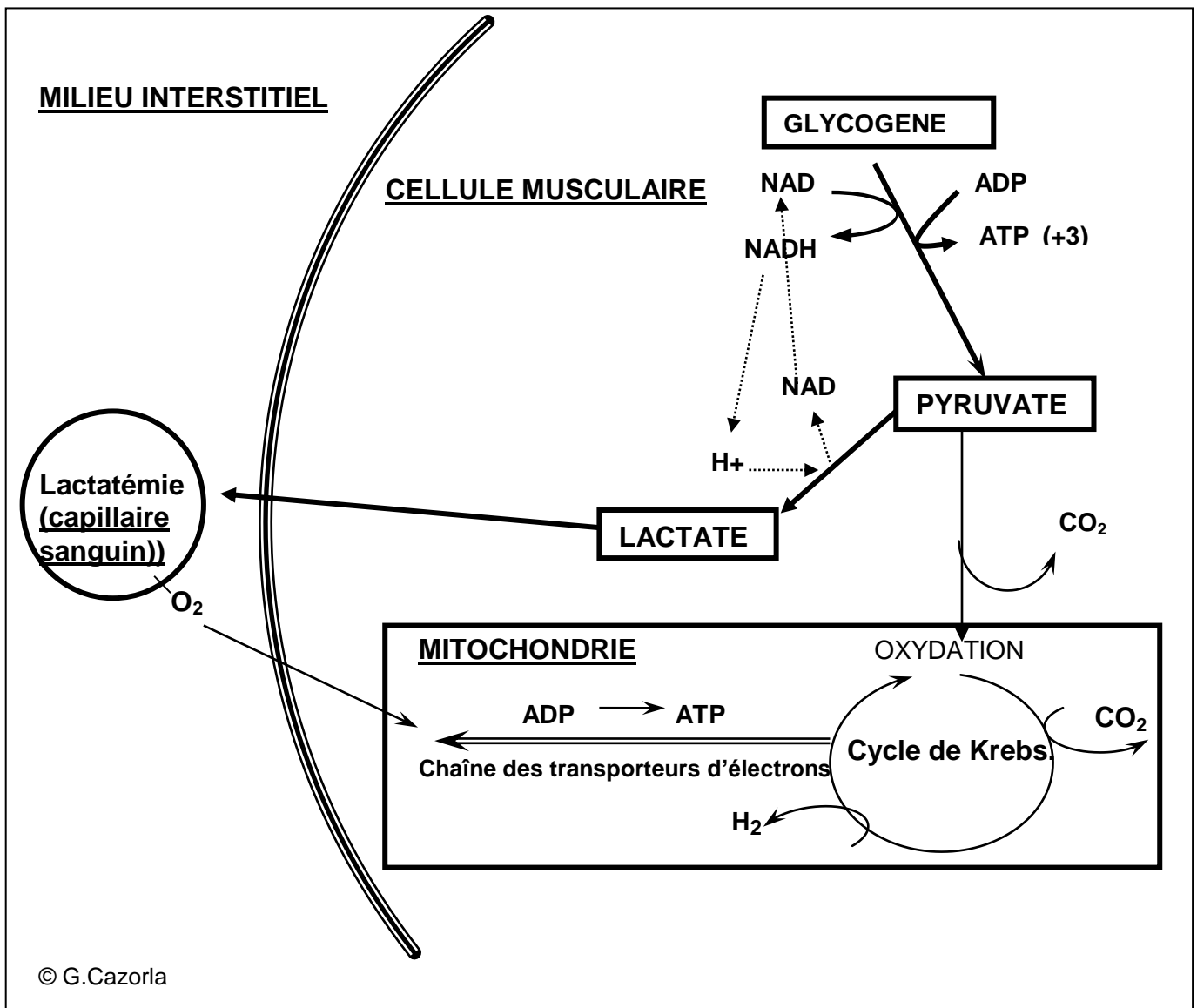


Figure 11 : A partir d'une molécule de glycogène deux molécules de pyruvate sont formées, permettant la synthèse de trois ATP et s'accompagnant de la production d'hydrogène. L'hydrogène est transporté par le NAD jusqu'au pyruvate avec lequel il forme du lactate. Une petite partie du lactate est oxydée dans la mitochondrie alors que le reste s'accumule dans le cytoplasme de la fibre ou est transféré dans le milieu interstitiel et dans la circulation sanguine.

La concentration cellulaire du NAD étant limitée, la poursuite de la glycolyse nécessite son « recyclage ». Le NADH₂ doit céder son hydrogène pour être à nouveau disponible. En anaérobiose (sans oxygène) ou lorsque les capacités oxydatives de la fibre sont dépassées, l'acide pyruvique (ou pyruvate)⁽²⁾ joue le rôle d'accepteur d'hydrogène et, grâce à la présence d'une enzyme spéciale : la lactate déshydrogénase (LDH), forme de l'acide

lactique (ou lactate). D'où le nom de glycolyse anaérobie lactique donné à cette source énergétique.

Retenons que, outre la formation d'ATP, la glycolyse forme donc aussi des atomes d'hydrogène qui jouent un rôle important dans la fourniture d'énergie (voir le paragraphe sur « les sources aérobies » du présent chapitre) mais qui, en excès, peuvent induire une baisse du pH et donc une acidose du milieu cellulaire.

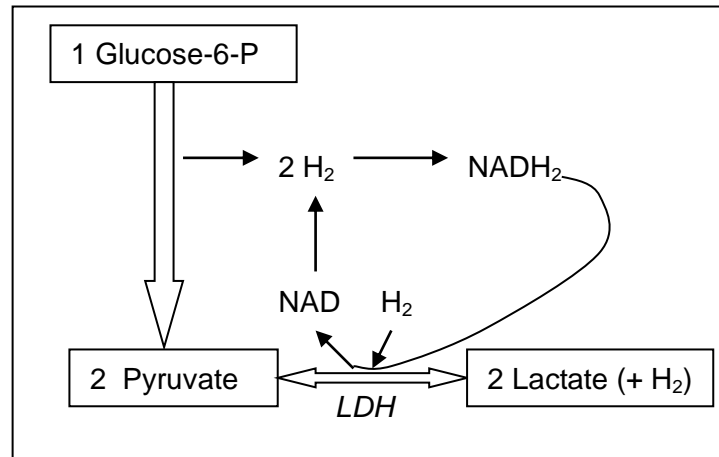


Figure 12 : Rôle de la navette NAD dans le transport de l'hydrogène (H_2) produit par la glycolyse. Lorsque les capacités oxydatives de la fibre musculaire sont dépassées (début d'exercice ou exercice très intense type 400m sprint) le NAD transporte H_2 jusqu'au pyruvate qui, en présence de l'enzyme lactate déshydrogénase (LDH) joue le rôle d'accepteur de H_2 et donne du lactate. Le lactate constitue donc un réservoir provisoire et réversible de H_2 .

Remarque :

Glycogène et glucose sont les seuls substrats énergétiques susceptibles d'être dégradés en absence ou en présence d'oxygène (en anaérobie ou en aérobie).

Dans les deux cas, à partir d'une molécule de glucose-6-P dont l'énergie potentielle est de 2880 kJ, la glycolyse libère 197 kJ. Cette énergie permet la synthèse de trois molécules d'ATP, synthèse qui nécessite au total 150 kJ (50 kJ par molécule d'ATP). En anaérobie la glycolyse s'accompagne de la formation de deux molécules d'acide lactique.

Ces chiffres indiquent que, contrairement à des notions anciennes : la glycolyse lactique possède un bon rendement énergétique : $150 / 197 \times 100 = 76 \%$.

⁽¹⁾ Phénomène d'oxydation-réduction encore appelé oxydoréduction ou « effet rédox » : L'oxydation est définie comme la perte d'électrons d'un composé chimique. Dans le cas de la glycolyse, les électrons impliqués sont ceux de l'atome d'hydrogène constitué d'un proton (H^+) et d'un électron e^- . Un composé est dit oxydé lorsqu'il cède un atome d'hydrogène. Il est dit réduit quand il accepte de l'hydrogène. La perte d'un électron libère de l'énergie utilisée par d'autres opérations de synthèse comme celle des molécules d'ATP.

⁽²⁾ Acide pyruvique ou pyruvate, acide lactique ou lactate. Le suffixe des acides est « ique » : acides pyruvique, lactique, palmitique...). Cependant, dès leur production ils sont dissociés et, comme il est d'usage, prennent le nom de l'ion négatif (anion) qu'ils forment en ajoutant le suffixe « ate » : pyruvate, lactate,

Mise en jeu et régulation

Dès le début d'un exercice, la chute du rapport ATP/ADP+AMP+Pi, la présence d'adrénaline (hormone du stress) et celle du calcium résultant de la contraction, activent deux enzymes qui enclenchent la glycolyse : l'hexokinase (pour le glucose) et la glycogène-phosphorylase (pour le glycogène). L'hexokinase est une enzyme qui catalyse l'entrée du glucose libre (provenant du sang) dans la glycolyse. La glycogène-phosphorylase dégrade le glycogène stocké dans le muscle, en glucose-1-phosphate et lui ouvre ainsi la voie de la glycolyse. Deux autres enzymes clés de la glycolyse : la phosphofructokinase (PFK) et la pyruvate kinase régulent l'importance du flux de la glycolyse et l'adapte aux besoins en ATP du travail musculaire. Plus la chute du rapport ATP/ADP+AMP+P est importante (exercice très intense), plus le flux le sera aussi.

Dès le début d'un exercice, l'énergie que la glycolyse libère permet la resynthèse très rapide de nouvelles molécules d'ATP qui s'ajoutent à celles produites par le métabolisme anaérobie alactique (source des phosphagènes). Cependant, la pleine efficacité et l'intervention prépondérante de la glycolyse lactique s'exerce surtout entre les limites : 20s – 3min lorsque :

- les réserves en PCr sont très nettement réduites (à environ 80 % de leur niveau initial),
- le système aérobie n'a pas encore eu le temps de fonctionner à son plein régime,
- ou / et lorsque l'intensité de l'exercice musculaire dépasse les capacités du système aérobie.

Remarque

Contrairement à ce qu'il a été longtemps affirmé, il est donc important de noter que, même lors d'exercices de courte durée comme le 100m sprint, la contribution de la glycolyse lactique est loin d'être négligeable (figure 13). Elle devient prépondérante entre 20s (200m course ou 50m nage libre) et 3min (400, 800 et 1500m course ou 100, 200 et 400m nage).

Facteur limitant.

Nous savons que la condition de la vie cellulaire nécessite des conditions d'homéostasie ou maintien entre certaines limites de la stabilité du milieu intracellulaire (acidité, température, masse liquidienne...). L'ensemble des réactions biochimiques en dépend.

L'accumulation de l'acide lactique induit une élévation de la concentration en protons H⁺, donc augmente l'acidité du milieu traduite par une baisse du pH qui, dans des cas extrêmes peut chuter de 7.03 à 6.3. Cette accumulation pourrait avoir un effet inhibiteur à la fois sur les enzymes clés de la glycolyse, entraînant une chute de la production d'ATP et sur la liaison du calcium avec la troponine (voir contraction musculaire) induisant une incapacité fonctionnelle des pontages d'actomyosine (figure 14). Ces deux actions pourraient expliquer en partie la fatigue ressentie à l'issue par exemple d'une course de 400m ainsi que la baisse de performance lors d'exercices d'intensité supra maximale d'une minute ou plus et plusieurs fois répétés. Dans tous les cas, une trop forte accumulation d'acide lactique intracellulaire dont la concentration dépend du niveau d'entraînement du sujet (à l'issue d'un exercice épuisant, elle peut atteindre entre 30 à 40 mmol par kg de muscle frais), s'accompagne d'une baisse de l'intensité ou de l'arrêt de l'exercice alors que les réserves en glycogène sont encore importantes. Actuellement l'unanimité n'est pas faite pour désigner l'acidose comme seule responsable de ce type de fatigue aiguë.

A cause de l'acidose musculaire qu'il induit, l'acide lactique apparaît donc comme le facteur limitant de la glycolyse anaérobie sans toutefois en avoir encore actuellement la preuve formelle.

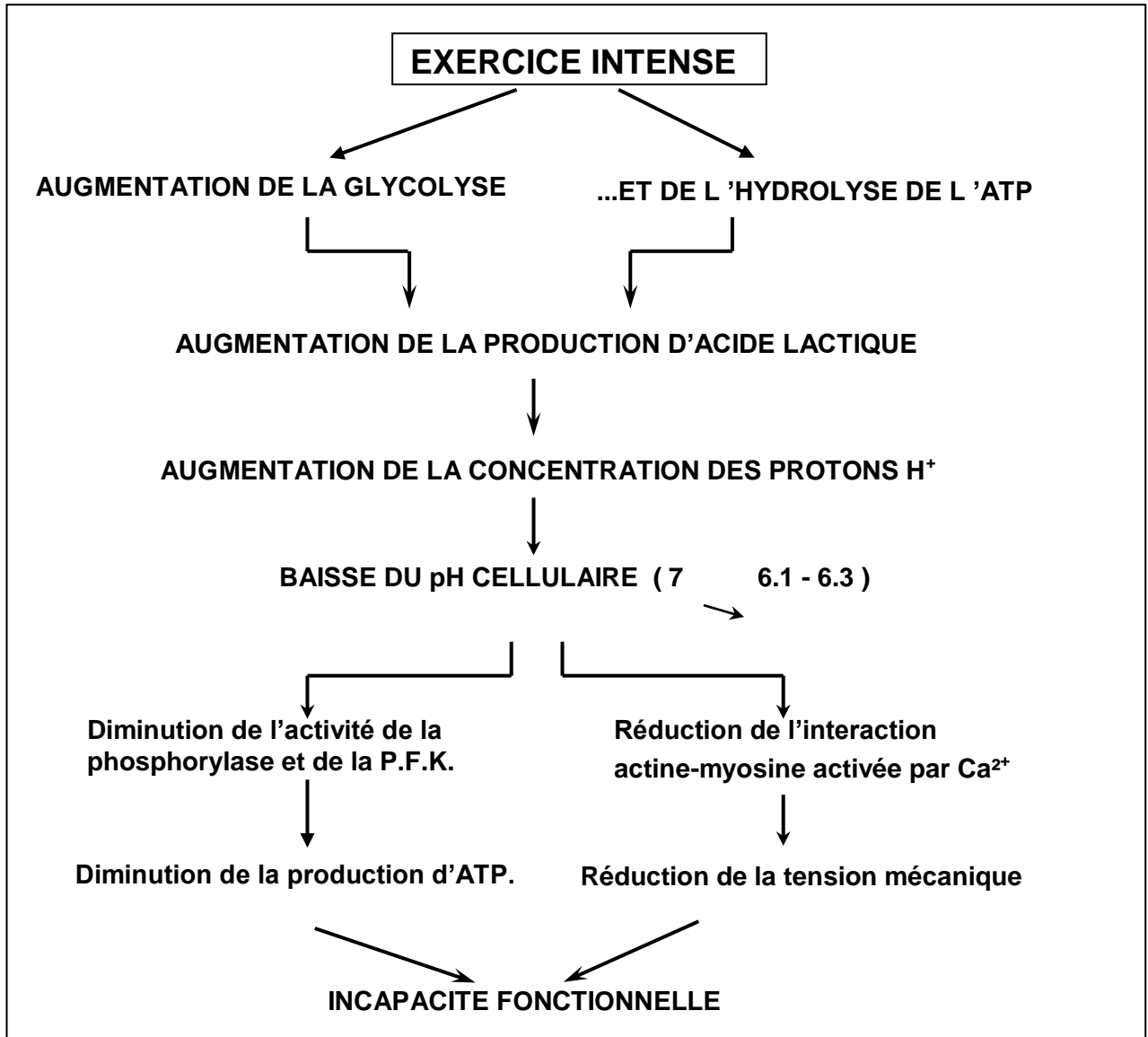


Figure 14 : Les effets de l'acidose induite par l'acide lactique sur l'activité musculaire. D'après le modèle d'Hermansen 1977 modifié (1999).

Devenir de l'acide lactique

Dès sa production, l'acide lactique se dissocie en un proton H^+ et un anion : le lactate. C'est l'accumulation des protons H^+ qui seule est responsable de l'augmentation de l'acidité du milieu (ou acidose). Le lactate n'est donc que le témoin de la présence des protons H^+ mais n'est pas lui-même la cause de l'acidose musculaire. Notons en outre que l'hydrolyse de l'ATP libère aussi des quantités non négligeables de protons H^+ dans la cellule. La glycolyse lactique n'en est donc pas la seule source de production. L'acidose mesurée au cours d'exercices épuisants de courte durée résulte de ces deux sources (figure 14) ; cependant, grâce à la présence de substances qui se trouvent dans la cellule (composés phosphates, protéines, acides aminés...) ou dans le sang (protéines plasmatiques, hémoglobine, bicarbonate...) les protons H^+ sont tamponnés⁽¹⁾. Ce système tampon permet

au pH de demeurer dans des limites compatibles avec la vie cellulaire.

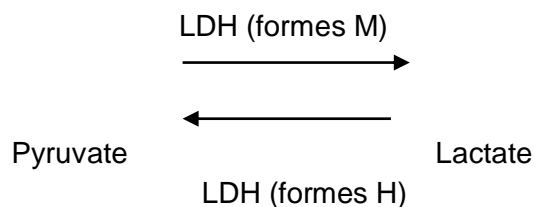
Le lactate connaît alors au moins cinq destinées différentes (figure 15) :

- trois d'entre elles se passent directement dans la fibre où il a été produit. Il s'agit de sa complète oxydation en dioxyde de carbone (CO_2) et en eau (H_2O) dans la mitochondrie où il permet la synthèse de l'ATP, de sa conversion en acide aminé et plus particulièrement en alanine (un des 20 acides aminés nécessaires à notre organisme) et, peut-être en glycogène.
- Les deux autres ont lieu hors de la fibre musculaire et résultent de son transport à travers la membrane de la fibre, dans le milieu interstitiel d'où il rejoint la circulation sanguine. A ce niveau il est véhiculé jusqu'au foie pour être transformé en glucose et en glycogène (c'est ce qui est désigné : néoglycogénèse hépatique, de néo : nouveau et de gènes : élaboration) et jusqu'au cœur et aux reins où il est oxydé pour redonner de l'ATP (figure 15). Notons encore qu'une partie négligeable est aussi éliminée par la sueur et par les reins.

Dans la fibre musculaire

- *Conversion en pyruvate*

Quelle que soit sa conversion, la première étape du métabolisme du lactate est toujours sa transformation en pyruvate en présence de l'enzyme lactate déshydrogénase (LDH) qui catalyse dans les deux sens la réaction ci-dessous :

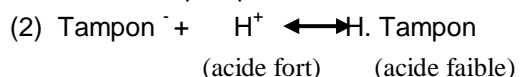


La réversibilité de cette réaction permet de stabiliser la concentration H^+ dans l'organisme.

Ce processus peut aussi bien se dérouler à l'arrêt de l'exercice au cours de la récupération, qu'au cours de l'exercice lui-même, à la condition d'en abaisser fortement son intensité ce qui est habituellement défini comme récupération active.

La réversibilité de la réaction précédente est expliquée par la nature de l'enzyme LDH qui existe sous deux formes dans les tissus de la plupart des animaux : une forme H qui prédomine dans les fibres oxydatives et est définie comme "type cardiaque", et une forme M « type muscle » qui se trouve en concentration plus élevée dans les fibres à contraction rapide. La forme H permet une oxydation (perte d'ions H^+) plus rapide de l'acide lactique en acide pyruvique alors que la forme M assure une réduction (gain d'ions H^+ dans le sens contraire).

(1) Les tampons les plus importants de l'organisme sont le bicarbonate, les protéines cellulaires et plasmatiques, les phosphates, la myoglobine et l'hémoglobine. Ils agissent en liant un acide fort au tampon pour donner un acide faible :



En fait, on a identifié cinq familles particulières d'enzymes LDH, contenant chacune des formes H ou M en proportions différentes : M_4 et M_3H dont l'action de réduction est la plus importante, M_2H_2 qui participent autant à l'oxydation qu'à la réduction, et les formes MH_3 , H_4 à l'opposé de la chaîne, permettent une meilleure oxydation. Ce sont ces combinaisons dont les concentrations respectives dépendent de la nature des fibres, qui président à la transformation plus ou moins rapide de l'acide pyruvique en acide lactique ou vice-versa. Ceci laisse penser que la destinée de l'acide lactique produit en plus grande quantité par les fibres rapides, est surtout son transport membranaire hors de la fibre, alors que celle des plus faibles quantités produites par les fibres lentes, est son oxydation et sa transformation au sein même de la fibre.

Actuellement, l'unanimité n'est pas faite sur le pourcentage de l'acide lactique directement utilisé par le muscle pour reconstituer ses propres réserves en glycogène.

A partir du pyruvate, véritable carrefour métabolique, plusieurs destinés sont possibles : sa transformation en acétyl coenzyme A pour entrer dans le cycle de Krebs (nous étudierons cet aspect dans paragraphe suivant) et sa conversion en alanine.

- *Conversion en alanine*

Seule, une petite quantité estimée entre 6 et 8 % de l'acide lactique intramusculaire via sa transformation en acide pyruvique est convertie en acide aminé (alanine) au cours de la récupération.

A partir d'autres acides aminés résultant de la constante dégradation-reconstruction des protéines constitutives de la cellule, par une réaction de transamination (transfert du radical amine NH_2 au carbone de la molécule d'acide pyruvique) l'acide pyruvique est transformée en alanine.

L'alanine ainsi formée diffuse du muscle dans le sang, est récupérée par le foie et participe à la néoglucogénèse hépatique pour reformer du glucose. Le glucose ainsi formé est libéré dans le sang et est à nouveau utilisé par les muscles. Ce nouveau turn-over du glucose est défini comme le "cycle alanine-glucose" ou "cycle de Felig" (figure15)

Hors de la fibre musculaire

Une forte accumulation du lactate dans le muscle entraîne une baisse du pH cellulaire qui active des protéines membranaires dont la fonction est de transporter le lactate hors de la fibre dans le milieu interstitiel. A ce niveau le lactate diffuse dans la circulation sanguine.

Véhiculé par voie sanguine le lactate se voit à nouveau offrir plusieurs destinés : une petite quantité (négligeable) est éliminée dans les urines et la sueur, une autre est oxydée par les reins et le cœur, une troisième est transformée en glucose dans le foie alors que la plus grande partie est utilisée par les autres muscles n'intervenant pas de façon active pendant l'exercice.

- **Elimination dans les urines et la sueur**

Seule une petite quantité estimée entre 2 et 3 % du total de l'acide lactique produit est éliminée par les reins et les glandes sudoripares. La mesure de sa concentration dans les urines et la sueur indique une quantité de l'ordre de 3 grammes après des exercices intenses et épuisants.

- Oxydation par les reins et le cœur

Les reins et le muscle cardiaque utilisent l'acide lactique comme substrat énergétique permettant, selon leur niveau d'activité, d'assumer par voie oxydative une part plus ou moins importante de leur fourniture en ATP.

Cependant, compte tenu de leur masse limitée (700 grammes par rapport à environ 30 kg de muscles environ) leur consommation d'acide lactique demeure très faible 8 à 9 % du total produit, soit environ 6 à 7 grammes.

- Conversion en glucose dans le foie

Au niveau du foie le lactate, le pyruvate et l'alanine sont à nouveau métabolisés en glycogène puis en glucose (figure 15). Selon les besoins de l'organisme ce dernier est libéré dans le sang à partir duquel il alimente le système nerveux où sa consommation doit être maintenue constante, ainsi que les groupes musculaires en activité. Autrement dit le cycle est bouclé. Respectivement la reconversion de l'acide lactique et de l'alanine en glucose constitue les deux grands "turn-over" du glucose de l'organisme : "le cycle de Cori" pour le lactate et le pyruvate et le "cycle de Felig" pour l'alanine.

Toutefois à l'issue des 60 minutes de récupération succédant à un exercice intense de courte durée (1 à 3 minutes) la partie métabolisée par le foie ne représente que 8 à 10 % du lactate total produit, soit environ 7 à 8 grammes.

- Utilisation par les muscles non directement actifs au cours de l'exercice

Au cours de la récupération, ces muscles oxydent du pyruvate et du lactate. Compte tenu de l'importance quantitative de ces muscles, même une légère consommation de lactate (par exemple 1 g par Kg de muscle et par heure), entraîne une consommation globale relativement importante directement proportionnelle à la quantité de muscles au repos, à leur capillarisation et à leur équipement en fibres oxydatives.

Par exemple, à partir d'une masse musculaire inactive de 20 kg, 20 g d'acide lactique pourraient être métabolisés à l'issue d'une heure de récupération. Cette quantité peut être considérablement augmentée par unité de temps si une activité de faible intensité est maintenue au cours de la récupération.

Remarques

L'ensemble des utilisations du lactate met en évidence trois aspects importants :

- Il démontre bien que l'acide lactique ne peut être considéré comme un « déchet » mais bien comme un métabolite intermédiaire encore riche en énergie potentielle. En effet, l'énergie potentielle des deux molécules d'acide lactique produites demeure très élevée : $2880\text{kJ} - 197\text{kJ} = 2683\text{ kJ}$. Cette énergie est essentiellement utilisée par l'oxydation amenant à la synthèse de nouvelles molécules d'ATP et par plusieurs étapes de la néoglycogénèse permettant la reconstitution des réserves en glycogène de l'organisme.
- En outre, comme la formation de 2 molécules de lactate ont permis à la glycolyse de synthétiser 3 molécules d'ATP, une forte production de lactate est tout simplement le témoin

d'une importante production d'ATP nécessaire à la performance de haut niveau dans des activités intenses de courte durée dont les meilleurs exemples sont les courses de 400 et 800m. Ce n'est donc pas un hasard si les meilleurs coureurs de 400m sont ceux chez qui on mesure les plus fortes concentrations de lactate aussi bien au niveau musculaire que sanguin.

- Enfin, la lactatémie (ou concentration du lactate dans le sang), souvent utilisée pour apprécier l'intensité d'un exercice chez le sportif, n'est que le reflet indirect et très incomplet du lactate produit par le muscle. Ses résultats doivent donc toujours être interprétés avec prudence.

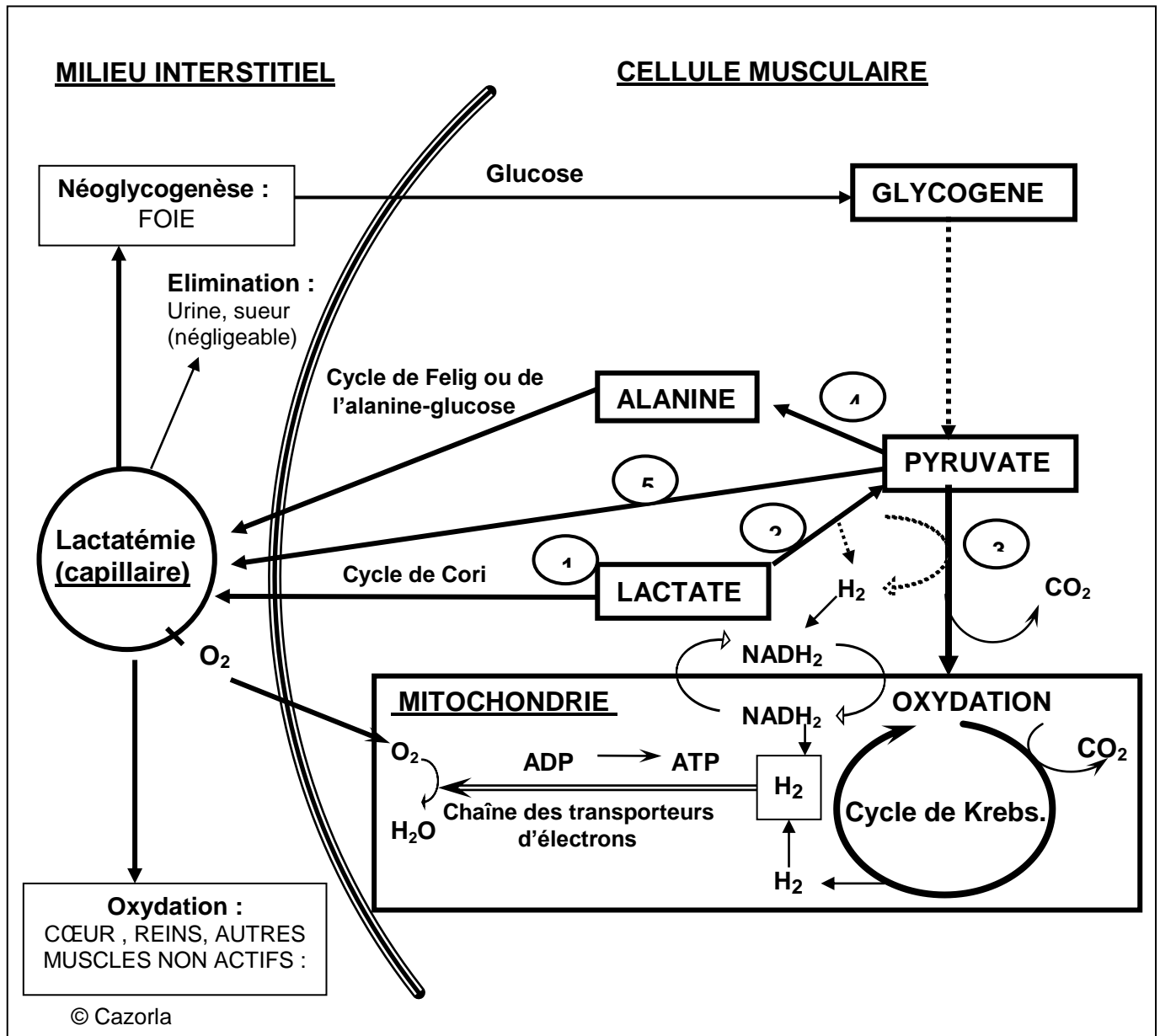


Figure 15 : Les grands cycles du devenir du lactate après un exercice épuisant d'une à deux minutes. 1) Une partie du lactate est transférée hors de la fibre dans le milieu interstitiel et dans le sang où sa destinée est à nouveau multiple : une partie est oxydée par le cœur, les reins et les autres muscles laissés au repos, une partie négligeable est éliminée dans l'urine et la sueur, et enfin une partie importante est retransformée en glucose dans le foie (néoglycogénèse hépatique). En fonction des

besoins de l'organisme, le foie le libère dans la circulation sanguine. Ce glucose est utilisé par les différents tissus qui en ont besoin, surtout par les cellules nerveuses et les fibres musculaires. A ce niveau il peut être utilisé soit directement par la glycolyse soit pour reconstituer les réserves en glycogène. La boucle est ainsi bouclée et est définie : cycle de Cori. 2) Dans la fibre, le lactate libère un hydrogène et retrouve son état de pyruvate. Le pyruvate présente lui-même trois destinées : une partie est directement transférée dans la circulation sanguine, une autre suit la même voie mais est préalablement transformée en un acide aminé (on dit transaminée) : l'alanine, enfin une troisième partie est oxydée dans la mitochondrie. Notons que lactate, pyruvate et alanine sont transportés jusqu'au foie où leur présence déclenche la néoglucogénèse. Ils sont définis pour cela comme « précurseurs de la néoglucogénèse hépatique ».

CE QU'IL FAUT RETENIR (Voir tableau de synthèse)

Le métabolisme anaérobie lactique se caractérise par :

- *Son délai d'intervention*

La glycolyse est mise en jeu dès le début de l'exercice. Sa contribution énergétique même dans les exercices de très courte durée comme le 100m sprint est loin d'être négligeable. Son intensité est d'autant plus élevée que la baisse initiale d'ATP a été importante. Cependant, à cause des nombreuses réactions qu'elle requiert, sa pleine efficacité devient prépondérante à partir d'un délai se situant entre 20 et 30s.

- *Sa puissance*

Le débit important de synthèse d'ATP rapidement utilisables, permet de réaliser des exercices nécessitant de fortes puissances. La puissance métabolique de la glycolyse anaérobie lactique est difficile à mesurer car, dans tout exercice, même de courte durée, les trois métabolismes interviennent de façon complémentaire. Par exemple pour le record du monde du 400m course dont le coût énergétique estimé est de 372kJ, environ 70% de la puissance mécanique dépendent du métabolisme anaérobie (phosphagènes + glycolyse lactique) et 30% de la puissance aérobie maximale. On estime généralement la puissance métabolique de la glycolyse lactique entre 200 et 500 kJ/min (soit 3333 et 8333 w) respectivement pour le sportif non entraîné et très entraîné. Remarquons que seul le quart est utilisé dans la course dont le rendement n'est environ que de 25%.

- *Sa capacité*

Sa capacité dépend des possibilités individuelles d'accumulation de lactate. Elle se situe en moyenne entre 95 kJ chez le sédentaire et 120 kJ chez le sportif entraîné mais son estimation est entachée par l'intervention de l'utilisation des phosphagènes surtout au cours des 20 premières secondes d'un exercice très intense. Ceci se traduit par exemple, par une baisse de la vitesse de course aux 200m généralement observée lors d'un 400m. La capacité de la glycolyse lactique permet de couvrir en majeure partie les besoins énergétiques des exercices de forte intensité compris dans des limites comprises entre 20s et 2 à 3min selon le niveau de spécialisation et d'entraînement du sportif.

- *Son facteur limitant*

Il est très probable que l'acidose induite par une forte accumulation d'acide lactique soit à l'origine des perturbations et des inhibitions tant enzymatiques que mécaniques de la contraction musculaire (figure 14).

- *La durée de sa récupération*

En ce qui concerne la glycolyse anaérobie, les réserves en glycogène n'étant que peut entamées par des exercices épuisants de 1 à 3min, la récupération porte surtout sur le métabolisme du lactate et donc sur le retour du pH à la normale, c'est à dire à des valeurs proches de 7.

- Au cours d'une récupération passive (sujet à l'arrêt complet), après un exercice épuisant d'une durée de 1 à 2 min, en fonction de sa concentration sanguine maximale, le lactate décroît de la façon suivante :

| | | |
|------|----|-------------|
| 50% | en | ≈ 25min ; |
| 75% | en | ≈ 50 min ; |
| 88% | en | ≈ 1h15min ; |
| 100% | en | ≈ 1h30min. |
- Au cours d'une récupération active à intensité faible (50 à 60% de $VO_2\text{max}$) ces durées sont très nettement plus courtes :

| | | |
|---------|----|-----------|
| 50% | en | ≈ 6min ; |
| 75% | en | ≈ 12min ; |
| et 100% | en | ≈ 20min. |

Ceci signifie que, si un autre exercice épuisant ou une autre compétition ne se déroule pas dans une durée inférieure à 1h30min après un tel exercice, la récupération active ne se justifie pas pour débarrasser la fibre du lactate produit. Par ailleurs on ne connaît pas actuellement la concentration lactique à partir de laquelle la performance commence à être altérée. En tout état de cause il n'est pas utile de chercher à retrouver impérativement une lactatémie de repos pour renouveler une bonne performance.

2. La filière aérobie

La filière aérobie est constituée par l'ensemble des processus de production d'ATP dans lesquels intervient l'oxygène.

Les glucides (glucose et glycogène), les lipides (acides gras) et secondairement les protéines (acides aminés) sont les substrats dont le catabolisme permet, en présence d'oxygène, de libérer l'énergie nécessaire à la synthèse de l'ATP. Les processus par lesquels, en présence d'oxygène la cellule dégrade ces substrats en CO_2 et H_2O constituent la *respiration cellulaire*. La respiration cellulaire se déroule dans la mitochondrie. Sa fonction principale est d'utiliser l'énergie de la dégradation des substrats pour synthétiser de nouvelles molécules d'ATP à partir de l'ADP et des P_i résultant du travail musculaire.

2.1 Les étapes de la respiration cellulaire

La respiration cellulaire s'effectue en trois étapes principales (figure 16) :

- Dans la première étape, les molécules résultant des premières dégradations du glucose, des acides gras et des acides aminés doivent présenter une structure ne comprenant que deux atomes de carbones pour se combiner au *coenzyme A* et former de l'*acétyl-coenzyme A (Acétyl-CoA)*. L'acétyl-CoA est la voie principale d'accès à la deuxième étape constituée par l'enchaînement de réactions connues sous les noms de *cycle l'acide citrique* ou *cycle de Krebs*.

- Dans la seconde étape l'acétyl-CoA (à 2 carbones) se combine à l'*oxaloacétate* (à 4 carbones) pour former du *citrate* (à 6 carbones) puis par une série complexe de huit réactions biochimiques, le cycle de Krebs dégrade la molécule de citrate en 2 molécules de CO_2 (perte de 2 carbones) et en 4 paires d'atomes d'hydrogène pour redonner d'oxaloacétate et ainsi de suite... d'où le nom de cycle de l'acide citrique donné aussi au cycle de krebs. Notons en outre que, seule une molécule d'ATP est constituée au cours d'un tour de cycle. Le CO_2 libéré diffuse aisément hors de la cellule et est transporté par le sang vers les poumons. Les atomes d'hydrogène se combinent à deux coenzymes : le NAD et le FAD (ou flavine adénine dinucléotide) présents dans la mitochondrie, pour être transportés jusqu'à la *chaîne des cytochromes encore appelée chaîne respiratoire ou chaîne de transport de l'hydrogène (ou des électrons)*.

La fonction essentielle du cycle de Krebs est de libérer des atomes d'hydrogène et l'énergie potentielle que renferment leurs électrons. Transportés dans la chaîne respiratoire, en présence d'oxygène, les électrons de l'atome hydrogène permettent la synthèse de ATP.

- La troisième étape est constituée par la synthèse des molécules d'ATP dans la chaîne des transporteurs d'électrons. A ce niveau le NADH et le FADH_2 libèrent leurs ions hydrogène qui sont divisés en protons H^+ et en électrons e^- . Ces électrons passent par une cascade de 7 réactions (d'où le nom de *chaîne des transporteurs d'électrons*) dont le but est d'extraire progressivement leur énergie pour permettre la synthèse de nouvelles molécules d'ATP. En fin de chaîne, les protons H^+ se combinent à l'oxygène qui provient des poumons, a été transporté par le sang d'où il a diffusé dans la fibre et dans la mitochondrie, pour former de l'eau : H_2O . Cette eau synthétisée dans la mitochondrie est appelée eau

métabolique. Parce que la formation dans la mitochondrie d'ATP à partir de l'ADP et de Pi nécessite la présence d'oxygène cette opération est appelée *phosphorylation oxydative*.

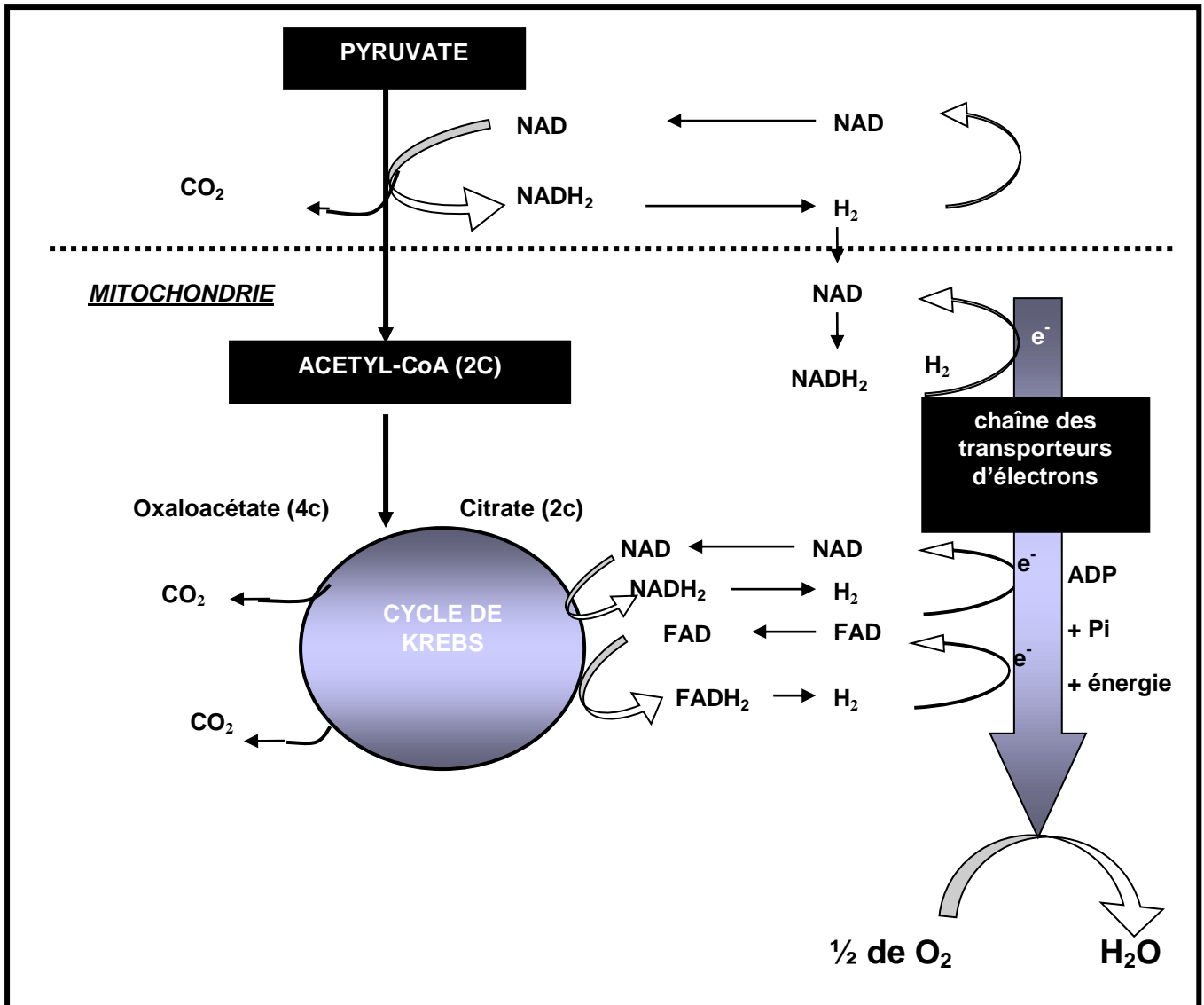


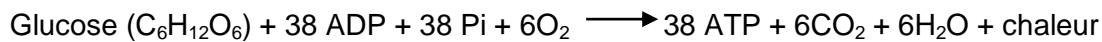
Figure 16 : Métabolisme aérobie du glucose. Le pyruvate doit libérer un de ses trois atomes de carbone pour se combiner avec le coenzyme A et donner de l'acétyl-coenzyme A seule voie d'accès dans le cycle de Krebs. A partir d'un composé présentant 6 atomes de carbone : l'acétate, l'objectif du cycle de Krebs est de libérer 2 atomes de carbone sous forme de CO₂ et de former de l'oxaloacétate à 2 carbones qui accepte à nouveau les 2 carbones de l'acétyl-coenzyme A et ainsi de suite... A chaque cycle 4 paires d'hydrogène riches en énergie potentielle sont formées. Les électrons (e⁻) des atomes d'hydrogène sont libérés dans la chaîne des transporteurs d'électrons dans laquelle leur énergie permet la synthèse de 36 molécules d'ATP. L'hydrogène se combine alors avec l'oxygène pour former de l'eau métabolique.

2.2 La glycolyse aérobie

Lorsque la capacité oxydative de la fibre musculaire est suffisante pour produire l'énergie dont le travail musculaire a besoin, le pyruvate résultant de la dégradation anaérobie du glucose est totalement oxydé en CO₂ et en H₂O dans la mitochondrie. Avant d'entrer dans le cycle de Krebs, l'acide pyruvique (C₃H₄O₃) perd un atome de carbone sous forme de CO₂ ainsi qu'un nouvel hydrogène (figures 15 et 16). Pris en charge par le NAD, l'hydrogène est transporté jusqu'à la chaîne respiratoire. Son « squelette carboné » à deux carbones est alors immédiatement dégradé en groupements acétyles de l'acétyl-CoA ce qui l'autorise à entrer dans le cycle de Krebs. A l'issue des deux grandes étapes suivantes (cycle de Krebs et chaîne des transporteurs d'électrons), 18 molécules d'ATP sont synthétisées par molécules de pyruvate, soit 36 ATP par unité de glucose.

Comme 2 molécules d'ATP ont été synthétisées lors de la phase anaérobie (cytoplasmique extra-mitochondriale) de la

dégradation d'une molécule de glucose (ou 3 à partir du glycogène) le bilan final de la glycolyse aérobie est donc de 38 ATP avec le glucose et 39 ATP avec le glycogène :



Bien que la glycolyse aérobie produise beaucoup plus d'ATP que la glycolyse anaérobie, son rendement énergétique est moins bon. En effet à partir de 2 molécules de pyruvate dont le potentiel énergétique est encore de 2683 kJ, 36 ATP sont synthétisés dans la mitochondrie. Comme la synthèse d'une molécule d'ATP nécessite environ 50 kJ la totalité des 36 ATP nécessitent donc 36 x 50 = 1800 kJ. En conséquence le rendement énergétique est : 1800 / 2683 x 100 = 67 % alors que celui de la glycolyse anaérobie lactique est de 76% (voir « remarque » du chapitre sur « La glycolyse anaérobie »).

Les substrats de la glycolyse

Le glucose du travail musculaire provient de cinq sources principales : du glycogène en réserve dans le muscle, du glucose sanguin ou *glucose circulant*, des réserves hépatiques (hépatique = du foie), de la néoglycogénèse hépatique (cycles de Cori et de l'aniline-glucose) et bien sûr de notre alimentation.

Notre alimentation et nos boissons apportent trois types de glucides :

- les sucres simples ou monosaccharides : le glucose, le fructose et le galactose,
- les disaccharides formés de deux sucres simples associés : le maltose, le sucrose et le lactose
- et les polysaccharides : l'amidon formé comme le glycogène de longues chaînes de glucose.

La digestion transforme les glucides ingérés en sucres simples qui sont absorbés par l'intestin et transférés dans la circulation sanguine. Ceci permet de percevoir la signification des concepts populaires de « sucres rapides et de sucres lents ».

Le sang véhicule le glucose qui devient le *glucose circulant*, soit vers les lieux de sa consommation : de façon permanente par les fibres du système nerveux qui sont de grosses consommatrices et de façon occasionnelle par les muscles actifs, soit vers les lieux

de son stockage sous forme de glycogène : les muscles et le foie. La concentration du glucose dans le sang appelée *glycémie* est maintenue aux environs de 0.9 g / l principalement par l'action permanente de deux hormones pancréatiques (voir chapitre sur les régulations hormonales) aux effets antagonistes : l'insuline et le glucagon.

Dans l'organisme les réserves en glycogène se répartissent entre le foie (50 g/kg soit entre 80 et 90 g) et les muscles (10 à 20 g / kg chez le sujet sédentaire et de 30 à 45 g / kg chez le sportif très entraîné). La totalité des réserves chez un sportif de 70 kg présentant 30 kg de muscle se situe donc entre 1 kg et 1.4 kg alors qu'elles ne sont que de 400 à 600 g chez le sédentaire. L'entraînement et l'alimentation peuvent donc considérablement améliorer les réserves en glycogène de l'organisme.

Utilisation des unités glucose au cours de l'exercice de longue durée

Au cours de l'exercice de longue durée l'utilisation du glucose peut bénéficier de la complémentarité de plusieurs sources : des réserves musculaires en glycogène puis, quand celles-ci baissent, du glucose circulant, des réserves hépatiques et du glucose issu de la néoglycogénèse. La baisse des réserves est directement dépendante de la durée, de l'intensité de l'exercice (figures 17 et 18) et de la nature des fibres qui constituent le muscle.

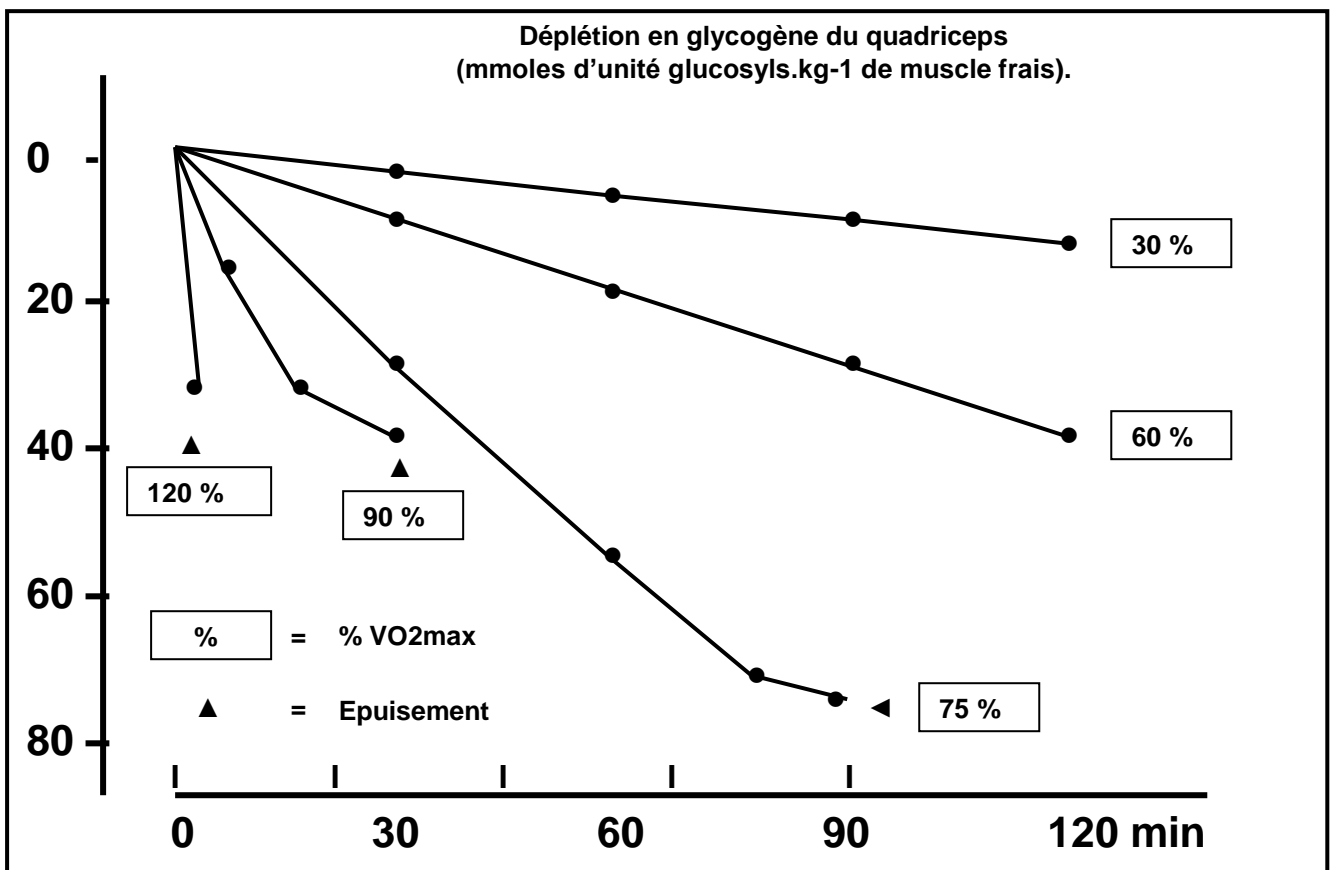


Figure 17 : Déplétion en glycogène dans le quadriceps humain durant des exercices réalisés à différentes intensités. Les charges à 75, 90 et 120 % de VO2max sont maintenues jusqu'à épuisement. D'après Saltin et Karlsson, 1971.

A haute intensité d'exercice, les fibres à contraction rapide sont de grosses consommatrices de glycogène. La qualité de la performance de longue durée dépend donc d'une part, des réserves en glycogène de l'organisme et d'autre part de la bonne gestion de son utilisation (figure 19). On peut estimer que la déplétion totale des réserves en glycogène (concomitante de la sensation d'épuisement) peut être obtenue chez un sujet moyennement entraîné en une heure lorsque l'intensité du travail se situe entre 80 et 85% de sa vitesse aérobie maximale (ou VAM dont le concept sera étudié dans un chapitre ultérieur) et en une heure trente à deux heures, entre 70 et 75% de VAM. Ces valeurs dépendent du niveau d'entraînement du sujet.

Notons encore que l'importance de la glycolyse aérobie dépend aussi des possibilités de consommation d'oxygène du sujet et surtout du pouvoir oxydatif de ses fibres musculaires, pouvoir oxydatif qui peut être considérablement amélioré par l'entraînement. En outre, plus la durée de l'exercice augmente, plus les lipides contribuent de façon complémentaire à l'apport énergétique du travail musculaire.

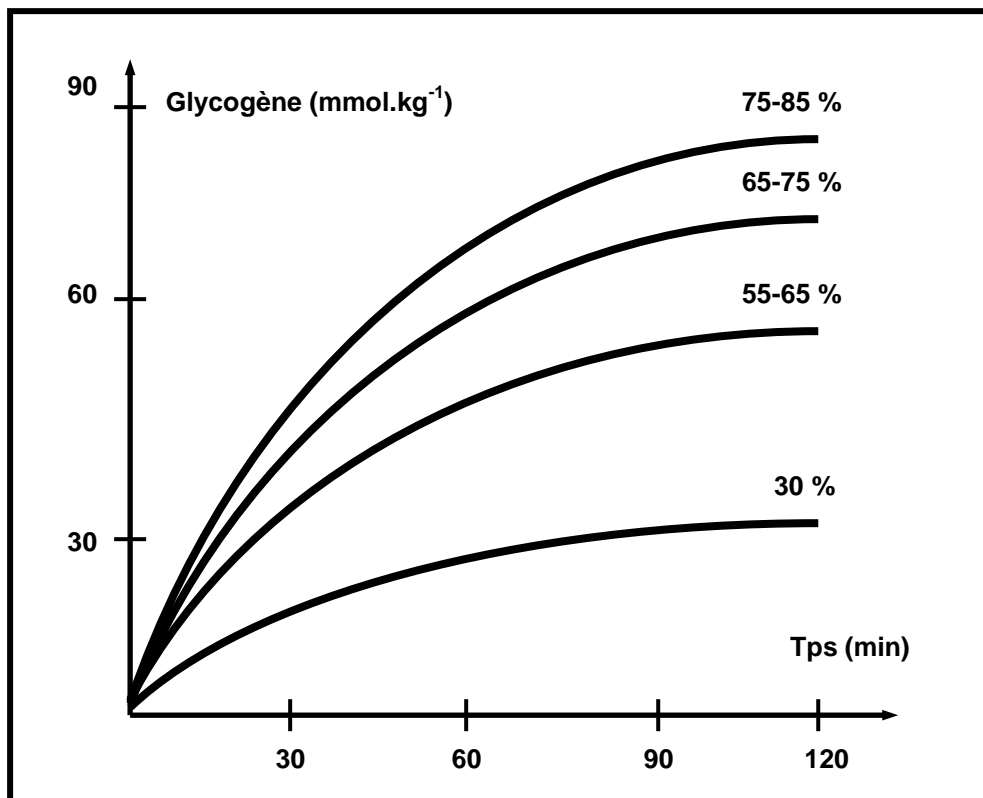


Figure 18 : Quantité de glycogène utilisée en deux heures au niveau du quadriceps, en fonction de l'intensité de l'exercice exprimée en % de VO₂max.

Reconstitution des réserves en glycogène après un exercice de longue durée

Comme nous l'avons étudié, les deux principales sources utilisées pour reconstituer les réserves en glycogène sont la néoglycogénèse hépatique et le régime alimentaire. Chez un sujet non entraîné, la cinétique de leur reconstitution après un exercice épuisant de longue durée varie entre 48 et 72 heures. Avec un régime riche en glucide, cette durée peut être ramenée à 24 heures chez des sujets très entraînés. Par ailleurs on observe une augmentation de ces réserves appelée *surcompensation* 48 heures à 72 heures après une

forte déplétion. Ce phénomène peut s'avérer très utile pour planifier au bon moment les entraînements ou les compétitions.

2.3 Catabolisme des lipides (ou lipolyse)

Le pourcentage d'utilisation du glycogène augmente avec l'intensité de l'exercice (figure 18). Au contraire, plus l'exercice est de longue durée, plus la contribution des lipides devient importante dans l'apport énergétique. L'intérêt de cette contribution est évident pour économiser le glycogène dont les réserves sont relativement limitées. Par contre, les réserves en lipides de l'organisme sont très importantes et peuvent être très variables d'un individu à l'autre. Elles se situent en moyenne entre 10 et 12 kg. Elles se concentrent surtout dans les cellules adipeuses ou *adipocytes* du tissu adipeux sous cutané mais également entre et dans les fibres musculaires où elles se présentent sous la forme de vacuoles lipidiques. A la condition de disposer de l'oxygène nécessaire, ces réserves sont très supérieures à l'énergie que pourrait utiliser un organisme même soumis à l'exercice le plus long. Parmi les différents lipides, le muscle en activité utilise surtout les triglycérides. Comme son nom l'indique, la molécule de triglycéride est formée de trois (*tri*) molécules d'acides gras fixées à une molécule de glycérol (*glycéride*). Comme le glucose, la molécule de triglycéride est constituée de carbone, d'hydrogène et d'oxygène. Cependant, le rapport hydrogène/oxygène est beaucoup plus élevé avec les lipides. Par exemple, l'*acide oléique*, l'acide gras le plus abondant dans notre organisme présente la formule : $C_{18}H_{34}O_2$. Le déséquilibre de ce rapport montre aussi que le catabolisme des triglycérides nécessite la présence de beaucoup plus d'oxygène que le glucose pour être transformé en H_2O et en CO_2 (environ entre 10 et 15 % en plus).

Ce catabolisme est étroitement lié au métabolisme du glucose et emprunte des intermédiaires communs (figure 20). Pour contribuer à l'apport énergétique, la première étape du catabolisme d'une molécule de triglycéride est la séparation de la molécule de glycérol et des trois molécules d'acides gras libres (AGL). Cette opération qui dépend de l'action d'une enzyme : la *triglycéride lipase*, est connue sous le nom de *lipolyse*. Une fois séparées ces molécules passent dans le sang à partir duquel leurs destinés vont être différentes.

Sort du glycérol : En majorité les molécules de glycérol sont captées par le foie pour y jouer aussi le rôle de précurseur de la néoglycogénèse hépatique. Une petite partie est intégrée dans la glycolyse anaérobie pour y subir le même sort que le catabolisme du glucose.

Sort des acides gras : Par contre, les trois acides gras libres pénètrent par simple diffusion dans les fibres musculaires dans lesquelles, au sein des mitochondries, par un enchaînement d'actions enzymatiques appelées bêta-oxydation (β -oxydation), ils sont transformés en autant de molécules ne présentant que 2 atomes de carbone : l'acide acétique. Par exemple, l'acide oléique fournit 9 acides acétiques (18 carbones : 2). Chaque acide acétique est alors converti en acétyl-CoA pour entrer dans le cycle de Krebs et suivre toutes les autres réactions de la respiration cellulaire.

Triglycérides et acides gras

Comme il existe sept acides gras principaux dans notre organisme et que chacun peut entrer dans une combinaison avec le glycérol, il existe par conséquent 343 molécules différentes de triglycéride.

Une molécule d'acide gras fournit beaucoup plus d'énergie qu'une molécule de glucose. En moyenne, son potentiel énergétique est de 40 kJ par gramme alors que celui du glucose n'est que de 17 kJ par gramme. En outre sa production d'ATP est nettement supérieure. Par exemple, l'oxydation d'une molécule d'acide palmitique (deuxième acide gras le plus important de notre organisme) permet la synthèse de 131 ATP. Et pourtant l'intensité des exercices dépendant du métabolisme aérobie des AGL ne représente dans le meilleur des cas que 70 à 75% de la puissance obtenue avec l'oxydation du glucose. Ce paradoxe tient d'une part au moins bon rendement énergétique de la lipolyse aérobie (environ 47%) et d'autre part à la nécessité de consommer plus d'oxygène par gramme d'AGL dégradé : 2.009 litres d'O₂ par gramme d'AGL alors le glucose n'en nécessite que : 0.746 l / g.

Sources de production des triglycérides

Les réserves de triglycérides sont constituées à partir du glycérol, des acides gras et du glucose provenant de notre alimentation.

Par une opération appelée lipogenèse, le glycérol et les acides gras se combinent pour former des triglycérides.

Lorsque les réserves en glycogènes ont été reconstituées, le glucose supplémentaire continue d'être mis en réserve sous forme de triglycérides, opération appelée néolipogenèse. Une partie du glucose est convertie en glycérol alors que l'autre est transformée en acides gras.

2.4 Catabolisme aérobie des protéines

L'apport énergétique nécessaire à la synthèse de l'ATP par la voie du catabolisme des protéines ou de leurs constituants : les acides aminés, n'est que très secondaire comparé à celui de la dégradation des glucides et des lipides. Dans les conditions normales, hormis l'alanine, les acides aminés n'interviennent que modestement dans le métabolisme énergétique (environ 4 à 5% de l'apport total). Ils constituent avant tout les matériaux de construction dans l'édification de nouveaux tissus ou dans l'entretien des cellules déjà formées, d'où leur rôle très important lors de la croissance et lors de programmes de musculation.

Lorsqu'ils sont catabolisés à des fins énergétiques, eux aussi empruntent des intermédiaires communs de la glycolyse aérobie.

Il faut toutefois limiter leur fonction énergétique à certaines conditions particulières comme le jeûne prolongé ou à l'occasion d'exercices de très longue durée (ultra marathon) ou d'exercices accompagnés d'une alimentation carencée en glucides et en lipides.

CE QU'IL FAUT RETENIR (voir tableau de synthèse)

Le métabolisme aérobie se caractérise par :

Le lieu de son déroulement :

Passées les premières étapes de la glycolyse anaérobies qui se déroulent dans le cytoplasme cellulaire tout le processus oxydatif se déroule dans la mitochondrie. Le cycle de Krebs libère du CO_2 et des atomes d'hydrogène qui libèrent leurs électrons dans la chaîne respiratoire et fournissent ainsi l'énergie nécessaire à la synthèse de l'ATP. L'hydrogène se combine à l'oxygène pour donner de l'eau métabolique (H_2O).

Les substrats utilisés

Les glucides : glucose et glycogène, constituent les substrats de choix des exercices intenses et prolongés alors que les lipides : acides gras libres des triglycérides, sont utilisés lors d'exercices moins intenses et de très longue durée. Les acides aminés résultant de la dégradation des protéines n'interviennent que secondairement dans la production énergétique.

Le délai de son intervention prépondérante

Mis en jeu dès le début de l'exercice, le métabolisme aérobie nécessite la présence de quantités d'oxygène ajustées à ses besoins pour intervenir efficacement. Le délai de son intervention prépondérante dépend de l'adaptation progressive du système de transport et d'utilisation de l'oxygène (poumons, sang, adaptation cardiovasculaire, diffusion périphérique, utilisation cellulaire) ainsi que des nombreuses réactions qui assurent le catabolisme des substrats utilisés. Pour des exercices de forte intensité, ce délai est d'environ de deux à trois minutes pour atteindre un état stable (ou *steady step*) chez le sédentaire mais est sensiblement moindre chez l'enfant et le sportif entraîné.

La puissance obtenue et les facteurs limitant son efficacité

La puissance du métabolisme aérobie est dépendante de la consommation maximale d'oxygène (ou VO_2max) de notre organisme. Elle est limitée à la fois par les possibilités de transport de l'oxygène et de son utilisation périphérique par les fibres musculaires.

Très variables avec l'âge, le sexe et le niveau d'entraînement des sujets, les valeurs les plus souvent citées sont : 45 à 50 millilitres d' O_2 par minute et par kilogramme de masse corporelle (ce qui s'écrit : $\text{ml}/\text{min}/\text{kg}$ ou mieux : $\text{ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$) chez l'homme adulte sédentaire et en bonne santé et 35 à 40 $\text{ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$ chez la femme ce qui correspond à environ 15.5 à 17.5 $\text{w}\cdot\text{kg}^{-1}$ chez l'homme et entre 12.75 et 14 $\text{w}\cdot\text{kg}^{-1}$ chez la femme. Ces valeurs peuvent être considérablement plus élevées chez le sportif spécialiste d'épreuves de demi-fond et de fond, ce qui semble indiquer que la grande variabilité de VO_2max peut dépendre à la fois de facteurs génétiques et du niveau d'entraînement du sujet.

Sa capacité et les facteurs la limitant

Les réserves de glucides et surtout de lipides de l'organisme étant très importantes et l'oxygène pouvant être puisé sans limite dans l'environnement, la capacité du métabolisme pourrait sembler elle-même illimitée. Cependant, il convient de relativiser cette notion en tenant compte des quatre facteurs suivants :

- de l'intensité du travail musculaire qui, au delà de 75% de VO_2max , sollicite surtout les unités glucose dont les réserves ne permettent pas chez le sujet non spécifiquement entraîné d'entretenir une durée d'activité supérieure à 1h 30min ;
- du niveau d'entraînement du sujet ;
- de ses capacités de thermorégulation ;
- et de sa fatigue surtout liée aux facteurs neuro-musculaires et articulaires.

En effet, la capacité du métabolisme décroît en fonction de l'augmentation de l'intensité du travail musculaire selon une relation qui tient compte du niveau d'entraînement du sujet. D'autre part, au cours d'exercices de longue durée, une partie importante de l'énergie libérée par les différents catabolismes est dissipée sous forme de chaleur (ou thermogénèse) que l'organisme doit évacuer (ou *thermolyse*). L'augmentation de chaleur (ou *hyperthermie*) est aussi un facteur limitant la capacité métabolique. De l'aptitude individuelle à évacuer la chaleur produite dépend partiellement la poursuite de l'activité cellulaire.

Son rendement

Au plan de la production nette de molécules d'ATP, le métabolisme aérobie des glucides mais surtout des lipides est très important. Cependant, si en se réfère au véritable calcul du rendement énergétique : $(\text{énergie utile} / \text{sur énergie dépensée}) \times 100$, les valeurs obtenues sont exactement contraires. En outre, plus que la quantité totale de molécules d'ATP, ce qui importe au niveau de la contraction musculaire est surtout le nombre de molécules d'ATP synthétisées par unité de temps (ou débit de synthèse). Ceci explique que le métabolisme de lipides ne permet que des intensités limitées d'exercice, intensité plus faible que celle du métabolisme aérobie du glucose et du glycogène, elle-même plus faible que celle des métabolismes anaérobies.

Reconstitution des réserves

Seules la cinétique des réserves en glycogène peuvent être affectées par l'exercice intense de longue durée. Compte tenu de l'importance de celles des triglycérides, même un exercice extrêmement long ne peut que très légèrement les affecter. Selon le niveau d'entraînement et le régime alimentaire adopté par le sujet la reconstitution de la totalité des réserves en glycogène nécessite entre 24 et 72 h. Remarquons que, après une déplétion sévère des réserves, on observe une surcompensation provisoire de la quantité reconstituée.

Remarque

L'organisme possède ses propres réserves en oxygène : dissoutes dans le sang ou liées à l'hémoglobine (protéine qui transporte l'oxygène dans le sang) ce qui représente environ 250 ml et liées à la myoglobine (protéine équivalente qui se trouve dans tous les muscles striés et est notamment responsable de leur couleur rouge). La myoglobine a le pouvoir de stocker provisoirement l'oxygène dont la fibre peut immédiatement disposer. Cette réserve est estimée à 11.2 ml par kg de muscle, ce qui avec une masse totale de 30kg de muscle représente $11.2 \times 30 = 336$ ml. Ces réserves très rapidement restaurées après l'exercice (entre 10 et 15s) jouent un rôle non négligeable en début d'exercice même de forte intensité ou lors d'exercices par intervalles de courtes durées. Le supplément d'énergie apporté par ces réserves s'ajoute à l'énergie obtenue initialement par la dégradation des phosphagènes en début de chaque exercice de forte intensité.

Résumé.

Réserves glucidiques, lipidiques, accessoirement protidiques et pool des phosphagènes constituent les sources dans lesquelles, selon les circonstances, l'organisme peut puiser pour reconstituer les molécules d'ATP à partir de la phosphorylation des molécules d'ADP, d'AMP et de créatine.

Les trois processus permettant la production de l'ATP sont : l'hydrolyse des phosphagènes (ou processus habituellement défini comme anaérobie alactique), la glycolyse anaérobie (définie comme processus anérobie lactique) et le processus aérobie par lequel glucides, lipides et protides sont oxydés pour libérer l'énergie requise.

Ces trois processus se distinguent par les substrats qu'ils utilisent, leur délai d'intervention, leur capacité, leur puissance, leur endurance, les facteurs qui les limitent et la durée qui leur est nécessaire pour reconstituer leurs réserves, éliminer ou transformer les métabolites et les déchets produits (tableau de synthèse). Ces trois processus sont mis en jeu ensemble et immédiatement après les premières secondes de l'activité musculaire, en réponse à une baisse du rapport ATP/ADP et à une augmentation des concentrations cellulaires en noradrénaline et en calcium de début de contraction musculaire. Leur pleine efficacité de synthèse de nouvelles molécules d'ATP n'étant atteinte qu'après un délai qui leur est propre, il est évident que selon la durée et l'intensité d'un exercice, un de ces processus intervient de façon prépondérante. A cause de l'acidose musculaire qu'il induit, l'acide lactique apparaît comme le facteur limitant de la glycolyse anaérobie.

Tableau de synthèse des principales sources de production de l'énergie de l'activité physique.

| Métabolismes | | | |
|---|---|--|---|
| Caractéristiques | Anaérobie alactique | Anaérobie lactique | Aérobie |
| Substrats utilisés | ATP + créatine phosphate (CP) | Glycogène | Glycogène + glucose + acides gras libres + acides aminés |
| Délai d'intervention Prépondérante | Nul | De 15 à 20 s | De 1 à 3 min |
| Capacité ou quantité totale d'énergie disponible | Très faible (*) : de 25 à 46 kJ (1) | Faible (*) : de 95 à 120 kJ (1) | Très élevée (*) : dépend du VO ₂ max et du niveau d'endurance du sujet |
| Puissance ou débit maximal de production d'énergie | Très élevée (*) : de 300 à 750 kJ.min ⁻¹ (1) | Elevée (*) : de 200 à 500 kJ.min ⁻¹ (1) | Dépend de VO ₂ max (*) : de 60 à 120 kJ.min ⁻¹ ou de 15.5 w.kg ⁻¹ à 17.5 w.kg ⁻¹ chez l'homme et 12.75 à 14 w.kg ⁻¹ chez la femme(1) |
| Durée limite du maintien de la puissance (endurance) | De 4 à 7 s (*) : dépend du niveau d'endurance spécifique du sujet (1) | De 20 à 50 s (*) : dépend du niveau d'endurance spécifique du sujet (1) | De 3 à 8 min (*) : dépend du niveau d'endurance spécifique du sujet (1) |
| Lieu de la production d'énergie dans la cellule | Cytoplasme cellulaire au niveau des filaments d'actine et de myosine | Cytoplasme cellulaire (extramitochondrial) | Dans la mitochondrie |
| Produit final du catabolisme | ADP, AMP, Pi et créatine | Acide lactique | H ₂ O métabolique + CO ₂ |
| Facteurs limitants | Utilisation presque totale (80 %) des réserves en créatine phosphate. | Acidose cellulaire | VO ₂ max, épuisement des réserves en glucide + thermolyse |
| Durée nécessaire de la récupération après une solicitation maximale | Reconstitution totale des réserves en ATP et CP : de 6 à 8 min (*). | Métabolisme totale (oxydation et néoglyco- génèse) du lactate produit : 1 h 30 (*). | Reconstitution des réserves en glucide (glycogène et glucose : muscle et foie) : de 24 à 72 h (*) |

(*) Dépend des caractéristiques individuelles, du niveau d'entraînement et de l'état nutritionnel du sujet.

(1) Les valeurs les plus élevées sont celles d'athlètes hautement spécialisés.