



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

Cours Licences Masters Staps Bordeaux 2004...

Muscle et Musculation

**Georges CAZORLA, Jean-François MARINI,
Angèle CHOPARD, Jean-Michel Le Chevalier**

AREAPS : areaps33@gmail.com web areaps.org

LE MUSCLE STRIE SQUELETTIQUE : MECANISMES COMMUNS ET SPECIFIQUES DE SON ACTIVITE

Georges. CAZORLA

INTRODUCTION

L'activité musculaire permet les mouvements puissants de l'haltérophile ou du lanceur, rapides du sprinter, précis de l'escrimeur ou du basketteur...

Dans certains sports, tels les courses de longue durée, le cyclisme ou la natation, c'est la durée pendant laquelle l'activité musculaire peut être maintenue à son niveau optimal, donc à la fois la quantité d'énergie disponible et le meilleur rendement possible de son utilisation qui importent. Dans les mouvements très complexes de la gymnastique ou de la danse, le rôle du système nerveux devient prévalent pour contrôler et coordonner la mise en jeu des différents groupes musculaires entre eux.

Ces exemples montrent à l'évidence la richesse mais aussi la très grande complexité des circuits nerveux utilisés et des influx qui les parcourent pour assurer toutes les modulations de contractions nécessaires à la réalisation d'un mouvement, d'un geste, d'un exercice, d'une activité physique ou d'un sport.

Cependant, malgré cette complexité, il est possible de distinguer deux grandes phases:

- La première qui, quelle que soit la nature de l'activité musculaire : volontaire, automatique ou réflexe, met en jeu les mêmes événements dont l'enchaînement constitue les mécanismes communs de l'activité musculaire.
- La deuxième, qui par la constante interaction du système nerveux central et du système musculaire, permet de répondre aux besoins de finesse, de précision, de vitesse, de force, de puissance et de coordination requis par l'activité musculaire. Selon la nature du mouvement, cette phase résulte des mécanismes neuromusculaires très complexes dont l'ensemble représente les mécanismes spécifiques de l'activité musculaire.

Malgré la grande variété de formes et de fonctions des muscles squelettiques, leur caractéristique commune est de se contracter ou de se relâcher afin d'effectuer de façon spécifique le mouvement commandé par le système nerveux central.

Comme tout organe effecteur, le muscle comprend des structures anatomo-fonctionnelles dont l'étude préalable permet de mieux comprendre les mécanismes qui lui confèrent sa spécificité. On distingue :

- des mécanismes communs :
 1. de réception et de conduction de la commande motrice à travers tout le muscle;
 2. d'un ensemble de réactions qui aboutissent à la contraction du muscle;
- et des mécanismes spécifiques :
 3. de transmission des tensions produites par la contraction aux segments osseux sur lesquels s'insèrent les extrémités du muscle;
 4. de contrôle des tensions produites par la contraction ou rétrocontrôle, encore appelé feedback ;
 5. et d'entretien, permettant d'assumer l'apport des nutriments nécessaires au fonctionnement du muscle et de le débarrasser des déchets produits.

Les différents points de ce schéma résument la chronologie des événements qui se

déroulent lorsque le muscle prend le relais du système nerveux pour effectuer le mouvement commandé.

1. MECANISMES COMMUNS DE L'ACTIVITE MUSCULAIRE.

1.1. Commande motrice et système neuromusculaire

Elaborée par le système nerveux central (SNC) sous forme de «messages codés», la commande motrice se traduit par des "salves" de potentiels d'action ou influx nerveux ⁽¹⁾.

Entre le SNC et les muscles, les influx nerveux sont conduits par le système nerveux périphérique constitué de nerfs contenant essentiellement les axones et les dendrites des neurones sensitifs et des neurones moteurs ou **motoneurones alpha (α)**. A la manière d'un câble téléphonique dont les axones ou dendrites constituent les lignes individuelles enveloppées de leur gaine isolante, les nerfs moteurs prennent leur racine soit dans la moelle épinière, d'où leur nom: nerfs rachidiens, soit directement dans l'encéphale, d'où leur nom : nerfs crâniens.

A mesure que les nerfs périphériques s'éloignent du SNC, ils se divisent pour atteindre les muscles qu'ils commandent (ce qui constitue la **voie motrice**) ou pour recevoir l'information des récepteurs contenus dans les muscles et leurs tendons, (ce qui constitue la **voie sensitive**) .

Nous retiendrons que le système nerveux périphérique constitue deux relais entre le SNC et les muscles:

- le relais sensitif, ou voie afférente : l'information va des capteurs musculaires vers le SNC,
- et le relais moteur, ou voie efférente: la commande nerveuse va du SNC vers les systèmes effecteurs c'est à dire les muscles.

1.1.1. Structures anatomiques et fonctionnelles

Le corps humain comporte trois types de muscles: les muscles lisses, le muscle cardiaque et les muscles du squelette encore appelés muscles striés squelettiques. Alors que les muscles lisses et le muscle cardiaque reçoivent leur innervation du système nerveux autonome, les muscles squelettiques sont innervés par le système nerveux somatique. Seuls les muscles striés font l'objet de la présente étude.

Le muscle strié squelettique est constitué d'un corps musculaire (ventre ou chef) qui se termine à chaque extrémité par un ou plusieurs tendons (Figure 1). Les tendons s'insèrent le plus souvent sur des segments osseux du squelette reliés entre eux par une ou plusieurs articulations. Le corps musculaire est formé de plusieurs centaines ou plusieurs milliers de cellules appelées fibres musculaires, elles-mêmes regroupées en faisceaux par des gaines de tissu conjonctif élastique. Les fibres sont parcourues par de nombreux capillaires sanguins, nerfs et terminaisons nerveuses. Ces fibres ont un diamètre de 10 à 100 microns et leur longueur peut atteindre 30 centimètres. La présence de bandes transversales claires et sombres régulièrement alternées tout le long de chaque fibre, confère au muscle entier un aspect strié d'où son nom de **muscle strié squelettique** (photo 2).

(1.) Le potentiel d'action résulte d'une dépolarisation des membranes enveloppant nerfs et fibres. Au repos, les membranes présentent des charges électriques différentes entre leurs faces internes et externes. On dit qu'elles sont polarisées. La polarisation de la membrane au repos tient à la distribution qu'elle réalise entre les ions potassium (K^+) et sodium (Na^+) et à sa perméabilité sélective à chacun d'eux. La modification de cette perméabilité provoque une décharge électrique brève, appelée potentiel d'action.

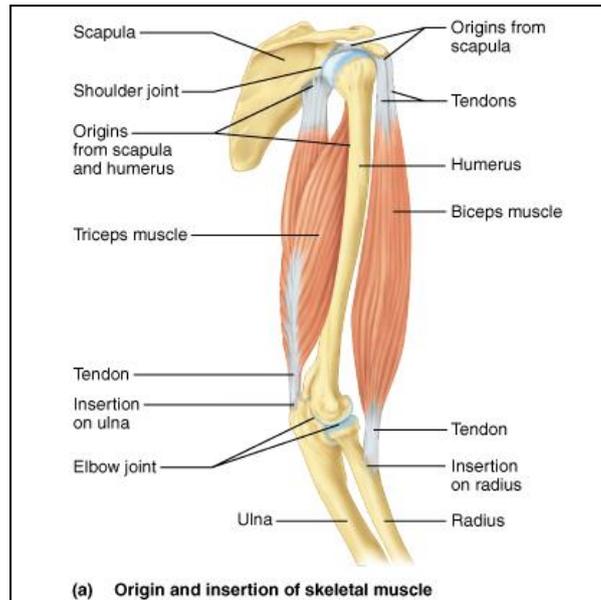


Figure 1 : Le muscle strié squelettique peut présenter un ou plusieurs ventres, une ou plusieurs insertions tendineuses susceptibles de mobiliser ou d'immobiliser une ou plusieurs articulations.

La conduction des influx nerveux du SNC aux muscles est assurée par les motoneurones α . Le motoneurone α est un neurone dont le corps cellulaire (ou soma) est situé dans la corne antérieure de la moelle épinière et dont l'axone se termine sur la membrane qui enveloppe chacune des fibres musculaires (figure 2).

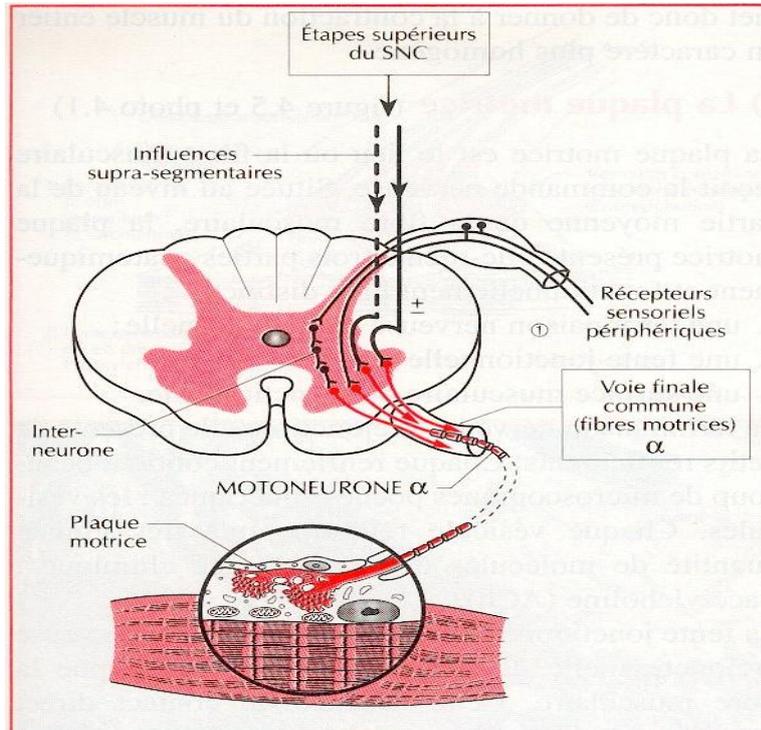


Figure 2 : Voie finale commune de la commande motrice et jonction entre le système nerveux central et le muscle. En haut : coupe transversale de la moelle épinière comprenant les corps cellulaires des motoneurones α et leurs connexions dans la partie grise de sa corne antérieure. En bas : la jonction entre une des extrémités d'un axone et la fibre musculaire qu'il innerve ou plaque motrice.

Au niveau de la moelle épinière, le soma du motoneurone α peut établir des contacts appelés synapses, principalement avec les axones de deux types de neurones:

- les neurones de la voie sensitive périphérique qui véhiculent l'information de la périphérie vers le SNC
- et les neurones d'association ou inter neurones dont les effets peuvent être soit inhibiteurs, soit excitateurs. Les neurones d'association permettent aussi bien des liaisons avec les voies sensibles périphériques qu'avec les différents étages supérieurs du SNC.

Ces différentes possibilités de contacts sont à l'origine des mouvements réflexes (attraper un objet brûlant sans contrôle et le relâcher immédiatement), automatiques (mouvements appris et réalisés sans qu'il soit besoin de faire constamment appel à la réflexion, *exemple*: conduire son automobile) et mouvements volontaires (qui exigent l'intervention constante de l'attention, c'est à dire du contrôle cortical, *exemple*: apprendre un mouvement nouveau).

Au niveau de la partie médiane du muscle, le motoneurone α pénètre sous l'enveloppe conjonctive qui gaine le muscle à la manière du tronc d'un arbre, son axone se divise en plusieurs branches (d'où le nom de "première arborisation"). Chacune des branches se dirige vers une seule fibre à l'intérieur du même muscle.

Cet ensemble, constitué par un seul motoneurone α et les fibres musculaires qu'il innerve, forme une unité fonctionnelle appelée **unité motrice** (figure 3).

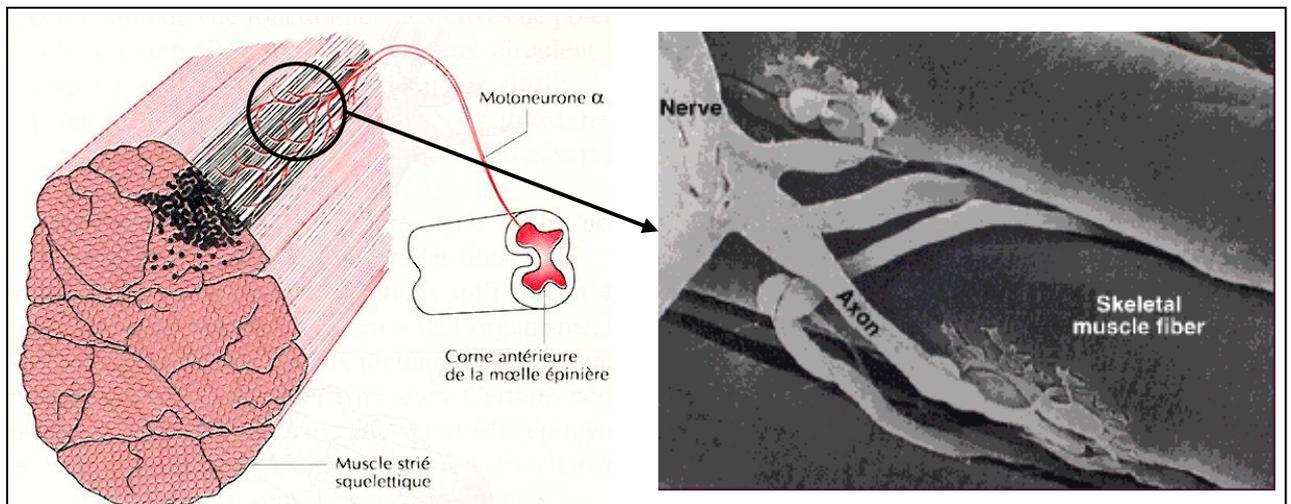


Figure 3 : Représentation schématique d'unité motrice. Celle-ci est constituée d'un motoneurone α et des fibres musculaires qu'il innerve. Toutes les fibres musculaires d'une même unité motrice présentent des caractéristiques identiques. Au sein du muscle elles sont intriquées avec d'autres fibres provenant d'unités motrices voisines.

Au niveau de la partie moyenne de chaque fibre, chacun des filets nerveux se subdivise à nouveau pour former une deuxième arborisation en "grappe" ou en "plaque", qui établit la liaison avec la membrane enveloppant la fibre. C'est au niveau de cet ensemble, appelé **plaque motrice**, que la commande motrice est transmise du système nerveux au système musculaire.

La plaque motrice (figure 4, photo 1)

La plaque motrice est le lieu où la fibre musculaire reçoit la commande nerveuse. Située à la partie moyenne de la fibre musculaire, la plaque motrice présente elle-même trois parties anatomiquement et fonctionnellement bien distinctes:

- une terminaison nerveuse pré-jonctionnelle;
- une fente jonctionnelle;
- et, une surface musculaire post-jonctionnelle.

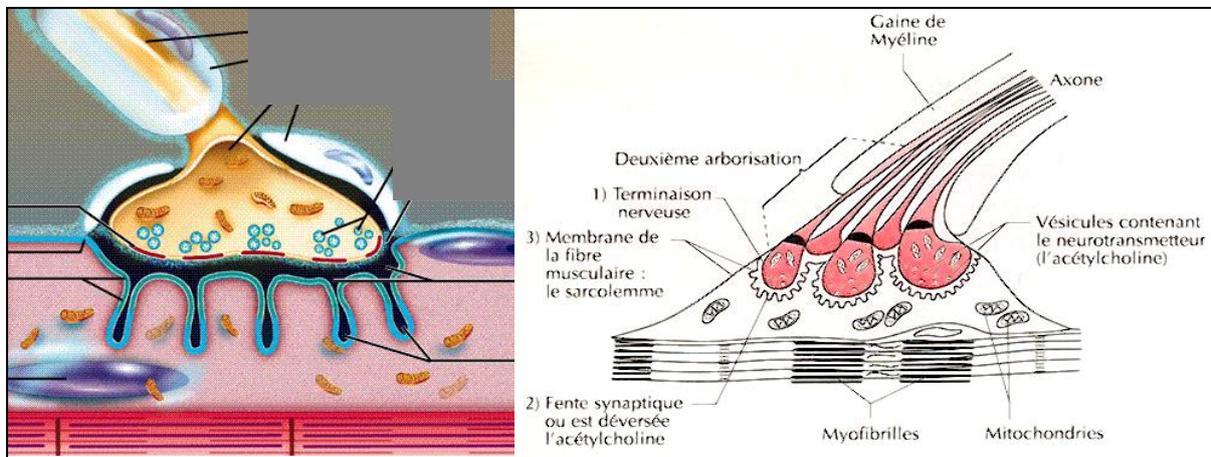


Figure 4 : Représentation schématisée d'une plaque motrice.

L'extrémité nerveuse pré-jonctionnelle présente de petits renflements qui viennent se loger dans les gouttières que forme à leur niveau la surface de la fibre musculaire. Chaque renflement contient une forte concentration de microscopiques poches de forme sphérique: les vésicules. Chaque vésicule renferme une très grande quantité de molécules d'une substance chimique : **l'acétylcholine (ACh)**.

La fente jonctionnelle sépare l'extrémité nerveuse pré-jonctionnelle de la membrane qui enveloppe la fibre musculaire. Cette absence de contact direct entre l'axone et la fibre musculaire indique que l'influx nerveux ne peut passer entre les deux surfaces sans la présence d'un intermédiaire. C'est l'acétylcholine qui assure cette fonction de neurotransmetteur.

La fente jonctionnelle présente aussi une forte concentration d'une enzyme: l'acétylcholinestérase qui dégrade rapidement l'ACh. Cette rapide dégradation laisse deviner la brièveté de l'action d'intermédiaire de l'ACh.

La surface de contact musculaire post-jonctionnelle est formée de nombreux plis à l'intérieur même du muscle ce qui augmente d'autant sa surface de contact et de réaction à l'acétylcholine. De plus, au niveau de la plaque motrice, la structure de la membrane musculaire contient de nombreux récepteurs qui réagissent spécifiquement au contact de l'ACh, ce sont les protéines réceptrices cholinergiques. En dehors de la surface correspondant à la plaque motrice, les protéines cholinergiques disparaissent de la membrane cellulaire. De part et d'autre de cette dernière, grâce à l'action de pompes à sodium qui

continuellement rejettent les ions Na^{++} à l'extérieur de la membrane. Une différence de potentiel de repos est ainsi maintenue.

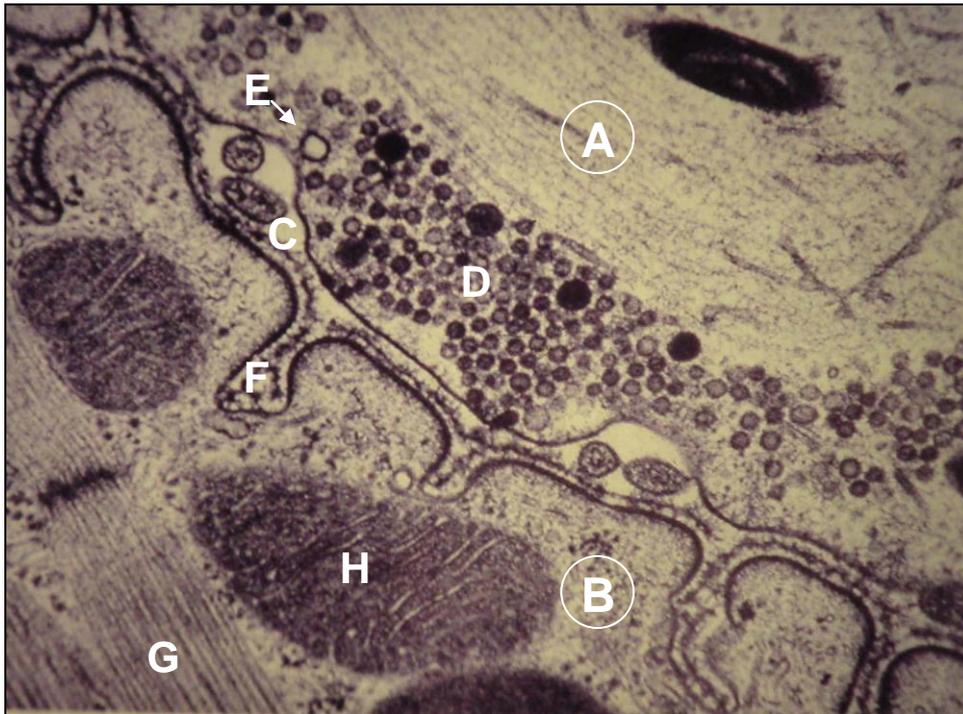


Photo 1 : Jonction entre l'extrémité d'un motoneurone α (lettre A) et la surface d'une fibre musculaire (B). Extrémité de l'axone et surface de la fibre sont séparées par une fente jonctionnelle ou fente synaptique (C).

- Côté extrémité de l'axone on peut distinguer :
 - Les vésicules (D) contenant le neuro-médiateur : l'acétylcholine (Ach).
 - Une d'entre elle (E) qui s'ouvre (exocytose) sur la fente jonctionnelle pour y libérer son contenu en Ach.
- La fente jonctionnelle (C) présente un petit espace avec de nombreux replis au niveau de la membrane de la fibre musculaire.
- Côté fibre musculaire, les nombreux replis sont tapissés par la membrane ou sarcolemme (F) équipée à ce niveau de nombreuses protéines réceptrices de l'Ach ou protéines cholinergiques. Cette formation en plis augmente la surface de contact de l'Ach avec les protéines cholinergiques. On peut distinguer aussi les myofilaments contractiles (G) ainsi que les usines énergétiques présentes dans la plupart des cellules de l'organisme : les mitochondries (H)

1.2. Réponse motrice et système contractile

L'unité motrice (figure 5)

L'organisation du muscle en unités motrices indépendantes les unes des autres permet de comprendre la grande variété des tensions dont le système musculaire est capable pour répondre aux nécessités des mouvements les plus diversifiés. En cela, le système nerveux central peut être comparé à un chef d'orchestre, les muscles aux différents musiciens et les unités motrices aux gammes spécifiques de chacun des instruments. L'harmonie du mouvement dépend de la coordination de l'ensemble. Son fonctionnement est plus amplement étudié dans le chapitre traitant des "mécanismes spécifiques de l'activité musculaire".

Chez l'homme, le système musculaire est constitué d'environ 250 millions de fibres musculaires innervées par 400 000 motoneurones α , ce qui indique que plusieurs fibres musculaires sont innervées par le même motoneurone α . Cependant, le nombre de fibres musculaires contenues dans chaque unité motrice varie considérablement avec la taille du muscle, la force ou la finesse des actions auxquelles il doit répondre. Par exemple, les petits muscles oculomoteurs et les muscles des doigts qui doivent se contracter très rapidement et avec beaucoup de précision, ne comprennent que peu de fibres par motoneurones α (respectivement de 4 à 5 et de 100 à 300), alors que les muscles puissants des cuisses, des jambes et du dos peuvent en comprendre de 1000 à 2000.

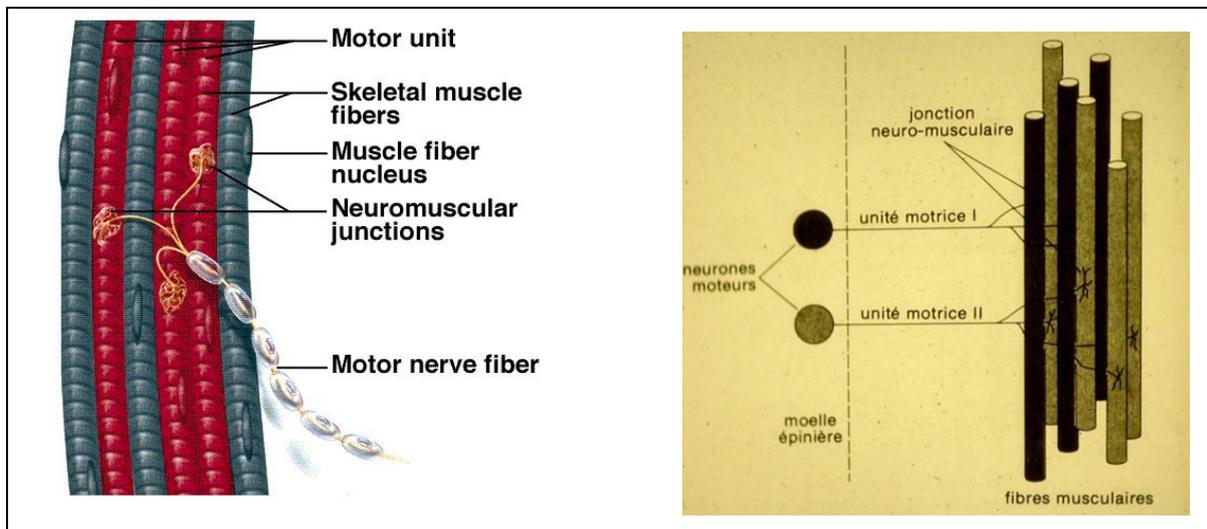


Figure 5 : Répartition des fibres d'une unité motrice et intrication avec les fibres d'autres unités motrices au sein d'un même muscle.

La deuxième particularité des unités motrices est liée à la contraction de chacune des fibres qui la constituent. Lorsque les influx nerveux arrivent au niveau de la plaque motrice, les fibres répondent en se contractant au maximum de leur possibilité, c'est à dire selon une loi définie comme « loi du tout ou rien ». Puisqu'un même motoneurone α innerve toutes les fibres musculaires d'une seule unité motrice, toute l'unité motrice répond aussi par la loi du tout ou rien. D'autre part, la nature des fibres au sein d'une unité motrice est identique. Motoneurone α et fibres qu'il innerve sont, en effet, spécialisés pour se contracter soit vite et puissamment, soit plus lentement mais plus longtemps. Enfin, comme dans un large secteur musculaire, les fibres d'une même unité motrice peuvent se trouver dispersées et imbriquées avec les fibres d'autres unités motrices cette répartition permet de donner à la contraction du muscle entier un caractère plus homogène.

1.1.2. Mécanisme de mise en jeu

Bien que dans la réalité toute commande motrice se manifeste essentiellement par des "salves" de potentiels d'action qui parcourent le nerf moteur du système nerveux aux muscles, par soucis d'une meilleure compréhension, nous n'envisagerons que les effets d'un seul influx nerveux (figure 6).

a) Au niveau de l'extrémité du nerf

Arrivé à la jonction entre le nerf et le muscle, le potentiel d'action, considéré comme un phénomène électrique, disparaît après avoir provoqué la libération de l'acétylcholine (ACh) dans la fente jonctionnelle. L'effet du potentiel d'action sur la terminaison nerveuse est de provoquer un mouvement des vésicules d'ACh vers la fente jonctionnelle. Par un phénomène, appelé exocytose, la membrane des vésicules fusionne avec celle de l'extrémité du motoneurone α et libère leur contenu en ACh dans la fente jonctionnelle. Dès lors, le rôle du système nerveux est provisoirement terminé. Les phénomènes qui suivent se déroulent d'une manière autonome au sein de chaque fibre musculaire.

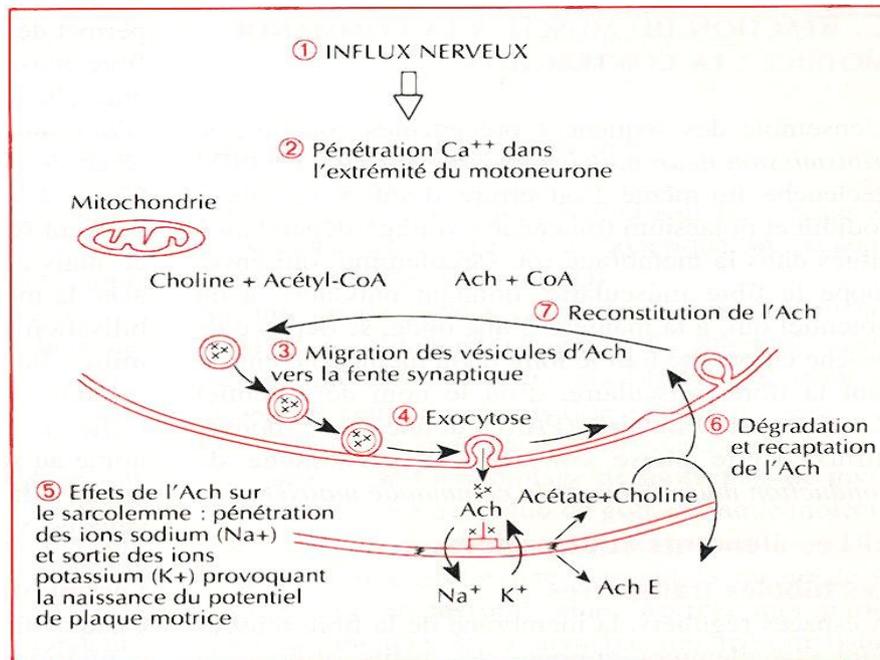


Figure 6 : Mécanismes mis en jeu par la survenue d'un influx nerveux et rôle de l'acétylcholine (ACh) dans le couplage électro-chimique de transmission du potentiel d'action entre le système nerveux et le muscle.

b) Au niveau de la fente jonctionnelle (figure 6)

Déversée dans la fente jonctionnelle, l'ACh provoque sur la partie de la membrane musculaire située sous la plaque motrice, un nouveau potentiel appelé potentiel de plaque motrice (ou PPM). En se liant aux protéines réceptrices cholinergiques, l'ACh rend cette partie de la membrane musculaire perméable aux ions sodium et potassium. Ce passage ionique massif à travers la membrane entraîne sur chacune de ses faces, une inversion de ses charges positives et négatives, ce qui crée un nouveau courant électrique : le PPM, au voltage plus élevé que l'influx nerveux qui l'a déclenché.

Provoqué par l'action directe de l'ACh sur la structure de la membrane musculaire, le PPM est un phénomène chimique uniquement localisé au niveau de la plaque motrice. La plaque motrice est donc le siège du premier couplage provoqué par l'influx nerveux, c'est le couplage électro-chimique de la contraction qui constitue la phase finale de la transmission neuromusculaire proprement dite.

c) Au niveau de la membrane musculaire toute entière

Le PPM donne ensuite naissance à un nouveau potentiel d'action membranaire (ou PAM), qui parcourt toutes les surfaces tapissées par la membrane musculaire et déclenche dans le

muscle les phénomènes mécaniques de la contraction. Ce nouveau relais musculaire ou conduction musculaire de la commande motrice, peut être assimilé à une "gâchette qui mettrait le feu aux poudres" de la contraction.

d) Fin de l'effet du potentiel d'action

Dès son effet sur la membrane musculaire, l'ACh initialement déversée dans la fente jonctionnelle est immédiatement détruite (on dit qu'elle est hydrolysée) par l'enzyme acétylcholinestérase. Son effet est donc de très courte durée et ne correspond qu'au passage d'un seul influx nerveux.

Une nouvelle contraction nécessite un autre flux nerveux et un nouveau cycle de l'ACh et ainsi de suite.

RESUME (Figure 7)

La plaque motrice constitue la jonction entre le système de commande: le système nerveux et le système d'exécution: le muscle. C'est donc le lieu où le muscle reçoit l'information sous forme d'influx nerveux nés des centres moteurs.

Les influx nerveux ne sont pas directement transmis au muscle car, d'une part, le "courant" développé ne serait pas assez puissant pour faire réagir toute la fibre musculaire et, d'autre part la constitution de la plaque motrice en deux parties séparées entre elles empêcherait le courant de passer. C'est un neurotransmetteur, l'acétylcholine (ACh) qui joue le rôle d'intermédiaire entre les deux parties.

La plaque motrice comprend donc trois parties:

- La terminaison nerveuse pré-jonctionnelle qui contient des vésicules renfermant l'acétylcholine grâce à laquelle le "message" nerveux peut être transmis au muscle;
- La fente jonctionnelle est située entre la terminaison nerveuse et la membrane qui enveloppe le muscle. Elle forme un espace dans lequel est déversée l'ACh. C'est à ce niveau, qu'après avoir rempli sa fonction excitatrice de la membrane musculaire, que l'ACh est immédiatement détruite par une enzyme spécialisée: l'acétylcholinestérase.
- La membrane musculaire post-jonctionnelle qui contient des protéines spécialisées dans la réception de l'ACh, ou protéines cholinergiques. La liaison ACh-protéines cholinergiques donne naissance à un nouvel influx uniquement situé sous la plaque motrice d'où son nom de potentiel de plaque motrice, ou PPM.

A son tour, le PPM donne naissance à un potentiel d'action membranaire qui parcourt toute la surface de la membrane de la fibre musculaire et met "le feu aux poudres" des différents événements qui vont conduire aux phénomènes mécaniques de la contraction.

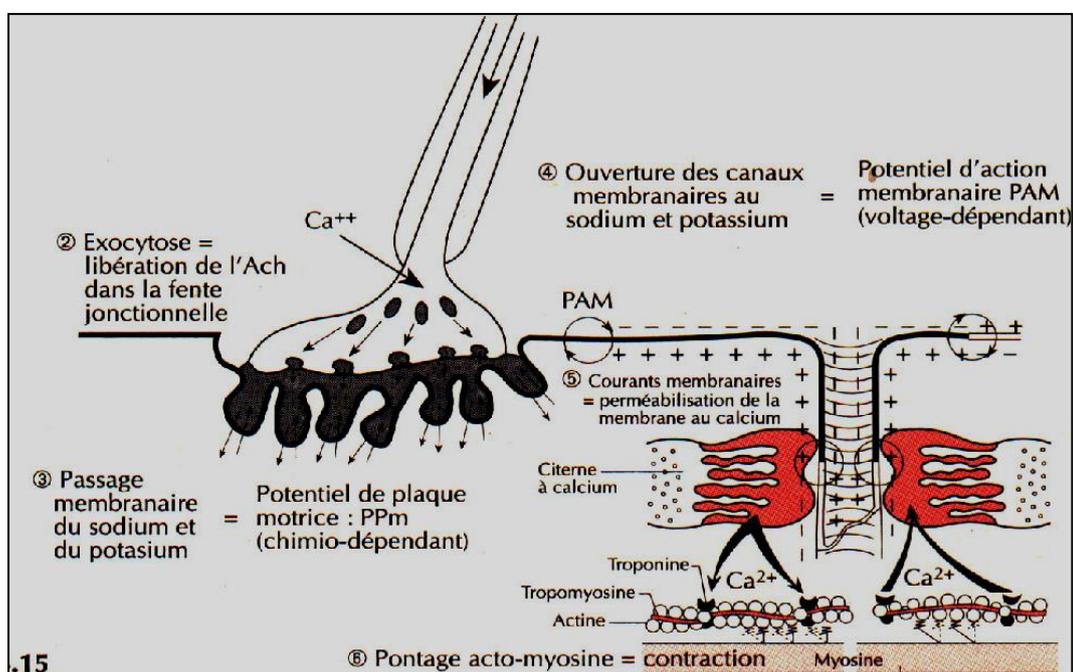


Figure 7 : Récapitulatif des différentes réactions au potentiel d'action lors de sa survenue au niveau de la plaque motrice et qui conduisent à la contraction et au relâchement musculaire

1.2. Réaction du muscle à la commande motrice : la contraction

L'ensemble des séquences *chimio-dépendantes* précédentes constitue la *transmission neuromotrice* proprement dite. De proche en proche, le PPM déclenche lui-même l'ouverture d'autres canaux à sodium et potassium situés dans la membrane (ou sarcolemme) qui enveloppe la fibre musculaire, donnant naissance à un potentiel qui, à la manière d'une onde se déplace tout le long de la membrane entourant la fibre musculaire, d'où le nom de *potentiel d'action membranaire (PAM)* donné à ce nouvel influx. Cette phase constitue le phénomène *voltage dépendant* de conduction musculaire de la commande motrice.

1.2.1. Configuration anatomo-fonctionnelle

A espaces réguliers le sarcolemme présente de petits orifices de tubules qui pénètrent transversalement l'intérieur de la fibre, d'où leur nom de *tubules transverses* (Figure 8). A la façon de doigts de gant retournés, ces tubules sont tapissés par le sarcolemme ce qui leur permet de conduire aussi le PAM dans l'intimité de la fibre musculaire. A l'intérieur de la fibre, à chaque tubule s'accolent deux petites citernes contenant du calcium. Un tubule et ses deux citernes forment un ensemble appelé *triade*. Les citernes à calcium s'anastomosent pour former une espèce de manchon de dentelle qui relie deux citernes appartenant à deux triades différentes et forme une continuité : le réticulum sarcoplasmique où sont stockées les réserves en calcium de la fibre musculaire. Grâce à cette configuration anatomique les PAM peuvent se propager non seulement sur toute la surface mais aussi à l'intérieur de la fibre. Par un mécanisme mal connu les PAM rendent perméables les membranes des citernes à calcium qui libèrent alors leur contenu dans le milieu interne de la fibre.

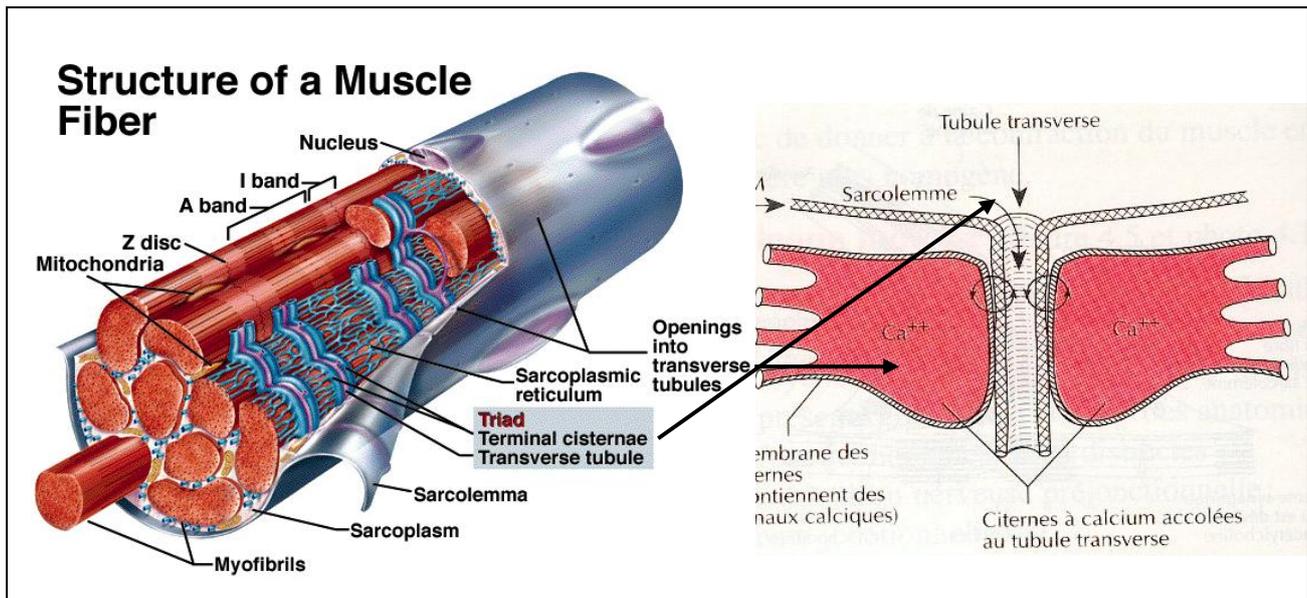


Figure 8 : Une triade est constituée de deux citernes contenant du calcium, accolées à un tubule transverse qui pénètre à l'intérieur de la fibre musculaire. Tapissés par le sarcolemme les tubules transverses véhiculent le potentiel d'action membranaire à l'intérieur de la fibre où il déclenche l'ouverture des canaux calciques des membranes des citernes à calcium.

A partir de la libération du calcium dans tout le milieu intra cellulaire, cesse le rôle du système nerveux. Les événements qui font suite, aboutissent à la contraction de la fibre musculaire tout entière. Ils se déroulent d'une manière identique et autonome au sein de toutes les fibres musculaires appartenant à la même unité motrice lorsque l'influx nerveux est véhiculé par son motoneurone α .

L'ensemble des événements qui font suite mettent en jeu les structures contractiles proprement dites de chaque fibre musculaire.

Structures contractiles du muscle strié squelettique (photo 2 et figure 9)

Chaque fibre contient un grand nombre d'éléments cylindriques : les *myofibrilles* (figure 9). Au repos l'alternance de bandes et d'anneaux noirs, blancs, sombres et gris que présentent ces dernières, correspond aux différentes structures intervenant dans la contraction :

- Deux stries noires ou *stries Z* délimitent l'unité fonctionnelle de la contraction : le *sarcomère*.
- Chaque sarcomère comprend deux bandes blanches ou *bandes I* (de isotrope : longueur égale) voisines de chaque strie Z ; Elles correspondent à la présence des *filaments fins d'actine* fixés directement sur la strie Z (figures 9 et 10),
- Les bandes sombres centrales ou *bandes A* (de anisotrope ou longueur variable) se subdivisent elles-mêmes en deux anneaux très sombres correspondant à la zone de chevauchement des *filaments épais de myosine* et des filaments fins d'actine et en un anneau gris central ou *bande H* correspondant à la seule présence des filaments de myosine.

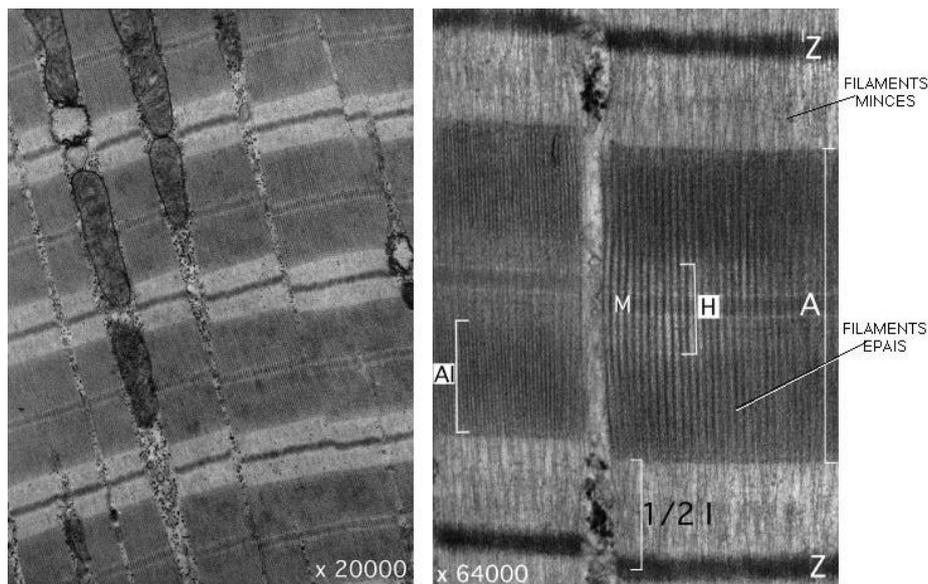


Photo 2 : Structures contractiles du muscle strié squelettique observées au microscopique électronique (x 20000 photo de gauche et x 64000 photo de droite)

Reliés entre eux par l'intermédiaire de leurs stries Z, les sarcomères se répètent à l'identique tout le long de la myofibrille (figure 9 et 10).

Sur une coupe transversale de la zone de chevauchement des myofilaments (figure 10), chaque filament de myosine est entouré par six filaments d'actine et chacun de ceux-ci par trois filaments de myosine.

Les filaments épais de myosine (figure 10c, d et f) sont constitués de l'assemblage de molécules de myosine. En forme de «club de golf » chaque molécule de myosine présente deux parties bien distinctes : une fixe formant la queue de la myosine (ou *méromyosine légère*), l'autre ou tête de la myosine (ou *méromyosine lourde*) est rendue mobile grâce à la présence d'une zone intermédiaire élastique qui en permet l'articulation.

Ensemble les queues des molécules de myosine s'entrelacent pour constituer un tronc rigide sur lequel s'articulent les méromyosines lourdes. Chaque méromyosine lourde est constituée de deux protubérances globulaires présentant respectivement un site capable de se combiner à de l'actine et un autre riche en enzyme ATPasique. Grâce à la présence de cette enzyme, de l'adénosinetriphosphate (ATP) peut être hydrolysée en adénosinediphosphate (ADP) et en phosphate inorganique (Pi) pour en extraire l'énergie nécessaire à la contraction. Notons que l'activité enzymatique ATPasique de la tête de la myosine est fortement renforcée en présence de l'actine.

Les filaments fins d'actine (figures 10° et f) présentent une double chaîne en forme de colliers de perles torsadés. Chacune de ces «perles» est équipée d'un site à forte affinité pour la myosine. Lors du relâchement musculaire, grâce à une torsion exercée sur la double chaîne des filaments d'actine par deux protéines : la troponine et la tropomyosine, les sites de la méromyosine et de l'actine qui présentent une grande affinité l'un pour l'autre, sont maintenus éloignés.

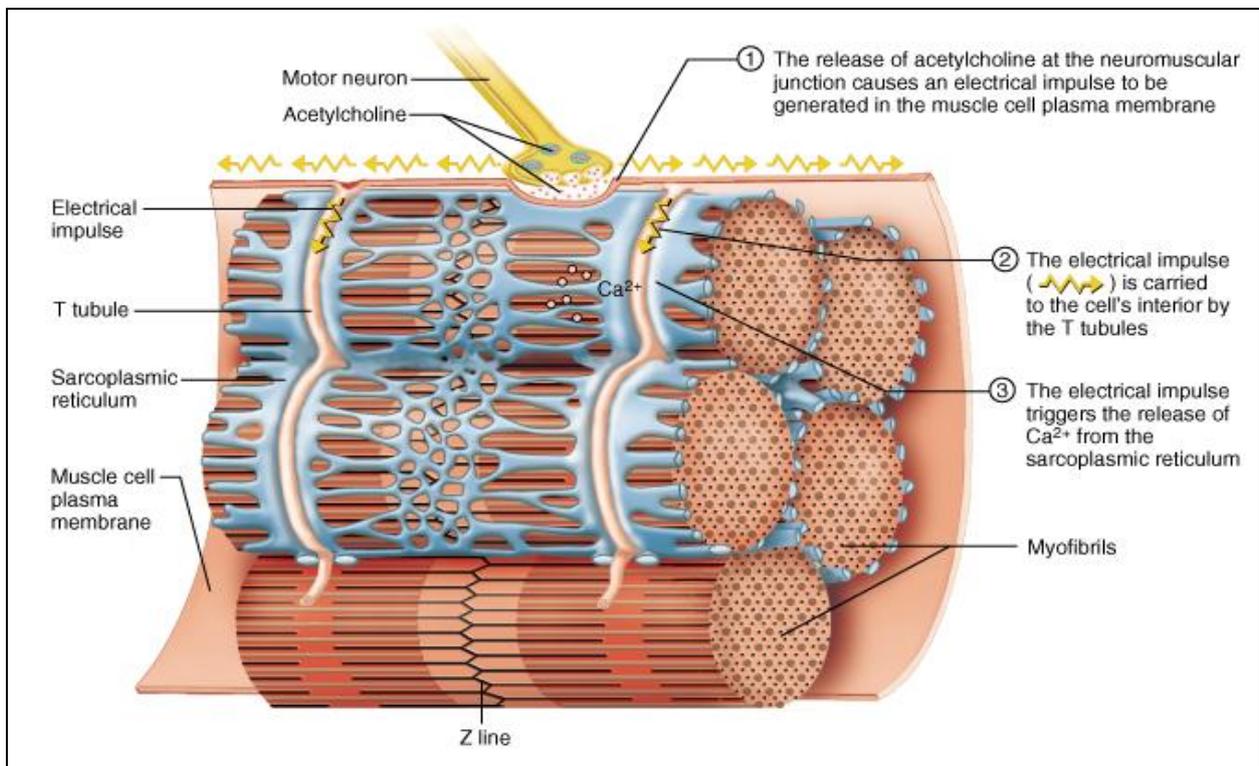


Figure 9 : Représentation en 3D de l'organisation de l'ensemble des structures qui, par l'intermédiaire des tubules transverses (T tubule), permettent de conduire les potentiels de plaque motrice et d'action membranaire sarcolemnaux de la surface à l'intérieur de la fibre musculaire où ils dépolarisent et rendent perméable la membrane du réticulum sarcoplasmique au calcium.

La troponine et la tropomyosine sont deux protéines régulatrices qui jouent un rôle important

dans les mécanismes de la contraction et du relâchement. Enroulées de façon hélicoïdale autour de la double chaîne des filaments d'actine, ces deux protéines lui sont totalement solidaires de telle sorte que tout mouvement de l'une entraîne le mouvement des autres.

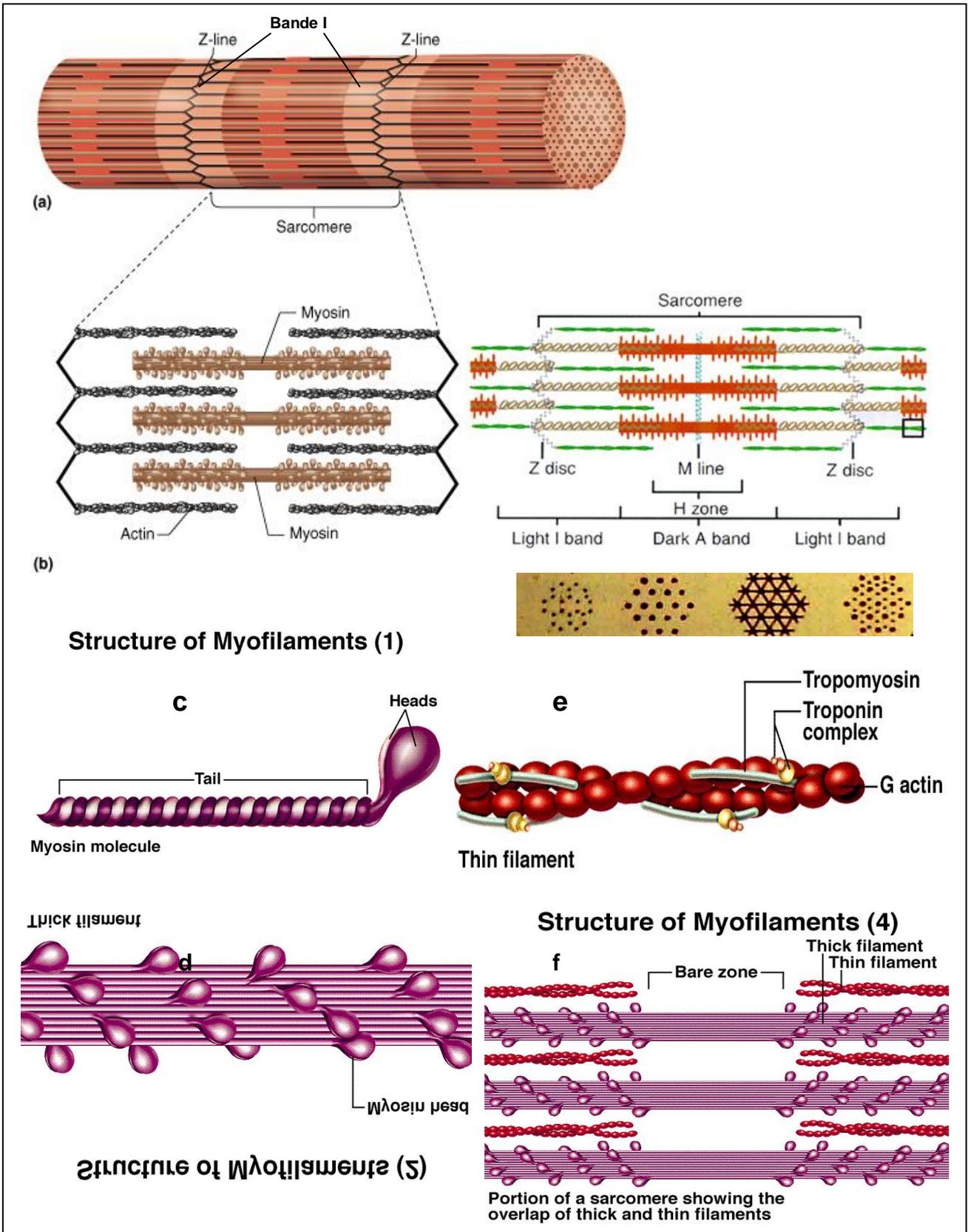


Figure 10: Vue d'ensemble des structures contractiles du muscle strié squelettique (a, b) et

représentation des molécules de myosine (c, d) et d'actine (e) ainsi que la liaison de ces dernières au complexe formé par les deux protéines régulatrices : la tropomyosine et la troponine.

Au repos musculaire, la longue chaîne que constitue la tropomyosine, s'intercale entre l'actine et la myosine empêchant ainsi leur interaction spontanée (figures 10 et 11). En quelque sorte, les protéines régulatrices jouent le rôle de «verrous» placés entre les filaments d'actine et de myosine.

Situées à intervalles réguliers le long de la chaîne de la tropomyosine, les molécules de troponine présentent individuellement un site de grande affinité pour le calcium. Nous verrons comment la liaison de la troponine et du calcium libéré par les citernes au cours de l'excitation nerveuse, permet de lever l'inhibition exercée par ces «verrous».

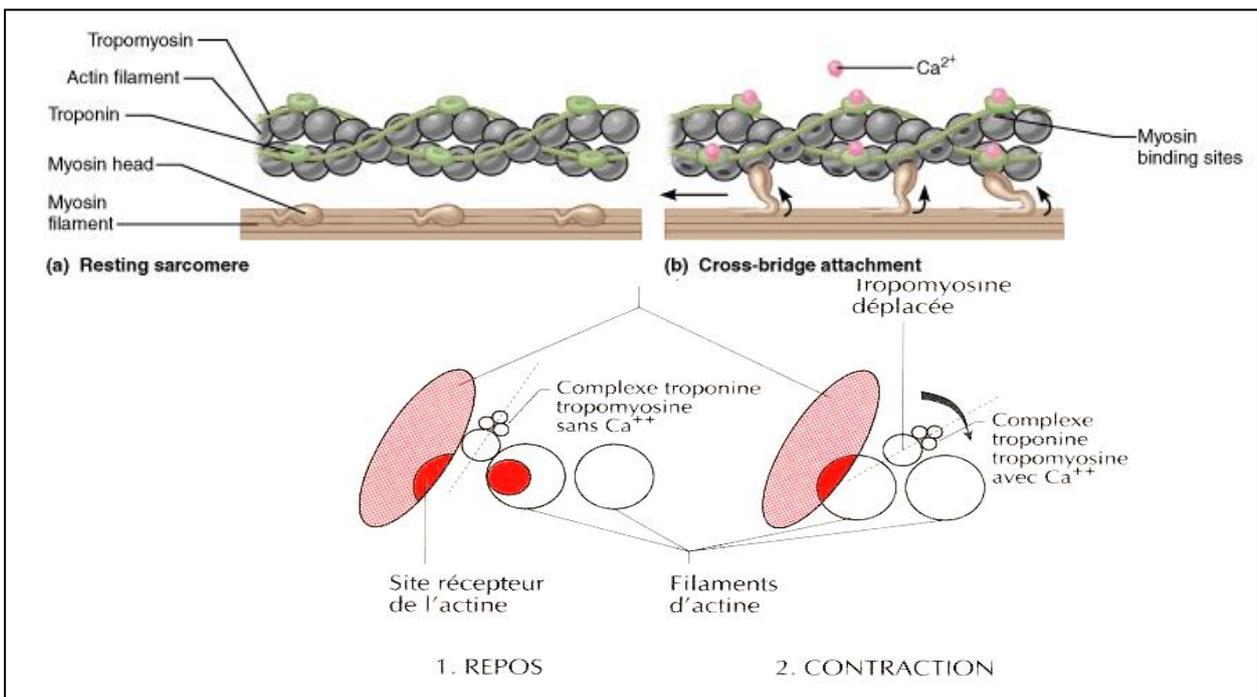


Figure 11 : - Agencement entre eux du complexe : filament fin d'actine-tropomyosine-troponine et du filament épais de myosine et coupe frontale montrant la rotation du complexe troponine-tropomyosine-actine en présence du calcium ainsi que sa conséquence : le pontage des myofilaments d'actine et de myosine..

1.2.2. Mécanisme d'action (figure 12).

La contraction ou le relâchement musculaire résulte de la position de la troponine et de la tropomyosine par rapport à celle des filaments d'actine et de myosine. De par sa position la tropomyosine s'oppose à la combinaison spontanée de la myosine et de l'actine et inhibe la contraction. Ce blocage est sous l'étroite dépendance de la présence ou de l'absence du calcium. Nous savons que la survenue d'un potentiel d'action membranaire (PAM) entraîne la libération du calcium (figure 12 b) dans le milieu intérieur de la fibre (ou cytoplasme).

La contraction.

Le calcium ainsi libéré se fixe électivement sur les sites récepteurs de la troponine. Cette liaison a pour effet de déclencher une légère rotation de la troponine qui elle-même impose

une rotation aux deux autres protéines dont elle est solidaire. Déplacé, le long filament que forme la tropomyosine glisse pour se loger dans le fond de la gorge définie par la double chaîne hélicoïdale de l'actine (figures 10 et 11) Plus rien ne s'intercale alors entre les molécules d'actine et de myosine. Comme cette rotation met aussi l'actine directement en contact avec les sites spécifiques de la tête de la myosine, de puissants *pontages d'acto-myosine* sont créés (figure 12 c).

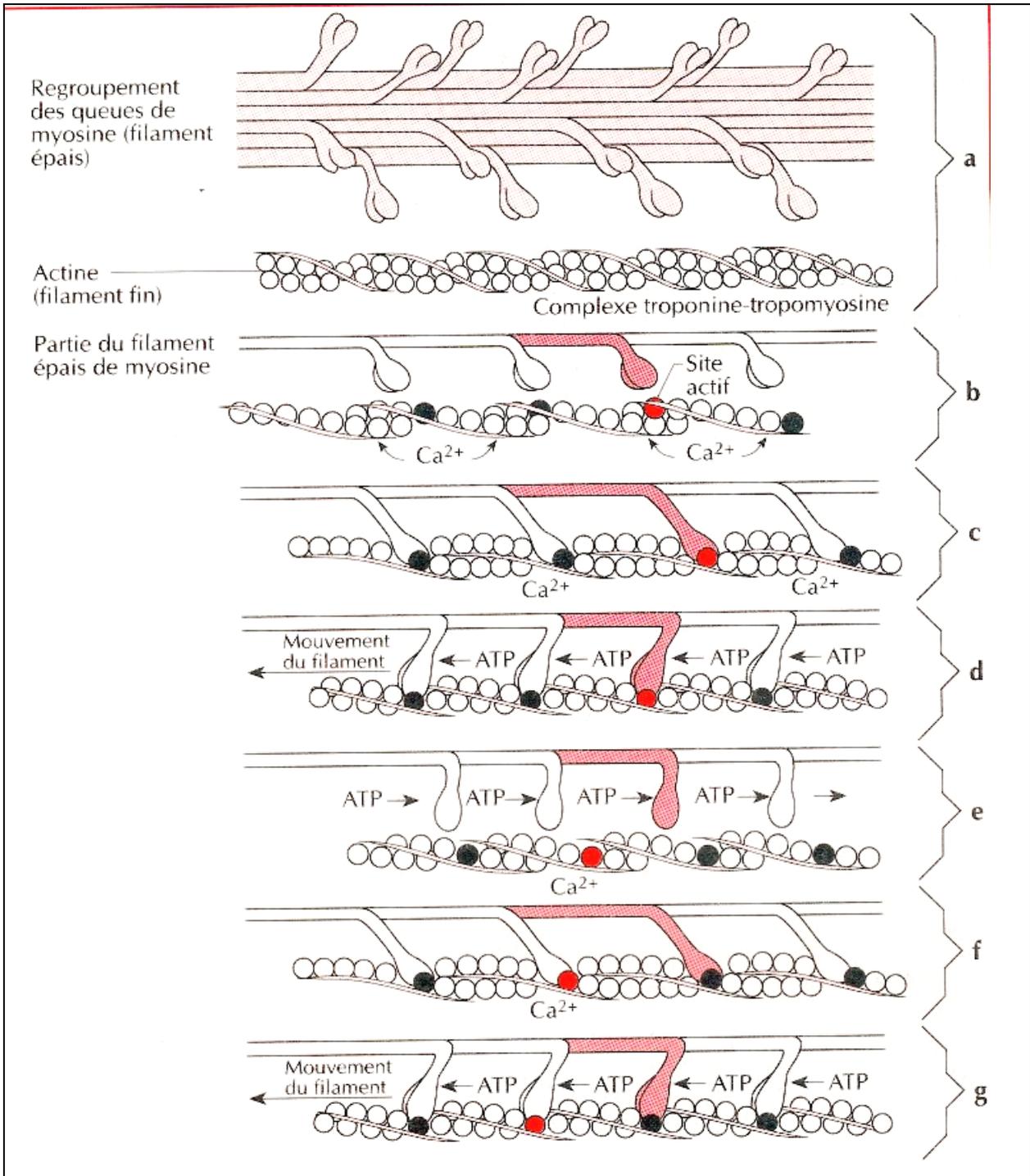


Figure 12 : Action du calcium sur la troponine et phénomènes induits : rotation du complexe troponine-tropomyosine-actine (b, c), permettant la formation des ponts d'acto-myosine (c) et, selon le modèle proposé par Huxley, mécanisme de la traction-glisserment de l'actine entre les filaments de myosine conduisant à la contraction musculaire (d, e, f, g).

Ces premiers pontages permettent à l'actine de se combiner avec l'ATP de la myosine :



Le composé acto-myosine ATP active l'enzyme ATPasique contenue dans le site spécifique de la méromyosine lourde, entraînant l'hydrolyse de l'ATP et la libération d'énergie :



Selon la théorie des filaments glissants de H.E.Huxley, grâce à l'articulation de la tête de la myosine, à la façon d'un coup d'aviron, une partie de cette énergie est utilisée pour permettre à chaque tête de myosine de « tirer » et de faire glisser les filaments fins d'actine entre les filaments épais de myosine (figures 11 et 12 d). Arrivée à la limite du mouvement autorisé par l'élasticité de son articulation, pour se dissocier de son pontage avec l'actine et entreprendre un nouveau mouvement, la tête de la myosine a encore besoin d'énergie obtenue par une nouvelle hydrolyse d'ATP (figure 12 e) :



De l'ordre du millième de seconde, cette suite d'événements élémentaires se produit de multiple fois au cours de la contraction (12 f et g). Lorsque plusieurs têtes de myosine appartenant au même filament épais sont observées, cette suite d'événements s'apparente au mouvement d'ensemble des rameurs d'un huit d'aviron. Cependant, au sein de chaque sarcomère, ce sont les filaments épais de myosine qui restent fixes alors que les filaments fins d'actine sont déplacés. Ce déplacement entraîne celui des lignes Z sur lesquelles ils sont ancrés et explique le raccourcissement du sarcomère. Comme tout le long de la fibre les sarcomères sont solidairement reliés entre eux par leurs lignes Z, c'est toute la fibre qui répond d'une façon identique. Enfin, comme toutes les fibres d'une unité motrice répondent de la même façon à un potentiel d'action, c'est donc l'unité motrice entière qui se raccourcit ou est étirée au sein du muscle sollicité.

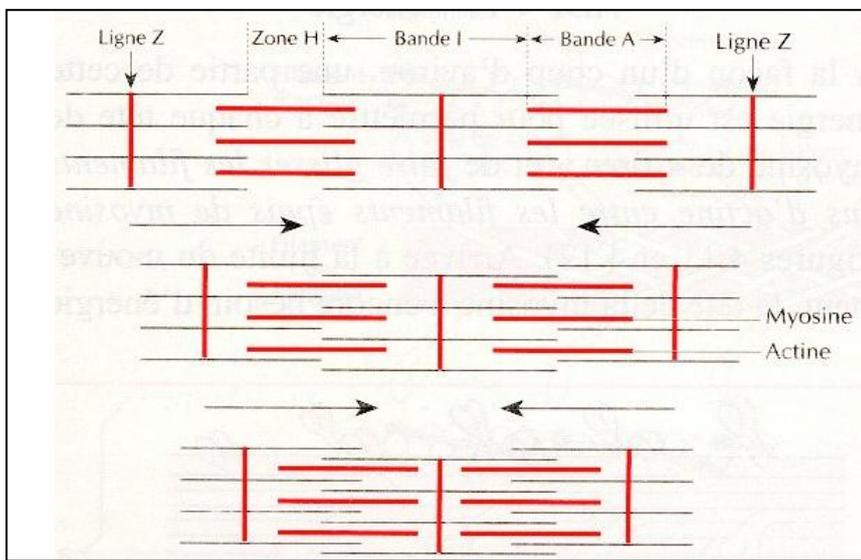


Figure 13: Représentation schématique des glissements des myofilaments d'actine entre les

myofilaments de myosine entraînant le raccourcissement des sarcomères.

Le relâchement.

Dès que cesse l'influx nerveux, l'acétylcholine contenue dans la fente jonctionnelle est immédiatement détruite par une enzyme spécialisée : l'*acétylcholinestérase* (figure 7). En l'absence de nouveaux PPM et PAM, la fibre se relâche grâce à un phénomène actif (qui consomme de l'ATP) de repompage du calcium à l'intérieur du réticulum sarcoplasmique et ensuite dans les citernes d'où il avait été libéré. Privée de calcium, la troponine retrouve sa position initiale (figures 11 et 12 a). Le pouvoir inhibiteur des protéines régulatrices est ainsi restauré : actine et myosine se dissocient ce qui entraîne le relâchement.

RESUME

Le calcium est l'élément clé du couplage entre l'excitation de la fibre musculaire (commande nerveuse) et la contraction (réponse motrice). Le potentiel d'action membranaire, lui-même initié par le potentiel de plaque motrice (ou phénomène électrique), est à l'origine de la libération dans le cytoplasme cellulaire du calcium contenu au repos dans les citernes situées de part et d'autre des tubules transverses. La liaison calcium-troponine (ou phénomène chimique) permet aux deux protéines régulatrices : la troponine et la tropomyosine de lever l'inhibition qu'elles exercent sur la combinaison spontanée de l'actine et de la myosine (pontage acto-myosine). Les mouvements de la tête de la myosine entraînent alors les glissements des filaments fins de l'actine entre les filaments épais de myosine, rapprochant ainsi les deux lignes Z des sarcomères auxquels elles appartiennent. Le raccourcissement des sarcomères ainsi obtenu explique la contraction (ou phénomène mécanique). La succession des différentes étapes précédentes : pontage acto-myosine et mouvement des têtes de myosine, nécessite de l'énergie. De l'énergie est aussi requise par le repompage du calcium dans les citernes et donc par le relâchement (ou phénomène énergétique). C'est l'hydrolyse de l'ATP qui fournit cette énergie (figure 7).

L'ATP est donc l'élément central de la contraction du muscle, élément qui devra être sans cesse renouvelé pour faire face aux besoins de l'activité physique.

1.2.3. Organisation entre elles des structures de la contraction

Lors de la commande neuromusculaire, la sollicitation de l'ensemble des structures de la fibre et leurs réponses immédiates ont de quoi surprendre mais s'expliquent par leur situation et leur organisation anatomo-fonctionnelles.

1.2.1. Relations : triades - réticulum sarcoplasmique - sarcomères

Nous avons indiqué comment le potentiel d'action membranaire se propageait à la surface et pénétrait profondément dans la fibre musculaire par l'intermédiaire des systèmes T. Comme chaque tubule transverse entoure les myofibrilles au niveau précis de la strie Z, de ce fait, à chaque sarcomère correspondent deux tubules transverses qui délimitent le réseau du réticulum sarcoplasmique, lui-même débouchant à chacune des extrémités sur une des deux citernes des triades correspondantes (figures 8 et 9). Au total, d'une strie Z à l'autre, un sarcomère reçoit :

- un tubule transverse mitoyen avec le sarcomère voisin,
- une des deux citernes à calcium formant la triade,
- le réseau de canalicules formant le réticulum sarcoplasmique,
- et à nouveau, la citerne à calcium appartenant à la triade opposée.

Les citernes se situent en regard direct du demi disque clair, ou disque anisotrope, constitué des filaments d'actine et des protéines régulatrices avec lesquelles elles sont liées. Des deux protéines régulatrices, la troponine présente une surface précise montrant une grande affinité pour le calcium. Ces surfaces de liaison ou sites calciques de la troponine, se trouvent donc à proximité immédiate des citernes qui renferment le calcium. Une telle architecture laisse deviner une liaison immédiate, troponine-calcium, dans l'éventualité où ce dernier est libéré hors des citernes.

Pour sa part, le réticulum sarcoplasmique enveloppe l'ensemble des autres parties du sarcomère: bandes sombres latérales de chevauchement des filaments d'actine et de myosine et bande centrale de chevauchement des filaments de myosine. De plus, l'aspect anastomosé du réticulum augmente considérablement la surface d'échange de sa membrane avec le milieu liquide ou cytoplasme, dans lequel il se trouve. Comme d'autre part, cette membrane est très richement équipée de *pompes à calcium*, véritables "aspirateurs" du calcium, on devine avec quelle efficacité le calcium est repompé dans l'éventualité aussi où les citernes l'ont préalablement libéré.

Liaisons calcium-troponine et pompage du calcium libéré, sont respectivement à la base de la contraction et du relâchement quasi immédiat lorsque la fibre est stimulée.

1.2.2. Relations protéines contractiles - protéines régulatrices

Nous avons précédemment décrit la nature des relations qui existent entre l'actine, la myosine, la troponine et la tropomyosine. Il est cependant utile de préciser la disposition des têtes des molécules de myosine autour de l'axe central qui regroupe les queues des mêmes molécules. Autour de cet axe de forme cylindrique, cette disposition se fait en spirale (figure 3.16). Chaque spire comporte six têtes de myosine capables de réagir avec six filaments fins d'actine. Un filament de myosine est donc entouré par six filaments d'actine avec lesquels, par l'intermédiaire des têtes des molécules de myosine qui le constituent, s'établissent des "ponts d'union".

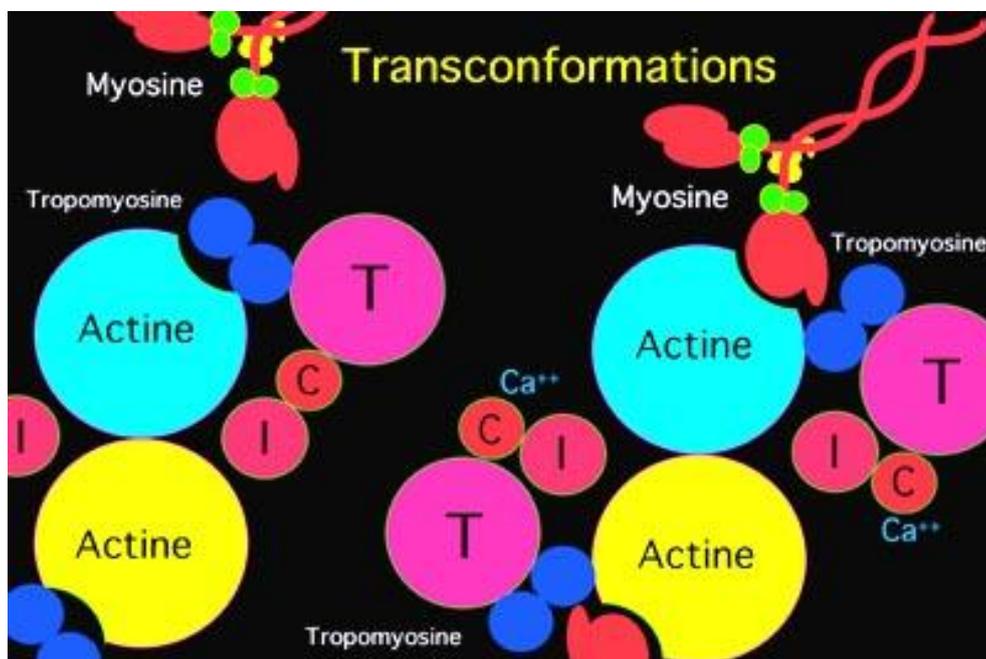


Figure 14 : Coupe transverse du complexe « actine-tropomyosine-troponine C et I-tête de la myosine » au repos (à gauche) et après « l'effet calcium » (à droite)

Lors de la contraction, cette organisation dans l'espace cellulaire laisse supposer une double interaction des filaments fins et épais: non seulement un glissement à l'origine du raccourcissement de la myofibrille mais aussi, une torsion en spirale par rapport à l'axe longitudinal de la fibre. Ce double mouvement: glissement-torsion permet d'augmenter considérablement la force de liaison entre les molécules d'actine et de myosine, donc de la contraction musculaire.

1.2.3. Relations : myofilaments - substrats énergétiques

Il est aussi remarquable de constater que les principales substances utilisées pour fournir l'ATP nécessaire à la contraction (ou substrats énergétiques) sont surtout concentrées sur les lieux mêmes où elles vont être transformées dans la fibre. Par exemple, les réserves d'ATP et de phosphorylcréatine (PCr), qui constituent le groupe des phosphagènes immédiatement utilisables par la contraction, se trouvent à proximité des ponts d'union entre l'actine et la myosine.

Lorsque les réserves en phosphagènes baissent, la dégradation du *glycogène* en réserve aussi dans la fibre, représente le deuxième substrat énergétique de la contraction (cf premier rassemblement du D.U. portant sur l'énergétique de l'activité musculaire). Le glycogène dont les concentrations dépendent du niveau d'entraînement du muscle considéré, se présente sous forme de petits points sombres flottant dans tout le cytoplasme cellulaire mais surtout dans l'espace situé entre les myofibrilles, à proximité des myofilaments contractiles. La première phase de dégradation du glycogène (ou glycogénolyse) qui ne nécessite pas la présence d'oxygène (ou glycogénolyse anaérobie), se déroule totalement dans le cytoplasme, toujours à proximité des myofilaments contractiles. C'est aussi uniquement dans le cytoplasme cellulaire que se concentre la totalité des enzymes nécessaires aux réactions biochimiques de la glycolyse anaérobie (cf premier rassemblement sur l'énergétique de l'activité musculaire).

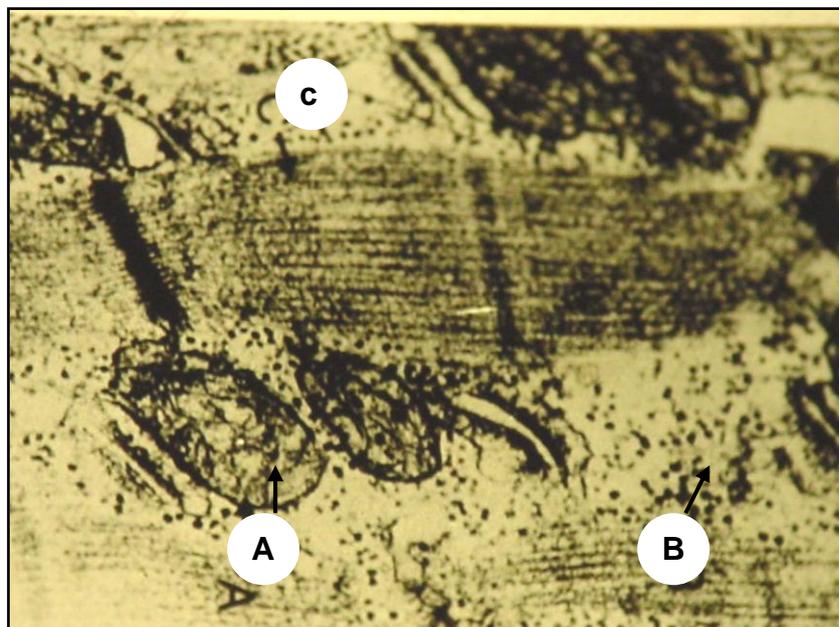


Photo 2 :

Les lipides, troisième "carburant" de la fibre, se trouvent aussi en suspension dans le cytoplasme. Dans la fibre musculaire, les lipides sont concentrés sous forme de petites gouttes de graisse: les *vacuoles lipidiques*, surtout regroupées autour des mitochondries. Comme la synthèse des molécules d'ATP à partir des acides gras ne peut être réalisée qu'en présence d'oxygène (ou condition aérobie), c'est à dire dans les mitochondries, on comprend mieux alors la concentration des vacuoles lipidiques à proximité immédiate de ces dernières.

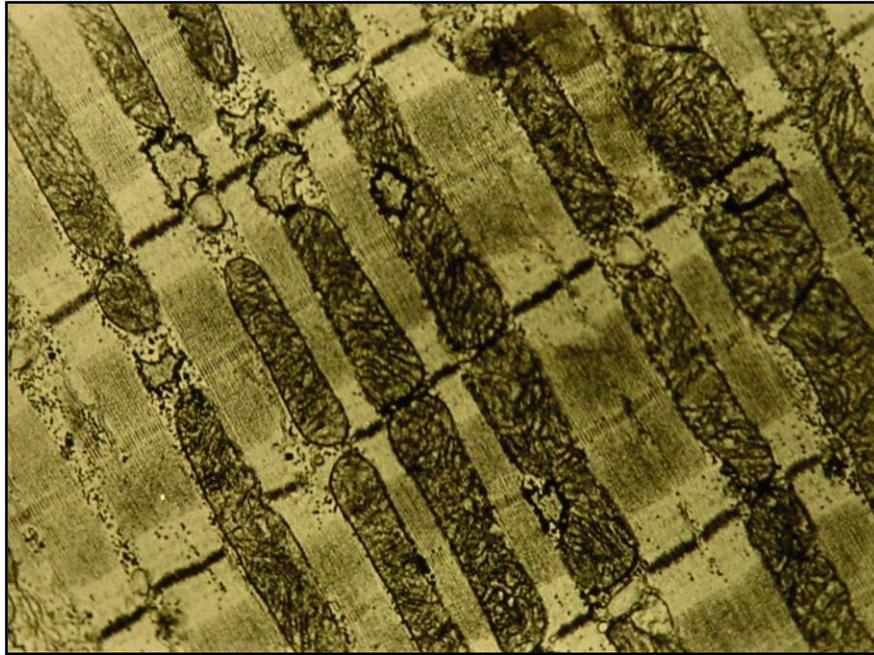


Photo 3 :

RESUME

L'organisation et les relations respectives de proximité de l'ensemble des structures et des substrats utilisés par la contraction, mettent en évidence une continuité anatomo-physiologique fonctionnelle qui, à partir d'un influx nerveux initial, aboutit dans des délais quasi immédiats (de l'ordre du centième de seconde) aux glissement des myofilaments d'actine et de myosine, c'est à dire à la contraction, entretenue ensuite selon les exigences de la tâche motrice à accomplir.

CE QU'IL FAUT RETENIR (figures 3.17)

1. Transmission de l'influx nerveux du système nerveux central (SNC) aux muscles

Depuis le système nerveux central et, plus particulièrement, depuis la moelle épinière, la commande motrice est conduite jusqu'aux muscles du tronc et des membres par l'intermédiaire des nerfs moteurs ou *motoneurons alpha* (α).

- **Au niveau du muscle**, chaque motoneurone α se subdivise en plusieurs filets nerveux formant une première arborisation. Chacun des filets nerveux prend contact avec une seule fibre musculaire. Un motoneurone α et les fibres musculaires qu'il innerve forment ensemble une unité fonctionnelle ou *unité motrice*.

Sous forme d'influx nerveux ou *potentiels d'action*, la commande motrice parcourt les motoneurons α des unités motrices sélectionnées par le SNC, jusqu'aux fibres musculaires qui leur correspondent.

- **Au niveau de chaque fibre musculaire**, la jonction entre l'extrémité d'un filet nerveux et la fibre qui lui correspond, est réalisée par l'intermédiaire d'une structure particulière: *la plaque motrice*.

La plaque motrice est formée de trois parties différentes:

- l'extrémité du filet nerveux, elle-même subdivisée en plusieurs branches ou deuxième arborisation;

- la surface sous-jacente de la membrane enveloppant la fibre musculaire;

- et, entre ces deux parties, une séparation ou fente jonctionnelle.

La présence de cette séparation indique que les influx nerveux ne pourraient être transmis du motoneurone aux fibres musculaires sans la présence d'un intermédiaire, ou neuro-transmetteur : c'est l'acétylcholine contenue au repos dans l'extrémité des motoneurons α qui remplit cette fonction.

Lorsque survient l'influx nerveux, l'acétylcholine est libérée dans la fente jonctionnelle. La liaison de l'acétylcholine avec la surface de la membrane musculaire sous-jacente, entraîne une dépolarisation de la partie se situant au niveau de la plaque motrice, ou *potentiel de plaque motrice (PPM)*. A partir de cet instant cesse le rôle du système nerveux.

2. Conduction musculaire de la commande motrice

L'ensemble des séquences précédentes constitue la transmission neuromotrice proprement dite. Le PPM donne lui-même naissance à un potentiel qui se déplace de proche en proche, tout le long de la membrane entourant la fibre musculaire, d'où le nom de *potentiel d'action membranaire (PAM)* donné à ce nouvel influx. Cette phase constitue le phénomène de conduction musculaire de la commande motrice. Elle permet de conduire le potentiel d'action à travers toute la fibre.

3. Effets induits : libération du calcium dans la fibre et contraction

Les événements qui font suite et qui, selon la loi du tout ou rien, aboutissent à la contraction maximum de la fibre musculaire tout entière, se déroulent d'une manière autonome au sein même de la fibre. Par l'intermédiaire des tubules transverses le PAM pénètre dans la fibre et dépolarise la membrane des citernes à calcium et les rend perméable. Leur contenu en calcium est libéré dans le cytoplasme de la fibre où il se lie au site calcique de la troponine. Cette liaison provoque un mouvement de rotation du complexe troponine-tropomyosine-actine entraînant la liaison des myofilaments d'actine et de myosine. Grâce à l'enzyme ATPase présente sur la tête de la myosine, cette liaison ou pontage acto-myosine, permet elle-même l'hydrolyse de l'ATP. Une partie de l'énergie ainsi dégagée est utilisée pour tracter et faire glisser les filaments fins d'actine entre les filaments épais de myosine et donc pour modifier la longueur des sarcomères. La contraction est ainsi obtenue.

Dès que cesse l'influx nerveux, l'acétylcholine contenue dans la fente jonctionnelle est immédiatement détruite par une enzyme spécialisée : l'acétylcholinestérase. En l'absence de tous nouveaux PPM et PAM, grâce à un phénomène actif (qui consomme de l'ATP), le calcium est repompé dans le réticulum sarcoplasmique et dans les citernes qui l'avaient libéré, la fibre se relâche.

3.13 : Représentation schématique des glissements des myofilaments d'actine entre les myofilaments de myosine entraînant le raccourcissement des sarcomères.

3.14 : Représentation tridimensionnelle des relations de proximité existant entre les différentes structures intervenant dans la contraction musculaire. (D'après Bloom et Fawcett in A.J. Vander, J.H. Sherman et D.S. Luciano : Physiologie humaine.)

3.15 : Représentation schématique de la disposition en spirale des têtes de myosine autour de l'axe central qui regroupe les queues. Chaque spire comporte six têtes de myosine capables de réagir avec six filaments fins d'actine. Pour plus de clarté un des filaments d'actine n'a pas été représenté sur ce schéma. Cette disposition permet à la fois un mouvement de glissement et en spirale qui rend plus forte la liaison d'acto-myosine. (d'après Vander, Sherman et Luciano)

3.16 : Schéma synoptique de la chronologie des séquences déclenchées par la survenue de l'influx nerveux au niveau de la plaque motrice : contraction et relâchement musculaires.

3.17 : Résumé des couplages *électro-chimiques* : influx nerveux, libération d'Ach ; *chimico-électriques* : Ach, PPM, PAM ; *électro-chimiques* : PAM, libération de calcium dans le cytoplasme cellulaire et *chimico-mécaniques* : calcium, pontages actomyosine, intervenant dans la contraction et rôle central joué par l'ATP. Environ 50kJ sont libérés par molécule d'ATP hydrolysée. Une partie de cette énergie est utilisée par les pontages actomyosine, l'autre est dispersée sous forme de chaleur.

CHAPITRE 3.2 : Mécanismes spécifiques de l'activité musculaire.

Figure 3.18 : Exemple de contraction isométrique. La charge imposée est supérieure ou égale aux possibilités de tension des quadriceps. Malgré une tension maximale les muscles conservent la même longueur : la charge ne peut être soulevée.

Figure 3.19 : Exemple de contraction anisométrique concentrique : La charge imposée est inférieure aux possibilités de tension des quadriceps. Les insertions se rapprochent du centre du muscle : l'extension de la jambe est d'autant plus aisée que la charge est légère.

Figure 3.20 : Exemple de contraction anisométrique excentrique : La charge imposée au muscle contracté est supérieure à sa tension maximale ou encore, le muscle résiste contre une charge imposée. Les insertions s'éloignent du centre du muscle : la flexion des genoux est contrôlée.

Figure 3.21 : Enregistrement de contractions anisométriques : une des deux extrémités du muscle est fixe alors que l'autre supporte des charges variables. Utilisation du myographe pour enregistrer les variations de la longueur du muscle.

Figure 3.22 : Enregistrement de contractions isométriques : les deux extrémités du muscle sont fixées. L'une supporte un capteur pour mesurer les forces exercées par le muscle. Le myographe enregistre ces forces.

Figure 3.23 : Enregistrement d'une secousse musculaire. A partir d'un stimulus on distingue trois phases : un temps de latence initial, une période de contraction et une période de relâchement de loin la plus longue.

Figure 3.24 : Modèles mécaniques du muscle proposés par Hill (A), par Sandow (B) et par Pringle (C) pour représenter : l'élément contractile (c_0), les éléments élastiques en série (ES) et en parallèle (EP) et l'élément visqueux (V).

Figure 3.25 : Rôle " amortisseur " des éléments élastiques lors d'une secousse musculaire. La tension précède le changement de longueur du muscle.

Figure 3.26 : Phénomène de sommation des effets de deux stimuli rapprochés : St1, St2. Lorsque le deuxième stimulus survient avant la fin de la réponse musculaire il y a sommation des deux secousses : la secousse résultante est plus forte et de durée plus longue.

Figure 3.27 : Expérimentation qui permet de rendre compte des propriétés d'élasticité et d'extensibilité du muscle. Lorsque une de ses insertions est sectionnée ou naturellement, lorsque l'articulation qu'il mobilise est à demi fléchie, le muscle peut se rétracter de 10 à 20% de sa longueur d'insertion (ou longueur de repos L_0) pour adopter une longueur définie : longueur d'équilibre. A l'opposé le muscle peut être étiré au delà de sa longueur de repos entraînant une augmentation de sa tension jusqu'à la limite de son élasticité. Au delà de cette limite ses fibres peuvent être traumatisées.

Figure 3.28 : Les propriétés élastiques du muscle sont aussi à l'origine de la formation de tétanos imparfaits ou parfaits selon la fréquence des stimuli.

Figure 3.29 : Relations entre la longueur d'étirement des sarcomères d'une fibre et les tensions développées. Le niveau de tension dépend directement du nombre de ponts d'union entre les filaments d'actine et de myosine.

Figure 3.30 : Relation entre tension et longueur d'un muscle entier isolé en contraction isométrique. La courbe de tension "active" correspond à la partie musculaire. Celle de tension

Chapitre 3.3 Unités motrices, fibres musculaires et activité physique

Figure 3.36 : Spécificités des différentes unités motrices (voir texte pour explication). Chaque unité motrice est caractérisée par la spécificité de son motoneurone α et des fibres musculaires que ce dernier innerve. A gauche : Unité motrice à motoneurone $\alpha 2$ ou phasique et fibres musculaires à contraction rapide (FTb); A droite : Unité motrice à motoneurone $\alpha 1$ ou tonique et fibres musculaires à contraction lente (ST) Au centre : Unité motrice intermédiaire.

Figure 3.37: Résumé schématique des trois principaux types de fibres trouvés dans le muscle squelettique de sujets sédentaires.

Figure 3.38 : Deux des principales caractéristiques des trois variétés de fibres de muscles squelettiques: 1) la vitesse de contraction, 2) la fatigabilité

Figure 3.39 : Pourcentage de la surface totale occupée par les fibres ST dans des échantillons de muscles prélevés chez des athlètes de différentes disciplines

2. MECANISMES SPECIFIQUES DE L'ACTIVITE MUSCULAIRE. G. CAZORLA

La contraction musculaire est à l'origine d'une tension que le muscle exerce pour immobiliser ou mobiliser une ou plusieurs articulations afin de réaliser un geste ou un mouvement particulier. Par exemple dans le cas du grimper de corde, pour que les mouvements de la main puissent efficacement mobiliser les articulations du poignet et des doigts, il est nécessaire que les articulations du cou et de l'épaule soient partiellement ou totalement immobilisées, sans quoi l'épaule se rapprocherait de la main. C'est donc la ceinture scapulaire qui doit être fixée d'autant plus puissamment que la flexion de l'avant bras est elle-même plus puissante. Les muscles de soutien qui fixent la ceinture scapulaire sont, dans le cas présent, le trapèze, l'angulaire de l'omoplate, le rhomboïde, le grand dentelé, le grand pectoral, le grand dorsal et le deltoïde.

Les muscles moteurs qui par leurs extrémités distales rapprochent alternativement chacune des deux mains de l'épaule dans l'action du grimper de corde sont par contre les muscles des bras, des avant-bras et des mains.

2.2. Relations entre forces internes et force externes

D'une manière générale on désigne par *tension* la résultante des forces internes exercées par le muscle, ses ligaments, ses tissus conjonctifs et ses tendons pour s'opposer aux forces externes : gravité, friction, résistance de l'air... et par *charge* la résultante des forces externes qui s'opposent à la tension musculaire:

Dans les mouvements de la vie courante : monter ou descendre un escalier, soulever une armoire, ou au cours de séances de musculation, trois cas de figure peuvent se présenter :

Premier cas (figure 15) : La tension musculaire ($T_{\text{musc.}}$) est inférieure ou égale à la charge extérieure (Ch_{ext}) : $T_{\text{musc.}} \leq Ch_{\text{ext}}$.

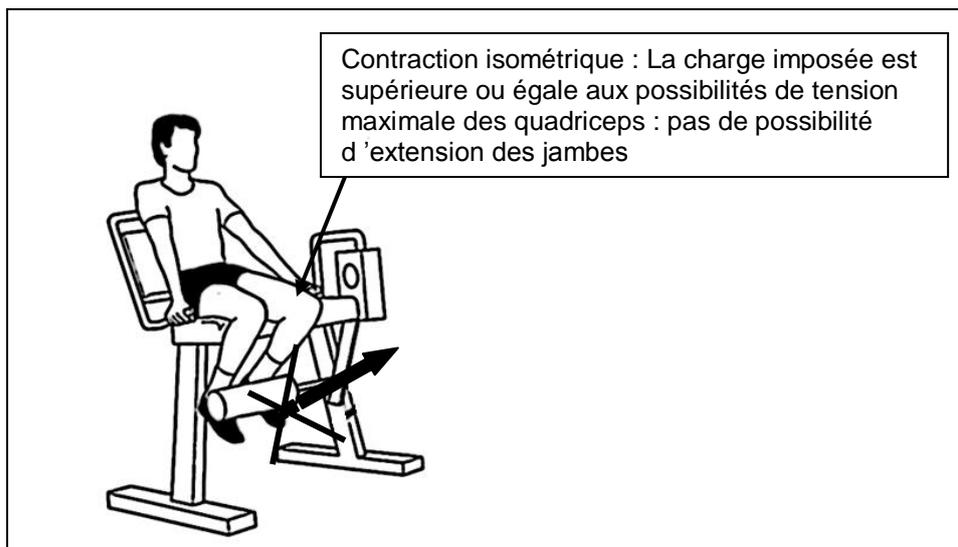


Figure 15 : Cas d'une contraction isométrique : Tension musculaire \leq à la charge externe

Les deux forces égales et de sens contraire s'annulent, il n'y a aucun rapprochement des extrémités opposées du muscle donc aucun déplacement, la contraction est dite *isométrique* de *isos* : égal et *métron* : mesure.

C'est ce qui se passe par exemple lorsqu'un individu essaie de soulever une charge trop lourde qu'il ne peut déplacer (figure 15) ou bien lorsqu'un sujet maintient, membres supérieurs fléchis, son menton au-dessus d'une barre fixe. La contraction produit alors une tension maximale statique.

Second cas (figure 16) : La tension musculaire exercée est supérieure à la charge extérieure :
 T. musc. > Ch. ext.

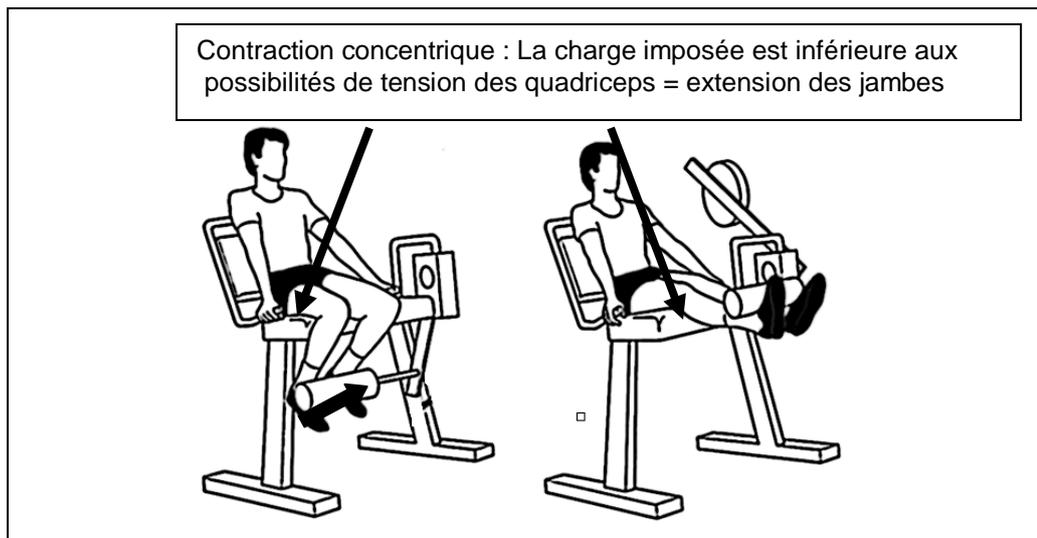


Figure 16 : Cas d'une contraction concentrique : Tension musculaire > à la charge externe

Il y a alors déplacement dans le sens où le muscle développe sa tension. La contraction est dite *anisométrique concentrique* ou *miométrique*, c'est à dire qu'il y a rapprochement des insertions musculaires. Les exemples types sont les flexions des membres avec ou sans charges additionnelles (figure 16) ou bien la traction des membres supérieurs pour amener le menton au dessus d'une barre fixe.

Dans ce cas la FORCE exercée par le muscle est le produit de la masse déplacée (M) par l'accélération (A)

$$F \text{ (N)} = M \text{ (kg)} \times A \text{ (m.s}^{-2}\text{)}$$

N : est le newton, unité de mesure de la force.

Lorsque la charge est déplacée, il y a travail. Le travail est défini comme le produit de la force (F) par la distance (d) sur laquelle elle est appliquée

$$T \text{ (J)} = F \text{ (N)} \times d \text{ (m)}$$

J : est le joule, l'unité de mesure du travail.

Le travail (T) réalisé par unité de temps donnée (t) définit la puissance. La puissance (P) est le rapport du travail (T) sur le temps (t) mis pour le réaliser :

$$P \text{ (W)} : \frac{T \text{ (J)}}{t \text{ (s)}}$$

W : est le watt, l'unité de mesure de la puissance.

Comme le travail est le produit de la force par la distance, la puissance peut aussi s'écrire

$$P (W) : \frac{W}{t} = \frac{F \cdot d}{t}$$

Comme d'autre part, le rapport de la distance (d) sur le temps (t) définit la vitesse

$$V (m \cdot s^{-1}) = \frac{d (m)}{t (s)}$$

La puissance peut donc être définie aussi comme le produit de la force (F) par la vitesse (V)

$$P (W) = \frac{W}{t} = \frac{F \cdot d}{t} = F \cdot V$$

A la limite, dans tout mouvement humain, la vitesse de déplacement peut être considérée comme un indice de puissance lorsque la force déployée ne peut être mesurée mais est supposée constante.

Troisième cas (figure 17) : La tension musculaire est inférieure à la charge extérieure
 $T. \text{ musc.} < Ch. \text{ ext.}$

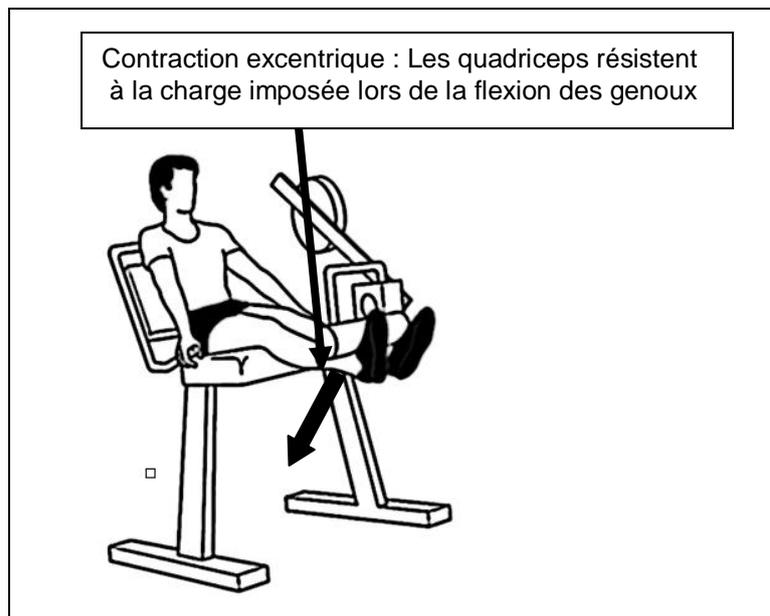


Figure 17 : Contraction excentrique : La tension maximale musculaire < à la charge externe

Il y a déplacement dans le sens opposé où le muscle exerce sa tension (le muscle essaie sans succès de "résister" à la force extérieure). Le mouvement est réalisé avec éloignement des deux extrémités opposées du muscle. Dans ce cas il y a contraction *anisométrique excentrique* ou en allongement parfois appelé pliométrique.

Par exemple, lorsque quelqu'un tire sur votre avant bras fléchi et qu'il réussit à ouvrir l'angle formé par votre coude alors que vous résistez (figure 17) ou bien lorsque vos membres supérieurs résistent

en descendant après une traction à la barre fixe.

RESUME

La contraction isométrique, (sans déplacement), correspond à la production d'une force.

La contraction anisométrique avec raccourcissement (concentrique) ou avec allongement (excentrique) implique un déplacement qui peut être exprimé en terme de travail et de puissance.

2.2 Conditions expérimentales

Les principes biomécaniques qui sous-tendent la plupart des études expérimentales sur la ou les réactions musculaires à une ou plusieurs stimulations, procèdent le plus souvent des définitions qui viennent d'être proposées.

Leur analyse distingue généralement sept niveaux d'étude :

- 1 - le sarcomère ou la fibre isolée
- 2 - le muscle isolé
- 3 - le muscle "in situ"
- 4 - le mouvement isolé comme celui de la flexion du coude
- 5 - plusieurs mouvements sériés comme la flexion-extension-rotation de l'avant bras sur le bras
- 6 - un geste technique isolé : comme les actions du membre supérieur dans le lancer du javelot
- 7 - une technique entière comme les actions sériées intervenant dans la course d'élan, l'armer du bras et le lancer du javelot

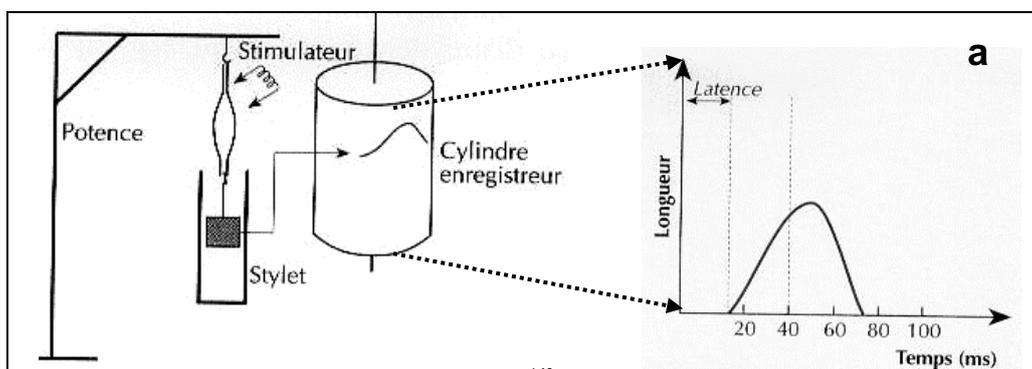
Dans le présent chapitre, nous n'envisagerons que les principes physiologiques permettant de comprendre les trois premiers niveaux.

Les outils expérimentaux

L'étude de la réponse du sarcomère, de la fibre musculaire ou d'un muscle isolé à une ou plusieurs stimulations, utilise le plus souvent un appareillage spécifique appelé myographe. Le myographe permet de transcrire sur un graphe les mouvements ou les forces enregistrées par des capteurs de force, de longueur ou par des techniques utilisant le rayon laser.

Deux techniques expérimentales sont les plus utilisées

- soit une des extrémités de la fibre ou du muscle est fixée et l'autre est affectée d'une charge que l'on peut faire varier (figure 18 a) ; En fonction de cette charge, on étudie la longueur de contraction ou d'étirement de la fibre ou du muscle (tension anisométrique, concentrique ou excentrique) consécutive à un stimulus unique ou à une suite de stimuli plus ou moins rapprochés
- soit les deux extrémités de la fibre ou du muscle sont fixes ; seule la force isométrique est étudiée en fonction d'un ou plusieurs stimuli (figure 18b)



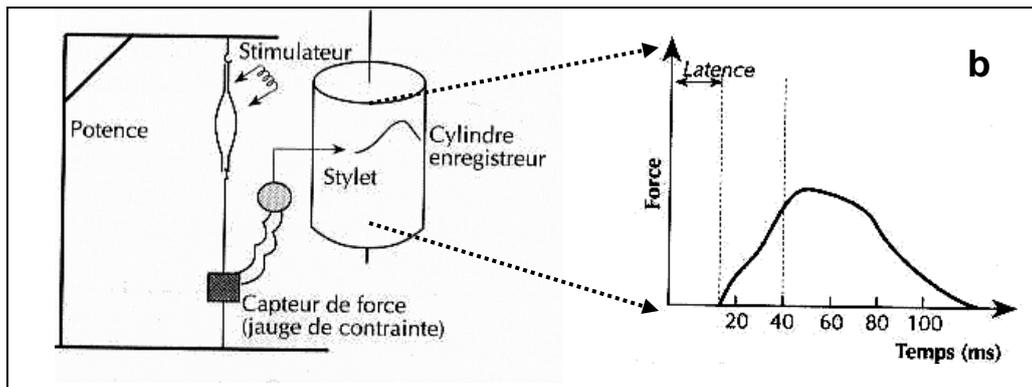


Figure 18 :

- * un stimulus unique donne une réponse élémentaire appelée *secousse musculaire*.
- * une suite de stimuli suffisamment rapprochés donne une réponse dans laquelle les secousses élémentaires fusionnent entre elles pour former un *tétanos*.

1.2.2. Relation entre un seul stimulus et la réponse musculaire : La secousse musculaire

a) Réponse d'une fibre isolée.

La réponse mécanique de la fibre musculaire à un seul stimulus est la secousse musculaire. Elle ne correspond jamais aux conditions physiologiques du fonctionnement du muscle mais permet d'étudier expérimentalement les effets biomécaniques isolés.

Cette secousse se caractérise par la chronologie de trois périodes (figure 19) : une période de latence consécutive à la stimulation, une période de contraction et une période de relâchement.

La période de latence est la durée qui se situe entre le stimulus initial et le début du raccourcissement. Cette période, très brève, varie entre 1 et 10 millisecondes selon la nature des fibres considérées. Elle est plus courte avec les fibres de type II (fibres rapides) qu'avec les fibres de type I (fibres lentes). La période de latence correspond à la durée nécessaire pour transmettre les effets du stimulus à travers toute la fibre (parcours du potentiel d'action membranaire sur toute la surface du sarcolemme).

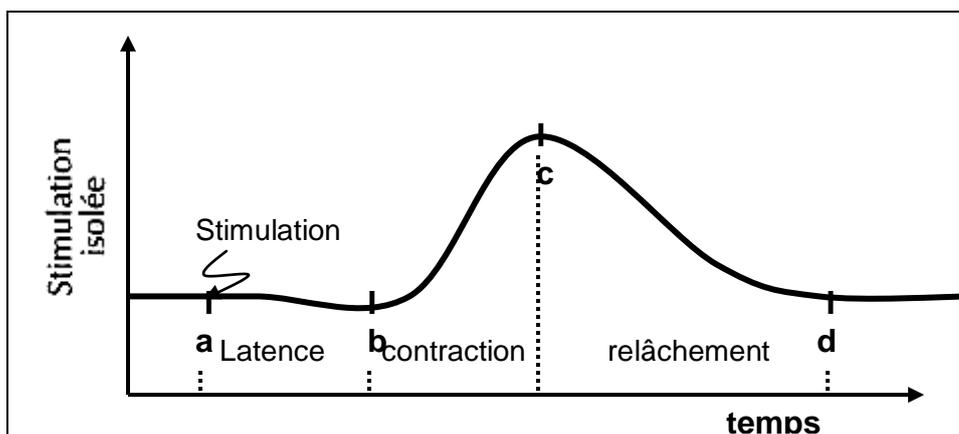


Figure 19 : Les différentes phases d'une secousse musculaire

La période de contraction, plus longue, peut varier entre 7 et 70 millisecondes selon les fibres sollicitées. Elle se traduit par une tension qui augmente rapidement jusqu'à un maximum qui correspond à l'interaction du plus grand nombre de myofilaments d'actine et de myosine. L'importance de la contraction dépend de la concentration du calcium libéré dans la fibre, du pouvoir ATPasique de la tête des molécules de myosine et du nombre de myofilaments de la fibre stimulée. Ces caractéristiques traduisent la nature rapide ou lente des fibres musculaires. Les fibres rapides se contractent plus vite et plus puissamment, ces aspects seront étudiés au chapitre suivant.

La période de relâchement, de loin la plus longue, se prolonge sur une durée trois fois supérieure à celle de la contraction. Cette période correspond au retour du calcium dans le réticulum sarcoplasmique et les citernes ainsi qu'à la cessation progressive des interactions des filaments d'actine et de myosine.

L'aspect « progressif » des parties de la courbe qui représente graphiquement les différentes périodes de la secousse s'explique par le rôle d'amortisseurs joué par les éléments élastiques et aqueux propres à la fibre (figure 20). Outre le pouvoir contractile des myofilaments, il ne faut pas oublier que leurs glissements respectifs sont réalisés grâce à l'élasticité de l'articulation située entre la tête et la queue de la molécule de myosine. De plus, l'enveloppe de la fibre, le sarcolemme ainsi que le milieu aqueux : le cytoplasme dans lequel baignent les éléments intracellulaires, sont autant "d'amortisseurs" qui absorbent les effets brutaux de la contraction mécanique.

Autrement dit, la fibre musculaire est dotée de "moteurs contractiles" dont les effets sont amortis par les éléments élastiques ce qui rend plus harmonieuse la transmission des tensions développées et protège le tissu musculaire des éventuelles elongations et déchirures que pourraient entraîner des contractions trop brutales.

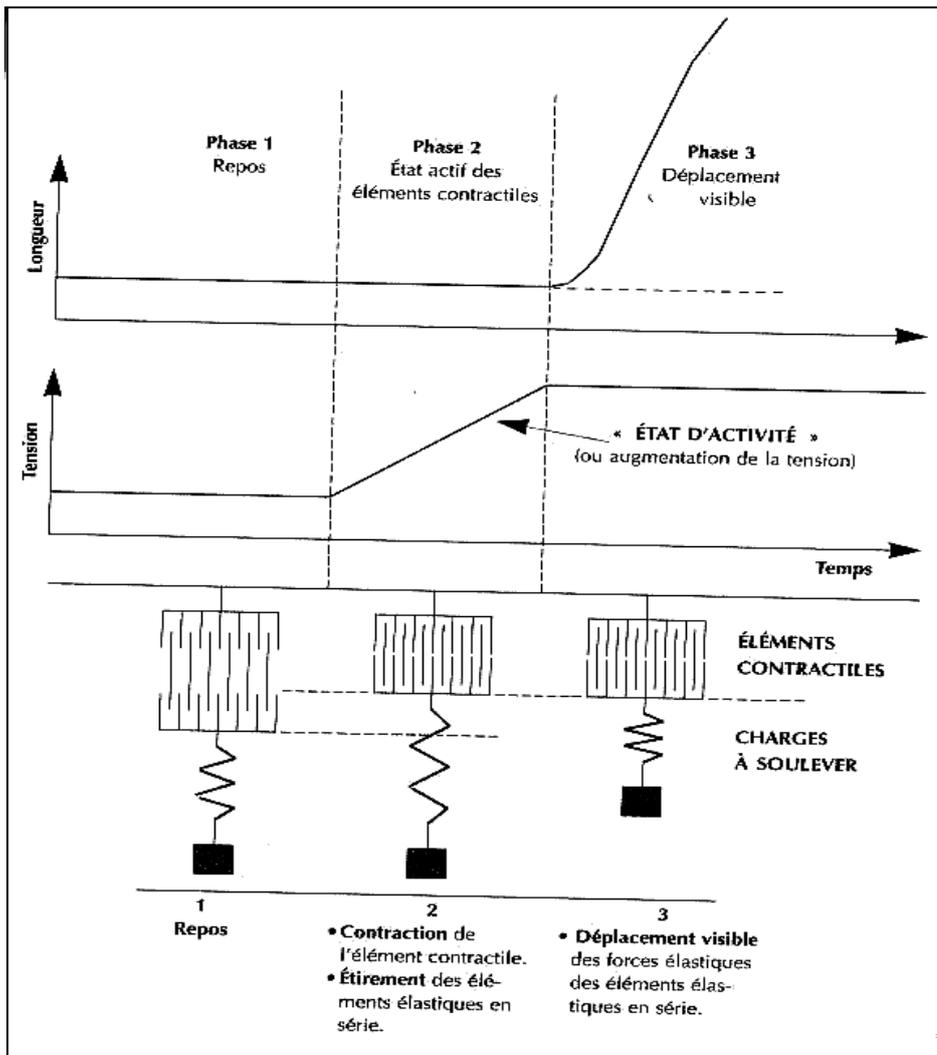


Figure 20 : Rôle d'amortisseur des éléments élastiques lors d'une secousse musculaire. La tension précède le changement de longueur du muscle

Les actions conjuguées des caractéristiques contractiles et élastiques sont amplifiées au niveau du muscle entier. Leur étude a fait l'objet de nombreuses modélisations. Parmi celles-ci le schéma proposé par Hill est le plus classiquement retenu (figure 21).

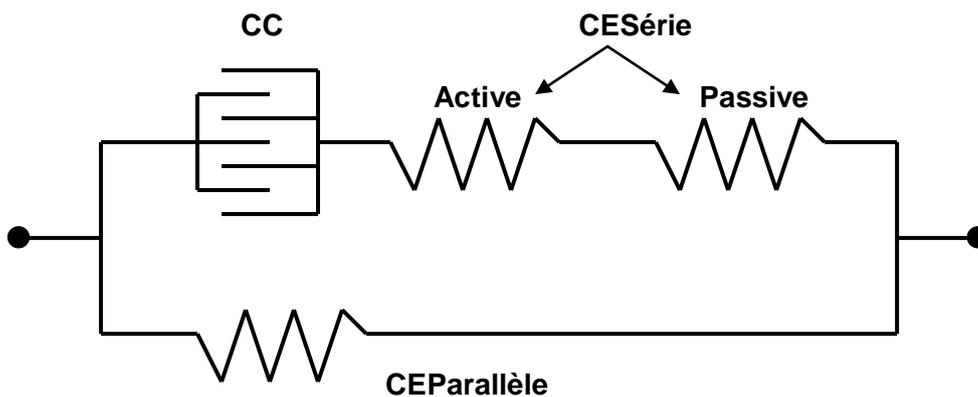


Figure 21

b) Réponse d'un muscle isolé.

A l'image d'un ressort que l'on peut comprimer ou étirer, le muscle peut se déformer et retrouver ensuite sa forme initiale. Cette qualité *d'élasticité* constitue la troisième caractéristique du muscle. Les deux autres précédemment étudiées étant : *l'excitabilité et la contractilité*.

Pour expliquer leur rôle respectif et leurs interactions lors de diverses stimulations électriques, Hill, proposa de modéliser le muscle en plaçant les structures élastiques en série (en continuité) et en parallèle par rapport aux structures contractiles (figure 21). Il s'agit respectivement : des ponts d'union de l'actine et de la myosine, des stries Z et des tendons qui s'intercalent entre le «moteur contractile» et les points d'insertion osseux, ils sont donc placés en série alors que le sarcolemme, le cytosquelette, les milieux aqueux les gaines conjonctives et les différentes aponévroses, entourent le moteur contractile et se rejoignent au niveau des tendons, ils sont donc placés en parallèle.

Quel rôle jouent ces différentes structures lors de la contraction musculaire ?

Le schéma de Hill en permet une meilleure compréhension

1 - Survenue de la stimulation

Entre le début de la stimulation et le début de la réaction du muscle existe un temps de latence qui inclut à la fois la durée nécessaire à la transmission du potentiel d'action membranaire aux éléments contractiles et l'inertie nécessaire pour vaincre le "frein" que déterminent les éléments élastiques.

Alors que les éléments contractiles sont dans un état dit "état actif " le résultat visible de la contraction n'est pas perceptible. Les éléments élastiques étirés n'ont pas encore transmis la tension à la pièce du squelette sur laquelle s'insère le muscle ou dans le modèle expérimental de Hill, à la charge à soulever (phase 2 de la figure 20). Puis, progressivement la mise en jeu des éléments contractiles entraîne un allongement des éléments élastiques, freiné par les éléments visqueux, ce qui explique sur le graphique, la montée en courbe oblique de la période de contraction du muscle.

2 - Fin de la stimulation : le relâchement

Lorsque les éléments contractiles se relâchent, la mise en tension des éléments élastiques n'est pas terminée si bien que la totalité de la tension contractile n'a pas été transmise aux tendons.

D'autre part, en raison de ces mêmes éléments visqueux, le relâchement des éléments contractiles n'entraîne qu'avec retard le raccourcissement des éléments élastiques.

Ensemble, ces éléments permettent de comprendre comment le phénomène contractile est amorti au niveau du tendon, lui assurant ainsi une protection contre des effets mécaniques trop brusques de contractions musculaires très intenses.

3- Persistance des stimulations : sommation et téтанos.

Si une deuxième ou plusieurs autres stimulations sont appliquées lorsque les éléments élastiques sont encore étirés, le muscle étant encore dans son état actif, la transmission de la

tension contractile aux pièces du squelette sera proportionnellement plus importante : l'amplitude de la secousse augmentera en conséquence (figure 22).

En appliquant ce raisonnement aux stimulations rapprochées ultérieures, on aboutit à un état de contraction sans relâchement défini *tétanos* à partir duquel l'intégralité de la tension contractile est transmise aux pièces du squelette sur lesquelles s'insère le muscle.

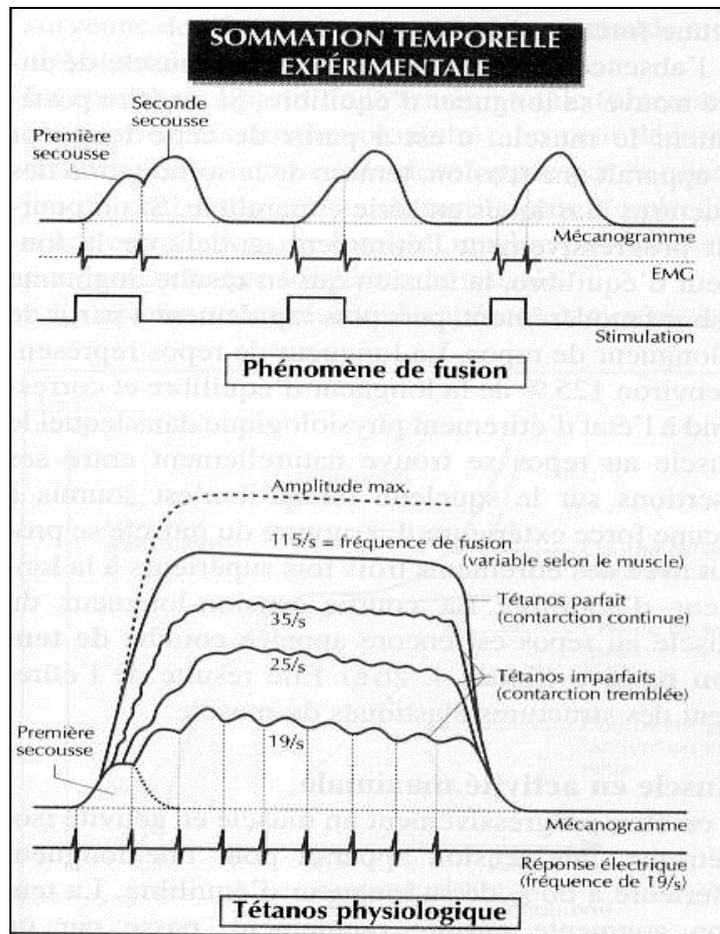


Figure 22 : Phénomène de sommation des effets de deux (figure du haut) ou de plusieurs stimuli rapprochés. Lorsque le deuxième stimulus survient avant la fin de la réponse musculaire, il y a sommation des deux secousses : l'amplitude et la durée de la secousse résultante sont plus importantes. Lorsque plusieurs stimuli sont très rapprochés la fusion et la sommation des secousses entraînent la formation d'un tétanos.

Conséquences :

L'élasticité du muscle remplit trois fonctions principales

1 - En exerçant en permanence une légère tension sur le muscle, définie : *longueur de repos* L_0 , elle «prépare le terrain à la contraction». Elle permet effectivement ainsi de diminuer son temps de latence et d'en augmenter sa force. La tension exercée sur le muscle est mise en évidence lorsque le tendon est sectionné. Le muscle se rétracte alors entre 10 et 20 % de sa longueur de repos et adopte une nouvelle longueur définie : *longueur d'équilibre*. Le cas accidentel le plus spectaculaire est celui de la rupture complète du tendon d'Achille dans lequel le mollet remonte vers l'articulation du genou.

2 - En amortissant et en tempérant les variations brutales que pourrait provoquer la contraction, l'élasticité protège aussi le muscle et les tendons contre les risques d'élongation, de déchirure et de rupture.

3 - Enfin, en emmagasinant et en restituant de l'énergie, l'élasticité musculaire potentialise les effets du moteur contractile. En effet, pour une même dépense d'énergie chimique, un muscle préalablement étiré produit plus de travail, et est susceptible de développer une puissance plus importante, il améliore donc son rendement mécanique.

RESUME

La secousse musculaire est la réponse de la fibre à une seule stimulation, situation qui ne correspond jamais aux conditions physiologiques du fonctionnement du muscle mais permet expérimentalement d'étudier les effets biomécaniques isolés de la fibre et d'ouvrir de nouvelles perspectives de compréhension de l'action du muscle entier.

La secousse se caractérise par la chronologie de trois événements : les périodes de latence, de contraction et de relâchement dont les durées respectives dépendent de la nature rapide ou lente de la fibre concernée. Ces trois événements sont liés à l'action conjuguée des trois caractéristiques du muscle: 1-électrique pour permettre la propagation de la stimulation aux éléments contractiles de la fibre, 2-mécanique par l'interaction des myofilaments d'actine et de myosine et 3- élastique pour transmettre en les amortissant les effets mécaniques de la contraction aux pièces osseuses sur lesquelles le muscle s'insère.

Les éléments contractiles élastiques et visqueux sont placés en série ou en parallèle suivant un modèle expliquant le fonctionnement biomécanique du muscle : modèle proposé par Hill.

c) Quelques causes de variation

La grande variété des durées des périodes de latence, de contraction et de relâchement s'explique par l'action conjuguée de plusieurs facteurs : de la nature de la fibre musculaire et du motoneurone α qui l'innerve ; de la température ; des conditions de fatigue ; de l'âge du sujet et des hormones qui contrôlent l'activité musculaire.

- La nature des unités motrices est déterminante. Les unités motrices à fibres blanches se contractent beaucoup plus rapidement et la tension qu'elles exercent est plus puissante que celle exercée par les unités motrices à fibres rouges. (Cf chapitre suivant)

- La température du muscle peut considérablement modifier l'activité ATPasique de la myosine et influe donc sur la rapidité et la puissance de la contraction. Cet aspect explique la nécessité de bien s'échauffer avant une compétition, et explique en partie aussi pourquoi les athlètes vivant en pays chauds ont plus de difficultés à réaliser leur meilleure performance dans les pays à climat plus froid, surtout lorsqu'il s'agit de performances nécessitant la plus grande puissance musculaire.

- La fatigue musculaire résultant d'une sollicitation répétée d'un même muscle ou d'un même groupe de muscles, entraîne une modification biochimique locale due à la baisse des réserves énergétiques, à l'augmentation des métabolites, à la baisse du pH ⁽¹⁾ du milieu. La perturbation de l'homéostasie induit une baisse d'efficacité des réactions biochimiques dont dépend la contraction, ce qui allonge d'autant la durée de la secousse.

⁽¹⁾ Le pH exprime la concentration des ions hydrogène (ou protons H⁺) dans un milieu. Plus le pH s'abaisse en dessous de 7, plus la concentration des protons H⁺ est élevée et plus le milieu est acide

- Avec l'âge certaines sécrétions hormonales comme la sécrétion des hormones thyroïdiennes, surrénaliennes (catécholamines et cortisol) et sexuelles (testostérone chez les hommes, progestérone chez les femmes) diminuent très sensiblement, ce qui interfère sur la vitesse de la secousse. Cet effet peut cependant être retardé par une activité physique maintenue même à un âge avancé.

1.2.4. Relations entre plusieurs stimuli et la réponse musculaire : le téтанos

Bien que la secousse musculaire soit la manifestation élémentaire de la propriété contractile du muscle, il convient de remarquer que physiologiquement, elle ne se produit jamais isolément. Comme elle dépend des potentiels d'action provenant du système nerveux central, et que la survenue en "salves" de ceux-ci représente le message codé de la commande motrice, c'est l'addition des réponses mécaniques qui est à l'origine du mouvement. La réponse mécanique du muscle à plusieurs stimuli rapprochés correspond à un phénomène de sommation dont les caractéristiques dépendent de la fréquence ⁽¹⁾ de la stimulation.

Lorsque deux ou plusieurs stimulations sont suffisamment rapprochées les unes des autres, leurs effets sur le muscle fusionnent pour donner naissance à une seule secousse de durée et d'amplitude plus importantes que la secousse isolée. C'est ce phénomène qui est désigné sous le nom de *sommation* (figure 22).

Physiologiquement, la sommation s'explique par la différence des durées du potentiel d'action et de celle de la secousse musculaire qui lui fait suite. Le potentiel d'action dure environ 1 à 2 millisecondes et est terminé avant-même que n'apparaisse l'augmentation de la force produite par le muscle. Comme la secousse musculaire subséquente peut durer plusieurs dizaines de millisecondes (100 à 150 ms), on comprend que la décharge d'un nouveau potentiel d'action se produise au cours même d'une d'une des phases de cette secousse. Lorsqu'un grand nombre de secousses élémentaires fusionnent, selon la fréquence des influx nerveux qui en sont à l'origine, la sommation de leurs effets augmente jusqu'à atteindre une tension en plateau appelée *tétanos*.

Si la fréquence est basse, c'est à dire si l'intervalle entre les différentes stimulations est suffisamment important pour que chacune d'entre elles arrive au cours du relâchement de la secousse précédente, on obtient un plateau irrégulier ou *tétanos imparfait* (figure 22).

Le téтанos imparfait n'est obtenu que dans des conditions expérimentales. Physiologiquement, les fréquences des potentiels d'action sont toujours élevées (entre 30 et plus de 100 par seconde selon le motoneurone concerné) de telle sorte que les secousses musculaires fusionnent complètement pour former un plateau régulier ou *tétanos parfait* (figure 22).

⁽¹⁾ Fréquence = Nombre de stimuli par unité de temps. L'unité de mesure de la fréquence est le hertz.

RESUME

Lorsque plusieurs stimuli sont suffisamment rapprochés, les secousses musculaires élémentaires fusionnent pour former un tétanos.

* Le tétanos est dit imparfait lorsque les fréquences des stimuli choisies expérimentalement sont relativement basses ; les secousses élémentaires fusionnent alors imparfaitement, et sont toujours perceptibles.

* Le tétanos est dit parfait lorsque la fréquence des stimuli est suffisamment élevée, ce qui est toujours le cas dans l'organisme, pour obtenir une fusion en "plateau" définie comme tétanos physiologique. Les secousses élémentaires ne sont plus perceptibles.

Dans l'organisme le tétanos physiologique résulte de l'interaction de la fréquence des stimuli (phénomène électrique), du glissement des myofilaments contractiles (phénomène chimico-mécanique) et du rôle d'amortisseurs joué par les structures élastiques (phénomène élastique).

1.2.5. Relations entre la tension et la longueur du muscle

a)- Au niveau d'un sarcomère

L'importance de la tension développée par un seul sarcomère dépend directement de sa longueur et peut être reliée aux possibilités d'interactions des filaments d'actine avec ceux de myosine. (Figure 23).

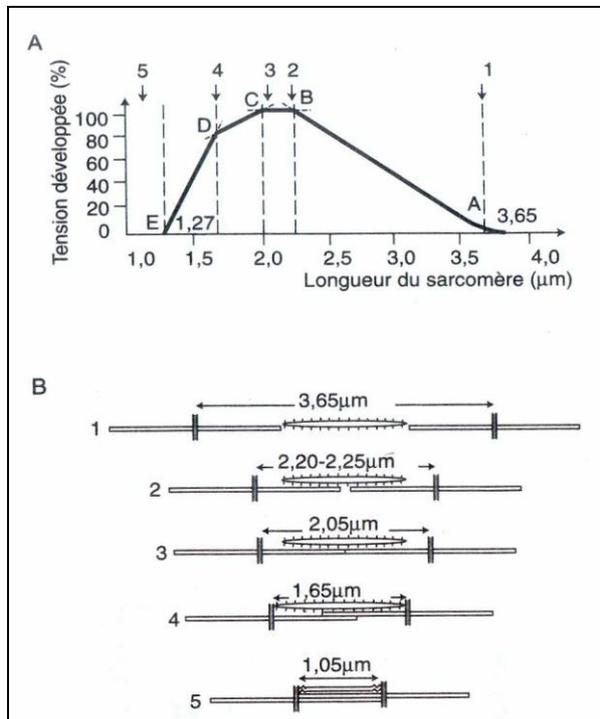


Figure 23 : Relation entre les positionnements des myofilaments entre eux et la force susceptible d'être développée par le sarcomère.

Lorsque, expérimentalement on étudie la longueur et la tension d'un sarcomère, il est possible d'établir une relation entre la tension développée et les différents niveaux de glissement des myofilaments entre eux.

* **Au repos**, les filaments d'actine chevauchent partiellement ceux de myosine. La longueur du sarcomère (environ 2,50 micromètres) est alors définie comme *longueur de repos* L_0 . A cette

longueur, lors d'une contraction isométrique la tension que le sarcomère peut développer correspond à environ 80 % de ses possibilités de tension maximale.

* **Lorsque le sarcomère est raccourci** à une longueur comprise entre 2,25 et $2\mu\text{m}$, le maximum de "ponts d'union" actine-myosine s'établit et la tension que peut exercer le sarcomère lors d'une contraction isométrique atteint sa valeur maximale. Au-dessous de $2\mu\text{m}$ (le sarcomère est de plus en plus raccourci), les filaments d'actine commencent à se chevaucher, entraînant une diminution du nombre de ponts d'union susceptibles d'être formés. Comme moins de ponts d'union "tirent" sur les filaments d'actine, moins de tension peut-être développée. Ainsi la tension décroît jusqu'à environ 85 % de son maximum correspondant à une longueur de $1,65\mu\text{m}$. A partir de cette longueur les filaments épais de myosine entrent en collision avec les stries Z ; la tension s'effondre jusqu'à devenir nulle pour une longueur de raccourcissement de $1,25\mu\text{m}$ environ.

* **Lorsque le sarcomère est étiré** la tension diminue parallèlement à la diminution du nombre de ponts d'union capables de se former et ce, jusqu'à une longueur de $3,65\mu\text{m}$ à laquelle le sarcomère est tellement étiré que plus aucun pont d'union ne peut être formé. A cette longueur d'étirement la tension est nulle.

RESUME

Lors de contractions isométriques, les tensions que peut développer un sarcomère dépendent du nombre de ponts d'union susceptibles d'être formés entre les myofilaments d'actine et de myosine. Les tensions les plus importantes sont obtenues avec un niveau optimal de longueur du sarcomère compris entre 100 et 110% de sa longueur de repos (L_0). Les limites entre lesquelles une tension peut être développée se situent entre 50 et 175% de la longueur de repos.

b)- Au niveau d'un muscle isolé

La même relation tension-longueur est obtenue avec le muscle entier isolé :

Muscle au repos : En l'absence de toute stimulation, un muscle désinséré trouve à sa *longueur d'équilibre*. Si on étire passivement le muscle, c'est à partir de cette longueur qu'apparaît une tension élastique témoin de la sollicitation des structures élastiques en série et en parallèle. Si l'on poursuit progressivement l'étirement au-delà de la longueur d'équilibre, la tension qui en résulte augmente d'abord modérément, puis plus rapidement à partir d'une longueur définie comme *longueur de repos*. La longueur de repos représente environ 125 % de la longueur d'équilibre et correspond à l'état d'étirement physiologique dans lequel le muscle au repos se trouve naturellement entre ses insertions sur le squelette lorsqu'il n'est soumis à aucune force extérieure. La rupture du muscle se produit avec des étirements trois fois supérieurs à la longueur d'équilibre. La courbe tension-longueur du muscle au repos est encore appelée *courbe de tension passive*. (Figure 24, courbe A). Elle résulte de l'étirement des structures élastiques du muscle.

Muscle en activité maximale . Si on étire progressivement un muscle en activité isométrique, une tension apparaît pour une longueur inférieure à 60 % de sa longueur d'équilibre. La tension augmente ensuite rapidement, passe par un maximum lorsque le muscle est étiré à sa longueur de repos (125 % de sa longueur d'équilibre) et décroît avant de devenir nulle pour une

longueur double de la longueur de repos. La courbe résultant de cette condition expérimentale est définie : *courbe de tension active* (Figure 24, courbe B) Elle traduit la mise en jeu des éléments contractiles en accord avec l'hypothèse des tensions développées selon le niveau d'étirement des sarcomères et du nombre de ponts d'union formés entre l'actine et la myosine.

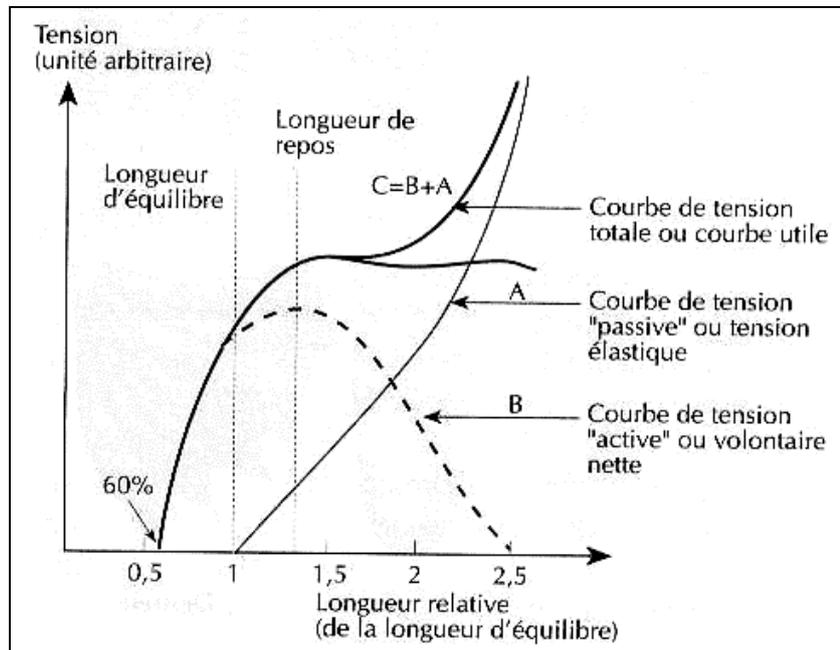


Figure 24 :

Conséquences physiologiques

- Lors de contractions volontaires, les tensions susceptibles d'être développées résultent de l'addition des tensions passives et actives qui, elles-mêmes, dépendent de la longueur d'étirement du muscle sollicité.

- La courbe de *tension totale* définie aussi : *courbe utile* (figure 24 courbe C), correspond aux différentes tensions que le muscle isolé est susceptible de développer à différents niveaux de son étirement lors de la survenue de stimulations comme la commande motrice volontaire par exemple.

Inversement, à partir de la tension totale (obtenue par contraction maximale volontaire) on peut déduire la tension active nette (celle développée par la mise en jeu du seul "moteur" contractile) par simple différence entre la tension totale et la tension passive correspondant à chaque longueur du muscle.

- La courbe utile présente les mêmes caractéristiques que la courbe active : elle prend naissance à partir d'une longueur du muscle correspondant à 60 % de sa longueur d'équilibre, augmente linéairement avec l'augmentation de la longueur du muscle jusqu'au moment où la longueur d'équilibre est atteinte.

- Puisque la tension élastique ne prend naissance qu'à partir de cette longueur, on peut déduire que pour toute longueur du muscle inférieure à la longueur d'équilibre, seule la sollicitation des structures contractiles du muscle est à l'origine des tensions développées.

- A partir de la longueur d'équilibre, interviennent de façon complémentaire les structures contractiles et élastiques : la courbe tension-longueur utile augmente jusqu'à un maximum qui résulte du plus grand nombre de ponts d'union d'actine et de myosine formés. *In vivo*, le

maximum de tension utile est obtenu à la longueur de repos physiologique du muscle entre ses insertions sur le squelette. Ensuite elle décroît très rapidement de façon proportionnelle aux nombres de ponts d'union d'acto-myosine qui peuvent être formés.

En conséquence les longueurs limites d'étirement entre lesquelles une tension peut être exercée par le muscle sont très importantes : de 60 à 140 % de sa longueur d'équilibre, ce qui correspond environ entre 48 et 112 % de sa longueur de repos. Or *in vivo*, l'étendue de variation de la longueur des muscles squelettiques n'excède guère 30 % de leur longueur de repos et s'avère même habituellement inférieure à cette limite fonctionnelle.

- Ainsi, même dans le cas de la flexion-extension complète d'une articulation à grand angle d'ouverture comme celle du coude, les muscles sollicités sont tout à fait capables de produire une tension suffisante pour mobiliser les pièces osseuses sur lesquelles ils s'insèrent.

- Dans les conditions extrêmes d'ouverture ou de fermeture, une tension supérieure à 50 % de la tension maximale peut encore être développée, ce qui est largement suffisant pour mobiliser ou immobiliser cette articulation.

- Outre la longueur de repos, la tension exercée dans les conditions physiologiques fonctionnelles doit aussi tenir compte de la configuration ostéo-musculaire de l'articulation sur laquelle elle s'exerce.

RESUME

Les trois propriétés biomécaniques principales du muscle squelettique isolé sont l'extensibilité, l'élasticité et la contractilité.

L'étude de la complémentarité de ces trois propriétés permet de mieux comprendre les tensions développées par le muscle à différentes longueurs d'étirement ce qui s'avère indispensable pour bien gérer les exercices d'étirement et de musculation.

La tension totale développée pendant une contraction isométrique varie en fonction de la longueur du muscle. La tension totale résulte de l'action combinée de la tension passive et de la tension active.

La tension passive est déterminée par étirement du muscle relâché. Seules les structures élastiques sont sollicitées. La première tension passive se manifeste à une longueur du muscle définie : longueur d'équilibre. Cette longueur est celle qu'adopte le muscle au repos lorsque ses insertions sur le squelette sont sectionnées.

La tension active nette est calculée par la différence entre la tension totale résultant d'une contraction volontaire maximale, et la tension passive correspondant à chaque longueur du muscle. La tension active débute à une longueur équivalant à 60 % de la longueur d'équilibre du muscle, augmente rapidement pour atteindre son maximum pour une longueur appelée longueur de repos. Elle décroît rapidement ensuite pour toutes nouvelles longueurs d'étirement. La forme de la courbe ainsi décrite s'explique par le nombre de ponts d'union susceptibles d'être formés entre l'actine et la myosine.

Conséquence pratique : pour obtenir la tension maximale d'un muscle il est nécessaire de le faire contracter dans un état d'étirement sensiblement supérieur à celui de son état de repos physiologique. Cet état doit en outre tenir compte des leviers osseux et de l'angle le plus favorable de l'articulation sur laquelle agit le muscle concerné.

1.2.6. Relations entre tensions et types de muscle

La tension qu'un muscle peut exercer sur une articulation dépend aussi de la nature de ses fibres, de leurs formes et de leur orientation à l'intérieur du muscle.

a)- Tensions et nature des fibres

Selon le rôle dévolu aux différents muscles, leur constitution inclut un nombre plus ou moins important de fibres à contraction lente, peu fatigables ou de fibres à contraction rapide, beaucoup plus fatigables (Cf chapitre suivant). Les muscles dits posturaux qui assurent par exemple le maintien de la station debout : muscles profonds et muscles des gouttières vertébrales, présentent un très fort pourcentage de fibres à contraction lente. A l'opposé, les muscles moteurs et plus particulièrement les muscles qui permettent les mouvements très rapides comme ceux des doigts, ont un pourcentage plus élevé de fibres à contraction rapide.

En fonction de ces caractéristiques, muscles posturaux et muscles de la motricité rapide ne présentent pas les mêmes courbes tension-longueur. Contrairement aux muscles de la motricité rapide les muscles posturaux ne présentent pas une "plage" de tension maximale (L_0) très marquée. Celle-ci forme plutôt un large plateau à l'intérieur duquel la force maximale est indépendante de la longueur du muscle. Ces muscles sont donc capables de fournir une force importante pour des ouvertures articulaires peu importantes.

b)- Tensions, forme et orientation des fibres

La possibilité d'action d'un muscle sur une articulation est fonction de la longueur des fibres qui la composent. Cette longueur doit être au moins égale à environ 3 fois le raccourcissement nécessaire. Ainsi, pour obtenir une ouverture articulaire complète (180°) comme celle du coude, il est nécessaire que le segment mobile ne dépasse pas 25 % du segment fixe (figure 3.29).

C'est pour cette raison par exemple, que les ischio-jambiers dont la longueur des fibres qui constituent leur corps est trop courte pour assurer la flexion complète du genou, ne peuvent pas le fléchir lorsque la cuisse est en extension mais peuvent le faire lorsque le genou forme déjà un angle supérieur à 30°.

La longueur de la fibre intervient comme un des éléments importants de l'amplitude donnée à un mouvement. Les muscles longs et fusiformes constitués de fibres longues orientées parallèlement à l'axe longitudinal du muscle (biceps du bras, quadriceps de la cuisse, jumeaux de la jambe) sont particulièrement adaptés aux mouvements rapides et de grandes amplitudes. Les muscles courts aux fibres courtes souvent obliques ou torsadées (figure 3.30) sont plus particulièrement adaptés aux mouvements puissants mais de faibles amplitudes (muscles posturaux des gouttières vertébrales, des hanches et muscles soléaires).

L'orientation des fibres est donc un élément dont il faut aussi tenir compte pour expliquer la tension musculaire.

Quelle que soit la forme du muscle, la tension qu'il est susceptible de développer par cm^2 de surface de section se situe entre 39 et 59 newton (N). Un chiffre moyen de 50N est habituellement proposé.

Par surface de section il faut entendre surface de section physiologique, c'est à dire la somme des coupes perpendiculaires à l'axe longitudinal des myofibrilles. Ainsi pour les muscles fusiformes à fibres strictement longitudinales et parallèles à l'axe du muscle, la tension correspond au produit de la plus grande surface de coupe transversale du muscle et de la tension par cm^2 .

Par exemple un muscle de 10 cm^2 de surface de coupe est théoriquement capable de développer une tension de :

$$10 \times 50\text{N} = 500 \text{ N}$$

Par contre avec un muscle dont les fibres sont orientées obliquement par rapport à l'axe longitudinal (figure 3.31), il est nécessaire de mesurer la somme des surfaces de coupes prenant en compte toutes les myofibrilles (surfaces A1 et A2 de la figure 3.31) Si A1 représente 10 cm^2 et A2 8 cm^2 , la tension maximale du muscle s'élève alors à

$$(10 + 8) \times 50\text{N} = 900 \text{ N}$$

Ce muscle est donc plus puissant que le muscle fusiforme même si la masse musculaire est exactement identique.

1.2.7. Tensions et facteurs liés aux insertions du muscle par rapport à l'axe de rotation de l'articulation

L'aptitude d'un muscle à soulever une charge dépend de deux conditions majeures :

- de la section physiologique et de la nature des fibres qui la constituent ce que nous venons d'aborder,
- de la façon dont le muscle se situe par rapport à l'axe de rotation de l'articulation.

La force que doivent exercer les muscles sur les leviers osseux (ou force interne) pour soulever une charge dépend de la distance et de l'orientation de leurs insertions par rapport à l'axe de rotation de l'articulation.

Ensemble, muscle et leviers osseux forment un couple moteur dont l'efficacité est directement en relation avec l'angle formé par l'articulation.

L'effet mécanique résultant de leur interdépendance est défini comme *moment cinétique de l'articulation* qui résulte du produit de la force (F) exercée par le muscle à son point d'insertion, par la distance (L) de ce point par rapport au centre de rotation de l'articulation.

$$M = F \times L$$

Supposons deux cas de figure :

- Dans le premier une force F de 50 N est développée à partir de trois longueurs de levier (figure 3.31). $L_1 = 0,20 \text{ m}$; $L_2 = 0,30 \text{ m}$; $L_3 = 0,40 \text{ m}$

Les moments cinétiques respectifs seront :

$$M_1 = 50 \times 0.20 = 10 \text{ N.m}^{-1} ; M_2 = 50 \times 0.30 = 15 \text{ N.m}^{-1} \text{ et } M_3 = 50 \times 0.40 = 20 \text{ N.m}^{-1}$$

Ces valeurs seront les forces qui s'exerceront sur la clef inversement pour obtenir des moments cinétiques identiques mais avec une longueur de levier de 0,25 m, les forces à développer au niveau de la traction de la main seront respectivement

Le cytosquelette des fibres musculaires

Spécificité de la cellule musculaire

Les fibres musculaires doivent pouvoir résister aux forces générées par leur propre système contractile et à celles qu'elles subissent de l'extérieur. Ces forces s'exercent à la fois sur leur axe longitudinal et sur leur axe transversal. C'est un des rôles dévolus au cytosquelette que de transmettre les forces entre les différents compartiments de la fibre musculaire et d'assurer sa cohésion. Il constitue ainsi le lien entre l'appareil contractile et la matrice extracellulaire, en même temps qu'il participe à l'organisation de la fibre musculaire et qu'il contribue largement au maintien de son intégrité structurale et fonctionnelle.

D'un point de vue structural, le cytosquelette est un réseau complexe de filaments protéiques qui s'étend dans tout le cytoplasme de la cellule, c'est-à-dire, dans le cas de la fibre musculaire humaine, sur plusieurs centimètres de longueur. Quelque soit le type cellulaire, le cytosquelette est composé de trois familles de filaments : les filaments fins (filaments d'actine), les filaments épais (microtubules) et les filaments intermédiaires. D'un point de vue fonctionnel, le cytosquelette peut être subdivisé en plusieurs compartiments protéiques (Berthier et Blaineau 1997 ; Stromer 1998), ce qui permet de mieux cerner ses rôles, notamment le lien structure-fonction qu'il assure au niveau de la fibre musculaire (Small, Furst, et Thornell 1992) (figure 1.2). En particulier, la préservation de l'intégrité de la cellule musculaire malgré les forces qu'elle subit, notamment son intégrité membranaire, dépend de la relation de son cytosquelette avec la matrice extracellulaire, via la membrane, par l'intermédiaire des protéines qui y sont intégrées.

Dans l'optique de ce lien structure-fonction, le cytosquelette et les protéines qui lui sont associées peuvent être subdivisés en deux compartiments principaux (figure 1.2) :

- Le compartiment cytosquelettique myofibrillaire, comprend les connexions qui s'établissent à l'intérieur des myofibrilles (intramyofibrillaire) et entre les myofibrilles (intermyofibrillaire). Dans le cytosquelette intramyofibrillaire la titine, la nébuline, l' α -actinine, la tropomyosine et la troponine, participent par exemple au lien des filaments fins d'actine et des filaments épais de myosine et à la régulation de leurs déplacements. Les filaments intermédiaires, principalement composés de desmine, constituent le cytosquelette intermyofibrillaire qui sert de lien et de coordination mécanique entre les myofibrilles adjacentes.
- Le compartiment subsarcolemmal et transmembranaire est composé de protéines qui assurent la connexion des myofibrilles périphériques avec la membrane cellulaire (sarcolemme) et, grâce aux ponts qu'elles constituent (complexe dystrophine et protéines associées), via le sarcolemme, avec la matrice extracellulaire. Des domaines jonctionnels spécialisés sont ainsi constitués sur l'axe longitudinal de la fibre musculaire au niveau de la jonction myotendineuse et, sur son axe transversal,

au niveau des costamères (système vinculine-taline-intégrines) disposés régulièrement sur toute sa longueur.

La présence de structures déterminant la cohésion de la fibre musculaire sur son axe transversal en y impliquant les relations de la fibre avec la matrice extra-cellulaire, est aujourd'hui bien démontrée (Danowski et coll. 1992 ; Berthier et Blaineau 1997 ; Monti et coll. 1999 ; Passerieux et coll. 2006) : il s'agit principalement du complexe constitué par la dystrophine et ses protéines associées (Straub et Campbell 1997), principalement transmembranaire, et d'autres complexes protéiques se succédant régulièrement (séquences "costamériques") le long de la membrane cellulaire (Pardo, Siliciano, et Craig 1983). L'importance de ces systèmes protéiques pour la cohésion cellulaire, ainsi que pour la protection de la membrane cellulaire contre les dommages induits par la contraction musculaire elle-même, est illustrée par les découvertes de nombreuses physiopathologies résultant des déficits de plusieurs d'entre eux : les conséquences désastreuses de l'absence de dystrophine et des protéines qui lui sont associées, tant chez l'homme (Hoffman, Brown, et Kunkel 1987 ; Straub et Campbell 1997) que chez l'animal (Milner et coll. 1996), en fournissent la meilleure illustration (De La Porte, Morin, et Koenig 1999).

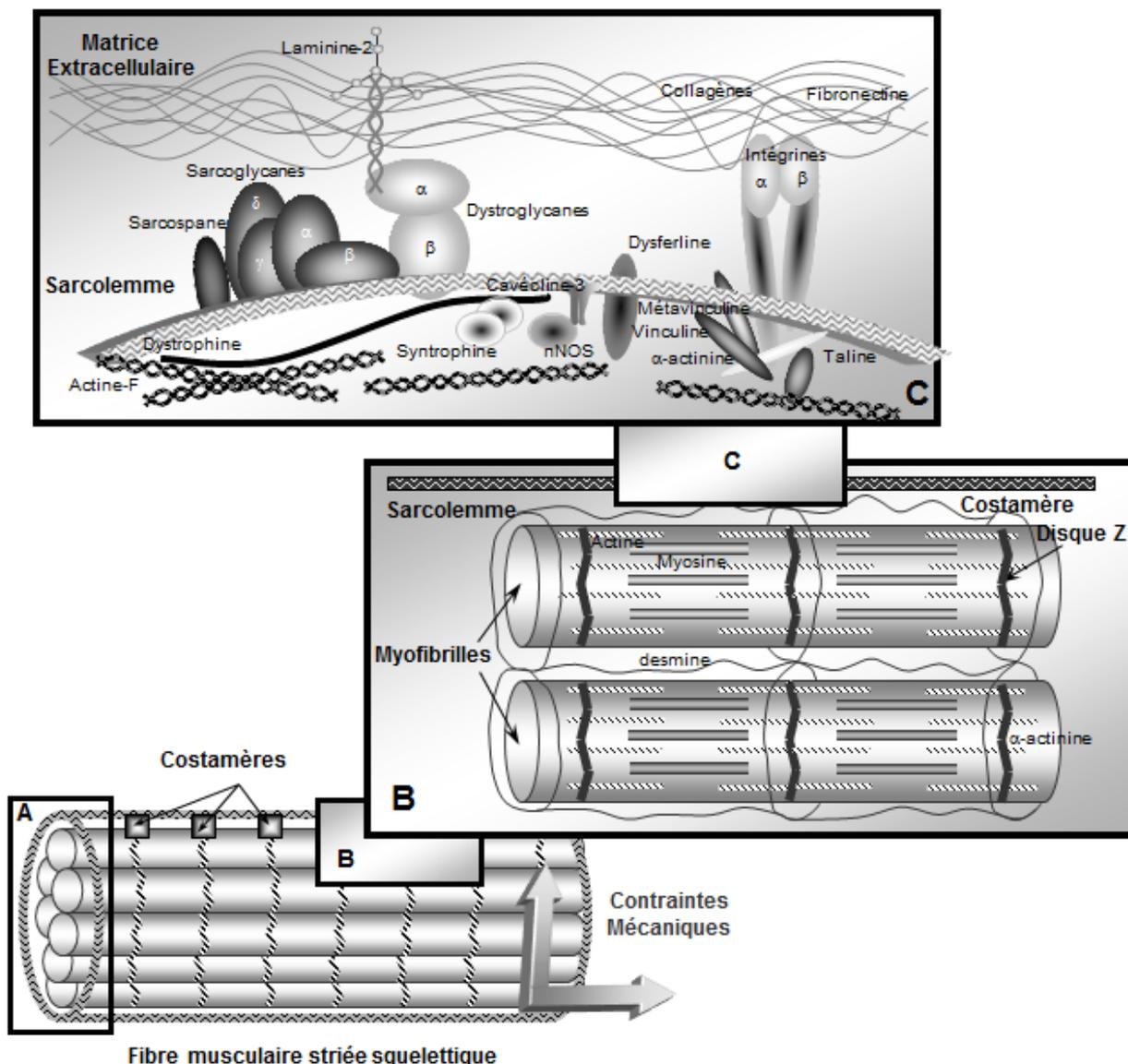


Figure 1.2 :

Schéma représentant les protéines des principaux compartiments impliqués dans la cohésion, la transmission des forces et le maintien de l'intégrité de la fibre musculaire. (A) La fibre musculaire qui génère et subit des forces, doit résister à des contraintes mécaniques à la fois sur son axe longitudinal et transversal.

(B) Plusieurs protéines du compartiment intra-sarcomérique (par exemple α -actinine et actine) et du compartiment péri-sarcomérique (par exemple desmine) participent à la cohésion de la myofibrille.

(C) Au niveau du compartiment subsarcolemmal et transmembranaire les protéines du complexe dystrophine - protéines associées (DAP), ainsi que les protéines des « costamères » (système vinculine-taline-intégrines), au niveau des lignes Z des myofibrilles périphériques, transmettent les forces des myofibrilles à la matrice extracellulaire via le sarcolemme, stabilisant la membrane cellulaire pendant l'activité. (Chopard et coll., *Faseb J* 19, 2005).

Cytosquelette et fonction musculaire

L'utilisation et la mise au point de méthodes de quantification, basées sur les séparations électrophorétiques et les immunodétections des protéines, ont permis de comparer les contenus en

protéines cytosquelettiques de muscles de profils fonctionnels et myotypologiques différents, tant chez le rat (Chopard et coll. 2000b ; Chopard, Pons, et Marini 2001 ; Chopard, Pons, et Marini 2002) que chez l'homme (Chopard et coll. 2005).

Les protéines du cytosquelette ne présentent pas, en général, de différences qualitatives majeures, entre les divers types de muscles et de fibres musculaires, mais il existe, par contre, des différences quantitatives marquées, qui vont dans le sens des différences morphologiques constatées. Les protéines du cytosquelette semblent contribuer de ce fait à l'adaptation des fibres musculaires aux contraintes fonctionnelles qu'elles ont à subir. Par exemple, cela se traduit chez le rat, par un contenu environ deux fois plus élevé en protéines du cytosquelette dans les fibres du soléaire (muscle postural) par rapport aux fibres de l'EDL (extensor digitorum longus, muscle phasique) (Chopard et coll. 2000b ; Chopard, Pons, et Marini 2001 ; Chopard, Pons, et Marini 2002). Chez l'homme, la comparaison des muscles soléaire (muscle postural) et vaste latéral (muscle mixte) fait apparaître un contenu plus élevé dans le vaste latéral de plusieurs protéines du cytosquelette (Chopard et coll. 2005). Ces différences soulignent donc que le cytosquelette, comme d'autres paramètres, participe à la spécificité fonctionnelle des fibres musculaires au sein d'un muscle ayant une fonction bien définie. C'est ainsi que l'architecture du soléaire montre, par rapport au vaste latéral, des fibres musculaires plus courtes, ainsi qu'un angle d'insertion des fibres sur le tendon plus grand : les fibres du soléaire développent ainsi des forces et des vitesses de raccourcissement plus faibles que celles du vaste latéral. La structure de la fibre musculaire, son cytosquelette, répondent donc aux nécessités fonctionnelles par une organisation structurale spécialisée. Aussi peut-on s'interroger sur la capacité du cytosquelette à s'adapter à des sollicitations fonctionnelles modifiées : les changements de la structure de la jonction myotendineuse (JMT) qui résultent de nouvelles demandes fonctionnelles suggèrent une large participation du cytosquelette à ces adaptations. Par exemple, au site de la JMT, 40% d'interface supplémentaire entre fibre musculaire et tendon sont dédiés à la transmission des forces dans le muscle rapide, par rapport au muscle lent, chez le poulet (Trotter et Baca 1987), et cette surface augmente, lorsqu'un muscle lent évolue vers un profil plus rapide, chez des rats soumis à l'inactivité (Roffino et coll. 1998). La taline (protéine intracellulaire qui participe à la relation entre fibre musculaire et matrice extracellulaire) est enrichie au site de JMT sous l'effet de la contrainte mécanique (Frenette et Tidball 1998), ce qui contribue à illustrer la corrélation qui peut exister entre le niveau de contrainte subi par un muscle et la concentration de certaines protéines du cytosquelette, aux sites spécialisés de la fibre musculaire.

Il est donc maintenant bien admis que le cytosquelette joue un rôle essentiel dans l'aptitude des fibres à résister aux contraintes mécaniques d'origine interne ou externe : aussi, les différences de contenu cellulaire des protéines du cytosquelette impliquées dans cette tâche (Patel et Lieber 1997 ; Monti et coll. 1999), pourraient indiquer une adaptation des fibres musculaires à la durée, l'intensité et la fréquence des contraintes mécaniques qui leur sont imposées.

1.3. Transmission des forces produites par la contraction

1.3.1 Le cytosquelette

Comme son nom l'indique, le cytosquelette constitue en quelque sorte le squelette de la cellule. Quelles que soient les formes de contraction et les forces générées, il maintient l'intégrité structurale et fonctionnelle de la fibre musculaire. En outre, il permet la transmission des forces entre les différents compartiments de la fibre musculaire, participe à sa structuration de la fibre musculaire, participe à sa structuration et constitue le lien entre l'appareil contractile et la matrice extracellulaire (figure 15). (MEC), étant capable de transmettre les forces entre ces différents éléments.

Le cytosquelette est constitué de plusieurs composants fonctionnels et structuraux de la cellule. Trois types de filaments participent à cette constitution : les filaments d'actine (filaments fins), les microtubules (filaments épais) et les filaments intermédiaires.

Par leur glissement entre les filaments épais constitués par l'agencement des molécules de myosine, les filaments d'actine sont à l'origine des mouvements;

Les microtubules, composés de monomères de tubuline, sont impliqués dans le trafic intracellulaire des vésicules ou dans la formation du fuseau mitotique (impliqué dans la mitose ou division cellulaire).

Enfin, les filaments intermédiaires, principalement composés de desmine et de protéines fibreuses apparentées, sont impliqués dans la résistance mécanique.

Dans le cadre d'une approche fonctionnelle, la distinction de plusieurs compartiments protéiques permet, dans le cadre d'une approche fonctionnelle, d'aborder plus clairement l'étude du cytosquelette des cellules musculaires, en illustrant mieux les liens structure-fonction au niveau de la fibre musculaire (figure 15).

- Le compartiment cytosquelettique myofibrillaire celui-ci comprenant les connexions qui s'établissent à l'intérieur des myofibrilles (intramyofibrillaire) et entre les myofibrilles (intermyofibrillaire).
 - Dans le cytosquelette intramyofibrillaire, il se rajoute aux filaments fins d'actine et épais de myosine, se rajoutent d'autres protéines structurales d'une abondance relative : titine, nébuline, α -actinine, tropomyosine et troponine (figure 15A), : responsables du lien des myofilaments à l'intérieur du sarcomère et de la régulation de leurs déplacements.
 - Le cytosquelette intermyofibrillaire (figure 15B) , correspondant aux filaments intermédiaires : il est et composé principalement de desmine, et joue un rôle de lien et de coordination mécanique entre les myofibrilles adjacentes.
- Le compartiment subsarcolemmal et transmembranaire concerne la connexion des myofibrilles périphériques avec la membrane cellulaire (sarcolemme) et, de manière indirecte, avec la matrice extracellulaire (MEC) (figure 15C) .

La présence de structures déterminant la cohésion de la fibre musculaire sur son axe transversal et impliquant les relations de la fibre avec la MEC, et qui sont impliquées, **dans** ce contexte, **dans** les

relations de la fibre avec la MEC, est aujourd'hui bien démontré. Il s'agit principalement du complexe constitué par la dystrophine et ses protéines associées et d'autres complexes protéiques se succédant régulièrement le long de la membrane cellulaire (syntrophine, sarcoglycane, distroglycane et laminine)

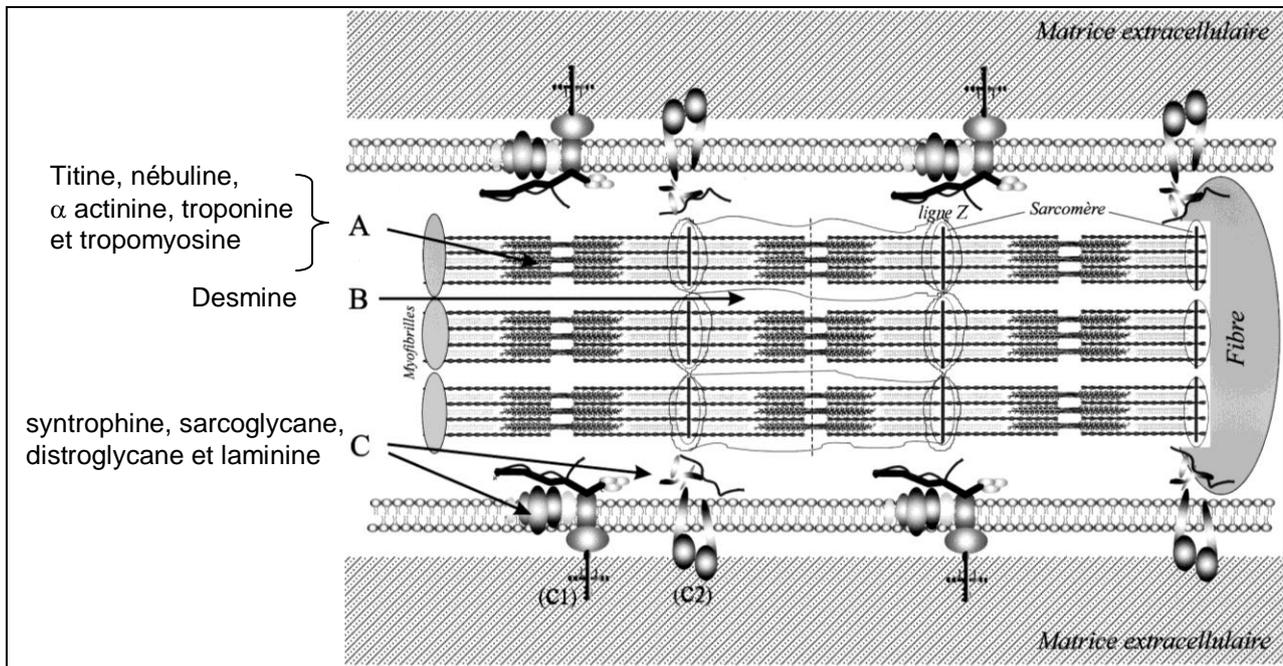


Figure 15 : Organisation du cytosquelette d'une fibre musculaire. On distingue d'une part le cytosquelette myofibrillaire : il est composé d'un compartiment intra-myofibrillaire (A) (protéines des sarcomères et des liaisons entre les sarcomères, et d'un compartiment inter-myofibrillaire (B) (protéines effectuant le lien entre les myofibrilles). On distingue d'autre part le compartiment subsarcolemmal et transmembranaire (C), constitué des protéines effectuant le lien entre les myofibrilles périphériques et la MEC via la membrane plasmique. Deux principaux complexes y sont représentés : le complexe de la dystrophine et des protéines associées (C1) et le complexe protéique des "costamères", en registre avec les lignes Z. (A. Chopard).

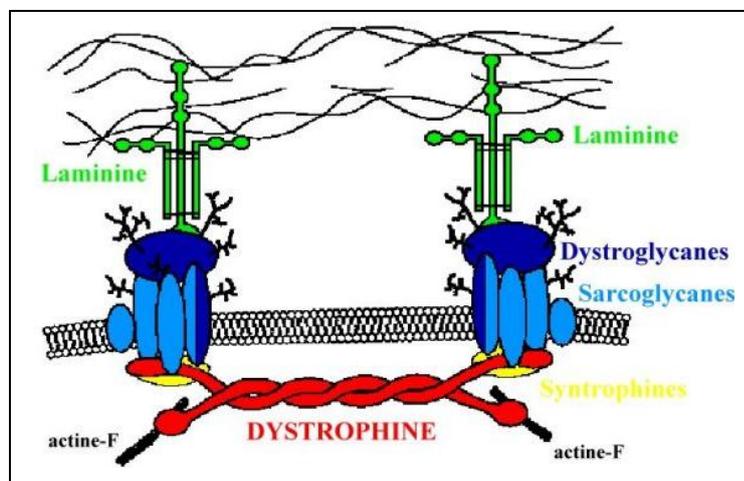


Figure 16 : compartiment subsarcolemmal et transmembranaire constitué du complexe de la dystrophine et des protéines associées : (syntrophine, sarcoglycane, distroglycane et laminine)

D'un point de vue qualitatif les protéines du cytosquelette ne présentent pas, en général, de différences majeures entre les différents types de muscles et de fibres musculaires. Par contre, il existe des différences quantitatives marquées, qui vont dans le sens des différences morphologiques constatées en fonction du type de fibres. De ce fait, ces protéines semblent contribuer à l'adaptation des fibres musculaires aux contraintes fonctionnelles qu'elles ont à subir. Par exemple, chez l'homme, la comparaison des muscles soléaire (muscle postural) et vaste latéral (muscle mixte) fait apparaître un contenu légèrement plus élevé en protéines du cytosquelette dans ce dernier, suggérant un renforcement de la structure du muscle le plus « stressé » ou le plus mécaniquement contraint.

Structure de la fibre musculaire et cytosquelette semblent donc répondre aux nécessités fonctionnelles par une organisation structurale spécialisée. On peut alors s'interroger sur la capacité du cytosquelette à s'adapter à des sollicitations fonctionnelles modifiées. Par exemple, les changements qui s'opèrent dans la structure de la jonction myotendineuse (JMT) reflètent la capacité structurale de la fibre musculaire à s'adapter aux demandes fonctionnelles et suggèrent une large participation du cytosquelette.

Sous l'effet des contraintes mécaniques, l'enrichissement de la taline (protéine intracellulaire qui participe à la relation entre fibre musculaire et MEC) au site de JMT sous l'effet de la contrainte mécanique, contribue à illustrer la corrélation qui peut exister entre le niveau de contrainte subi par un muscle et la concentration de certaines protéines aux sites spécialisés de la fibre musculaire. Il est aussi rapporté, au niveau de la JMT, que 40% d'interface supplémentaire entre fibre musculaire et tendon sont dédiés à la transmission des forces dans le muscle rapide, par rapport au muscle lent, surface qui augmente, lorsqu'un muscle lent évolue vers un profil plus rapide.

Résumé :

Il est donc maintenant bien admis que le cytosquelette joue un rôle essentiel dans le maintien de la cohésion des différentes structures des fibres musculaires et dans l'aptitude des fibres à résister aux contraintes mécaniques d'origine interne ou externe : aussi, les différences de contenu cellulaire des protéines du cytosquelette impliquées dans cette tâche pourraient indiquer une adaptation des fibres musculaires à la durée, l'intensité et la fréquence des contraintes mécaniques qui leur sont imposées

1.3.2. La jonction myotendineuse

Les forces générées par les myofibrilles sont transmises au squelette à la fois grâce au maintien de la cohésion des structures de la fibre assuré par le cytosquelette et grâce aux éléments non contractiles intra- et extracellulaires au niveau de la jonction myotendineuse par l'intermédiaire du tendon.

Les tendons sont des formations anatomiques interposées entre les muscles et les os. La jonction myotendineuse et la jonction ostéotendineuse présentent des caractères histologiques de transition. Le corps du tendon a une forme étroitement liée à la fonction qu'il doit exercer vis à vis du muscle dont il dépend. Pour remplir sa fonction, le tendon possède des structures satellites qui sont les gaines fibreuses, les gaines synoviales et les poulies de réflexion. Les fibres de collagène, qui représentent 70 à 75% du poids sec du tendon, sont groupées en

faisceaux serrés et, généralement, parallèles. Des facteurs mécaniques interviennent dans l'orientation des fibres. Les forces résultant de la croissance osseuse et de la contraction musculaire se transmettent d'une cellule à l'autre dans le sens longitudinal et orientent cellules et fibres parallèlement aux leviers squelettiques. L'irrigation du tendon est assurée par des vaisseaux venant du ventre musculaire, du périoste et des feuillets péri-tendineux. Les tendons sont innervés par des tronçons nerveux provenant soit des ramifications sensibles qui se répartissent dans la peau et les tissus conjonctifs profonds, soit du ventre musculaire. Cette organisation anatomique et neurosensitive permet au tendon d'assurer sa double fonction : transmission des tensions mécaniques générées par la contraction musculaire aux leviers squelettiques, et modulation de la motricité par l'intermédiaire des informations proprioceptives qu'il génère.

La jonction myotendineuse réalise l'union des myofibrilles avec les structures collagéniques (figure 13). Les modifications de cette interface accompagnent celles qui se produisent, en amont, au niveau des fibres musculaires et, en aval, au niveau du tendon lui-même. En effet, les modifications de l'activité contractile, qu'elles aient pour conséquence un accroissement ou au contraire une diminution des sollicitations imposées au muscle, sont susceptibles d'induire des changements cytosquelettiques de la fibre musculaire, de l'interface sarcolemmal de la jonction myotendineuse et des composants extracellulaires donc tendineux. Ces changements constituent le corrélat des adaptations structurales et biochimiques qui s'opèrent dans la fraction contractile du muscle.

La jonction myotendineuse est une région spécialisée de la fibre musculaire, où, à travers la membrane plasmique, la force générée par les myofilaments est transmise, à travers la membrane plasmique, aux fibres de collagène du microtendon (Trotter et al., 1981). A ce niveau, la membrane de la fibre musculaire est considérablement plissée. Ces spécialisations morphologiques ont pour conséquence d'augmenter l'interface entre la cellule musculaire et le tendon, diminuant d'autant la contrainte exercée par unité de surface (Eisenberg et Milton, 1984; Tidball et Daniel, 1986; Trotter et al., 1987). Au niveau de cette interface, les forces générées par les myofibrilles sont transmises au microtendon par l'intermédiaire des protéines subsarcolemmales et transmembranaires (Figure 13 et 15A), qui réduisent les forces appliquées directement sur la membrane de la fibre musculaire (Trotter et al., 1983).

Sous l'effet de sollicitations accrues (entraînement de musculation), les modifications que subissent les éléments non contractiles sont bien démontrées : synthèse d'ARN augmentée dans les cellules du tissu conjonctif dès les premières heures d'accroissement des contraintes mécaniques imposées, incorporation des précurseurs du collagène dans le tendon, tissu conjonctif musculaire qui augmente en même temps que des modifications du nombre et du diamètre des fibres de collagène.

En dépit de leur apparence inerte, les tendons ont une homéostasie. Des variations de leurs propriétés mécaniques à la suite de programmes d'entraînements suffisamment intensifs conduit à un accroissement de raideur des structures tendineuses. De même, sur le plan morphologique, l'entraînement physique produit l'hypertrophie du tendon quand le tissu tendineux est en voie de croissance, mais, chez l'animal adulte, il semble qu'il ne se produit qu'une augmentation de la résistance tensorielle du tendon, sans hypertrophie, dans des

muscles subissant eux-mêmes une hypertrophie (entraînement physique ou stimulation électrique).

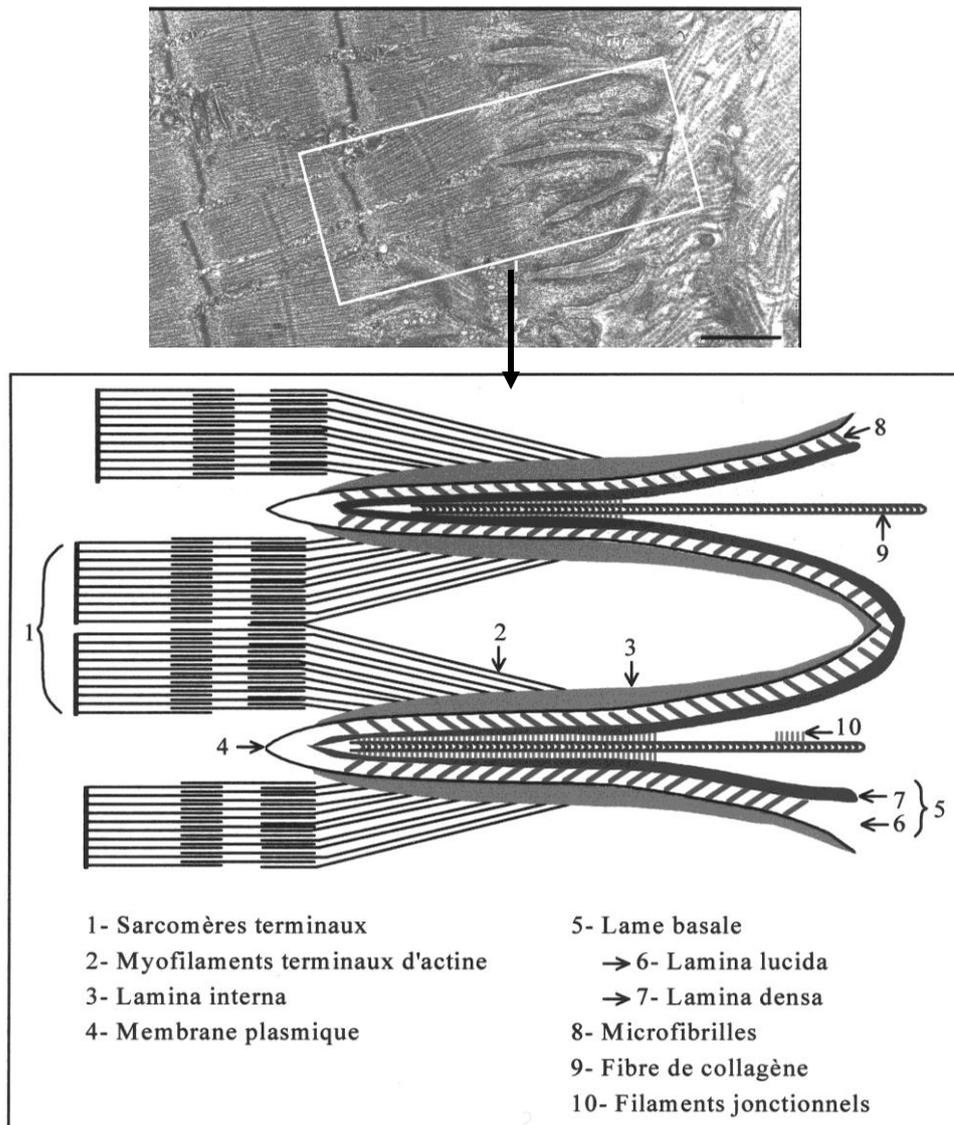


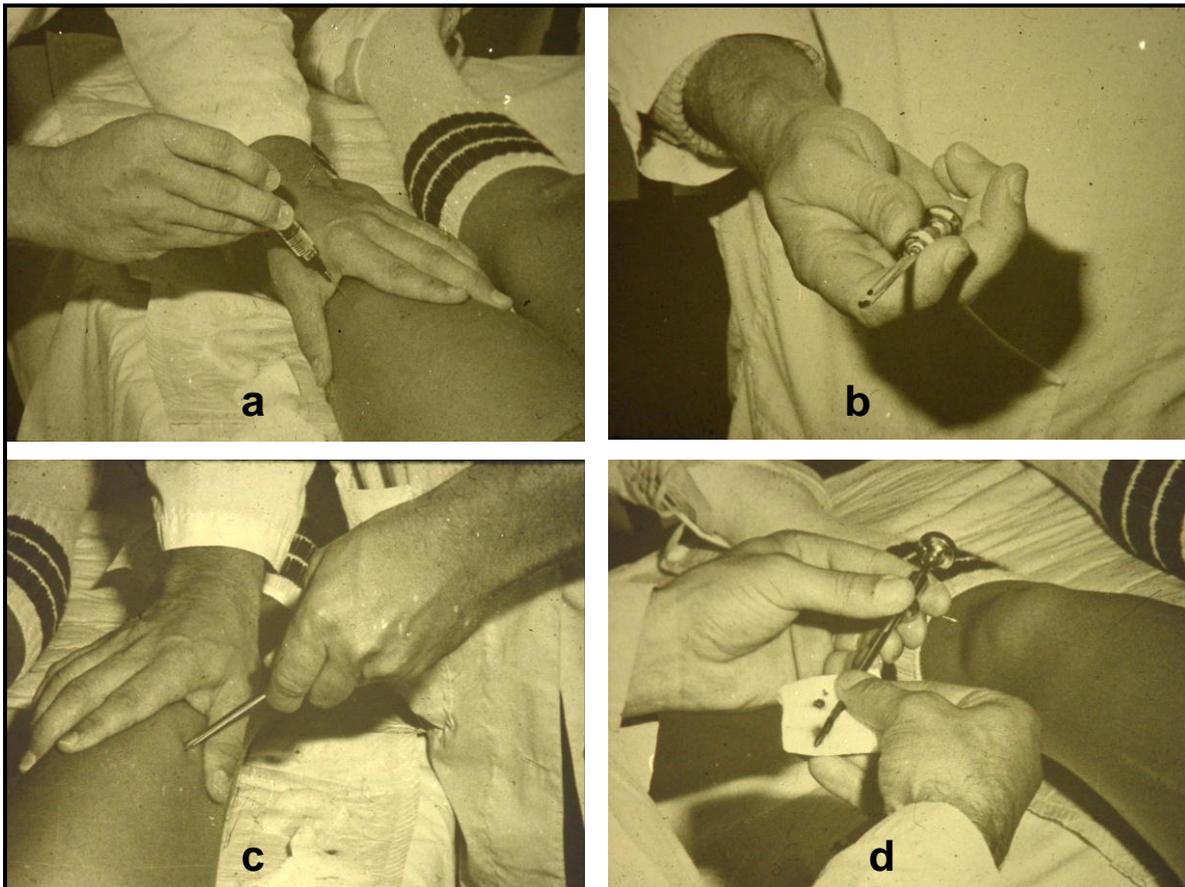
Figure 13 : Organisation structurale de la transmission de force au niveau de la jonction myotendineuse (S. Roffino cité par Marini et Chopart 2004)

A l'opposé, le rôle central du collagène et de son organisation est souligné chez l'animal par des situations expérimentales telles que l'immobilisation d'un tendon ou encore la suspension du train arrière, qui entraînent une diminution de sa biosynthèse (Vailas et coll., 1988). Cette dernière situation se caractérise aussi, au plan ultrastructural, par une diminution de la densité du tendon s'accompagnant d'une dispersion multidirectionnelle de ses faisceaux de fibres (Zamora et coll., 1992). Ces changements pourraient contribuer à expliquer la diminution de raideur des structures tendineuses rapportée après immobilisation.

3. UNITES MOTRICES, FIBRES MUSCULAIRES ET ACTIVITE PHYSIQUE.

INTRODUCTION

Afin de faciliter la compréhension des mécanismes mis en jeu pour synthétiser les molécules d'ATP nécessaires à la contraction, nous avons considéré jusqu'ici le muscle comme un système au fonctionnement homogène. Les techniques de biopsie musculaire (photos 1a, b, c et d) et les analyses anatomiques, histochimiques et enzymatiques des échantillons prélevés (photos 2 et 3) ont montré que ce n'est pas le cas. Le muscle est constitué d'un grand nombre de fibres dont les caractéristiques spécifiques sont : la taille, le pouvoir contractile, les réserves en substrats, l'équipement et l'activité enzymatique, le nombre et la taille des mitochondries qu'elles contiennent et le nombre de capillaires sanguins qui les irriguent (tableau 3.2). Les fibres musculaires constituent autant de petits sous-ensembles distincts dont le fonctionnement dépend directement des sollicitations nerveuses auxquelles ils sont soumis (figure 3.32). Autrement dit, selon la nature, la durée et l'intensité d'un mouvement, d'un exercice ou d'une activité physique, toutes les fibres d'un même muscle ne sont pas sollicitées d'une égale façon. Pour autant, on ne peut non plus considérer chaque fibre isolément. En effet, pour comprendre le fonctionnement physiologique du muscle, il est fondamental de replacer les fibres dans le cadre de l'unité motrice à laquelle elles appartiennent et de bien se souvenir qu'un muscle inclut généralement des unités motrices de types différents (figures 3.32 et 3.33). C'est par la combinaison des actions des unités motrices entre elles que sont effectués, modulés et harmonisés les différents mouvements à l'origine de l'activité musculaire.



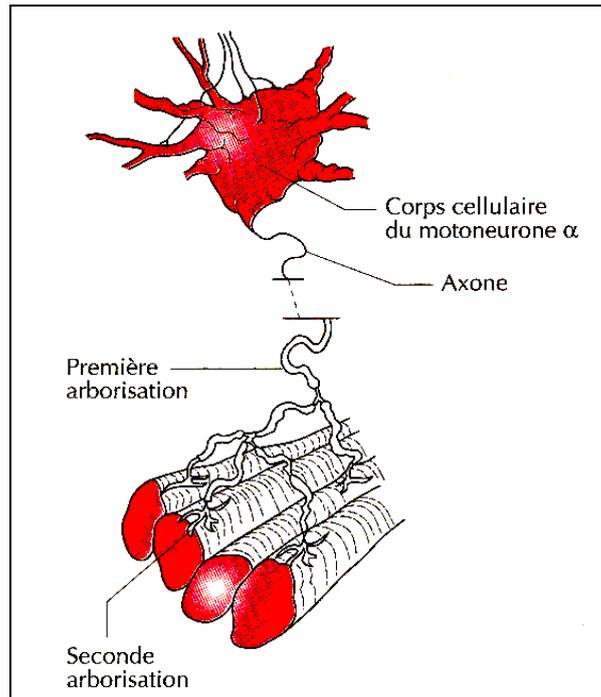


Figure 3.32 Représentation schématique d'une unité motrice. Une unité motrice est formée par un motoneurone α et par l'ensemble des fibres musculaires qu'il innerve. Les fibres d'une unité motrice sont identiques mais peuvent se répartir de façon hétérogène dans le muscle. Un muscle est constitué d'un nombre plus ou moins important d'unités motrices de natures différentes.

1.3.1. Relations motoneurone α - fibres musculaires

L'ordre dans lequel se contractent les différentes unités motrices d'un même muscle dépend essentiellement de la taille de leur motoneurone α respectif (figure 3.33).

- Les motoneurones *aux diamètres les plus faibles* sont les plus rapidement excitables mais les moins bons conducteurs. Ils sont essentiellement parcourus par des influx à fréquence basse et continue dont la vitesse est la plus faible: 60 à 80 m/s. Appelés *alpha 1 ou toniques*, ces motoneurones innervent des fibres musculaires spécialisées dans la contraction de longue durée et de faible intensité.
- A l'opposé, des motoneurones à *grand diamètre*: les *motoneurones alpha 2 ou phasiques*, les moins excitables, sont parcourus par des influx à fréquence très élevée dont la vitesse est la plus rapide: 80 à 130 m/s. Ces motoneurones innervent des fibres à fort diamètre spécialisées dans la contraction intense et de durée brève.
- Enfin, entre les deux extrêmes précédentes, se situent les *motoneurones tonico-phasiques* aux caractéristiques intermédiaires (vitesse de conduction de l'influx nerveux: 80 à 100 m/s). A ces motoneurones correspondent des fibres qui, selon leur niveau habituel d'activité, peuvent maintenir une contraction relativement intense et de plus ou moins longue durée.

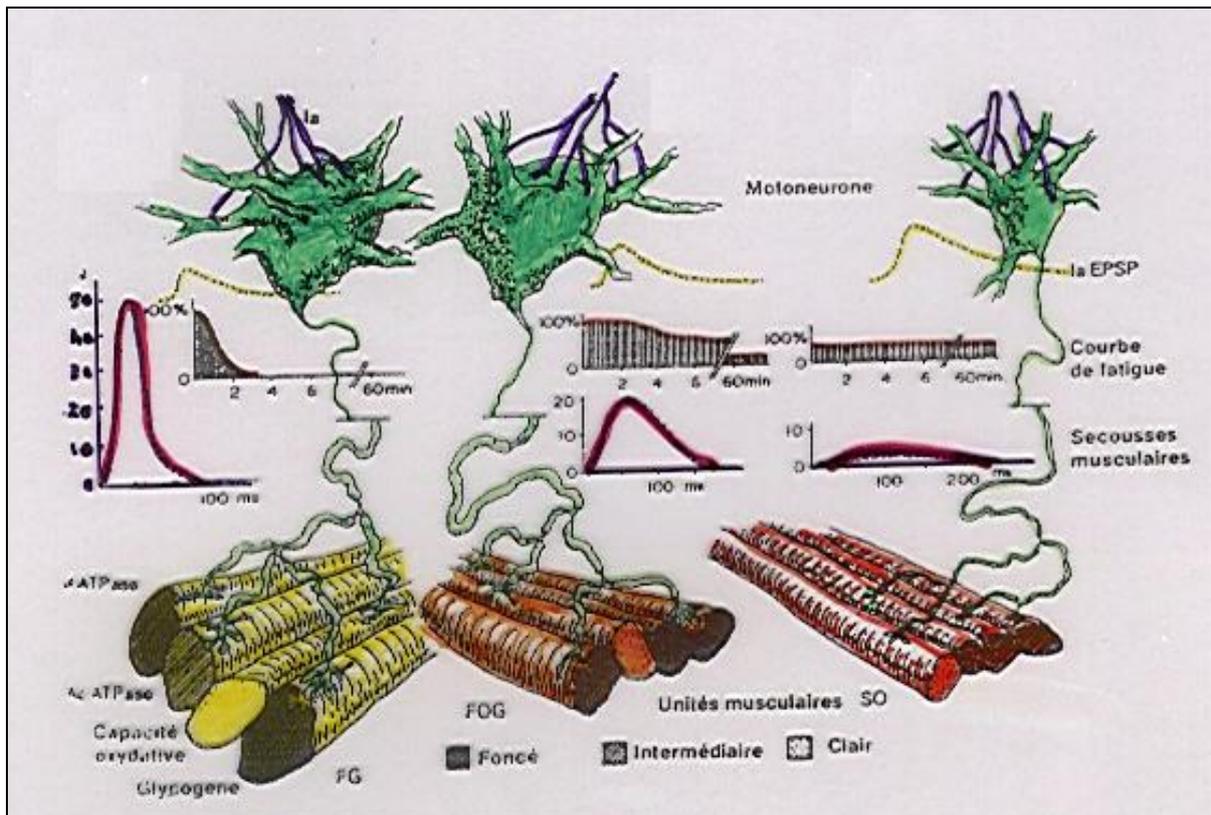


Figure 3.33 : Spécificités des différentes unités motrices (voir texte pour explication). Chaque unité motrice est caractérisée par la spécificité de son motoneurone α et des fibres musculaires que ce dernier innerve. A gauche : Unité motrice à motoneurone alpha 2 ou phasique et fibres musculaires à contraction rapide (FTb); A droite : Unité motrice à motoneurone alpha 1 ou tonique et fibres musculaires à contraction lente (ST) Au centre : Unité motrice intermédiaire.

Cette première classification permet de comprendre que, selon la fréquence des influx nerveux distribués au niveau du système nerveux central, toutes les unités motrices d'un même muscle ne se contractent pas en même temps. La force et la durée de contraction exercées par le muscle peuvent ainsi être réglées selon la quantité et la qualité des unités motrices recrutées. Cette possibilité de faire varier de façon très sélective la force et la durée de la contraction au sein du même muscle, permet d'accomplir de nombreux mouvements qui, autrement, seraient impossibles à réaliser.

Aux trois types de motoneurones : tonique, phasique et tonico-phasique, correspondent respectivement trois grandes familles de fibres musculaires et, au sein de chaque unité motrice, toutes les fibres musculaires sont du même type.

Au cours de la vie d'un individu cette situation n'est pas immuable car les fibres musculaires possèdent des potentialités adaptatives tant au niveau des structures qui les constituent qu'à celui de leurs propres fonctions biochimiques et contractiles (ou biomécaniques). L'évolution ou non de ces potentialités va dépendre de l'importance des stimulations nerveuses auxquelles elles seront soumises.

Il est donc bien difficile d'indiquer actuellement qui, du patrimoine génétique ou du niveau d'entraînement, influe le plus sur la répartition des fibres au sein d'un même muscle.

Pour ces raisons, il est indispensable de bien connaître le niveau d'activité, de spécialisation et d'entraînement d'un sujet avant d'étudier les caractéristiques de ses fibres musculaires.

1.3.2. Les fibres musculaires

La connaissance des caractéristiques qualitatives et quantitatives des fibres musculaires a surtout été précisée par la remise à l'honneur de la biopsie musculaire au cours des années soixante. La biopsie musculaire permet de prélever des échantillons de différents muscles. Les échantillons prélevés selon cette technique permettent une classification associant trois critères (figure 3.34):

-anatomique: diamètre plus ou moins grand, réseau de capillaires périphérique plus ou moins dense, couleur rouge, rosée ou blanche, nombre et taille des mitochondries, densité des myofibrilles...

-histochimique: contenu en glycogène et en réserve lipidique, concentration de plusieurs enzymes intervenant dans le métabolisme aérobie ou anaérobie,

-enzymatique: activité de plusieurs groupes "d'enzymes clés" d'un métabolisme énergétique donné.

A ces trois critères sont habituellement associées *les qualités fonctionnelles* des unités motrices, c'est à dire : contraction lente ou rapide, de faible ou de forte puissance, fatigabilité rapide ou peu importante. Ensemble, les critères anatomiques, histochimiques, enzymatiques et fonctionnels permettent d'affiner les classifications les plus utilisées actuellement et de proposer des sous-groupes de fibres musculaires qui, à mesure de l'enrichissement des connaissances en la matière se multiplient et ne cessent d'évoluer.

En se fondant sur la vitesse à laquelle l'enzyme ATPase de la tête des myofilaments de myosine hydrolyse des molécules d'ATP pour fournir l'énergie nécessaire à la contraction et celle à laquelle est "repompé" le calcium libéré lors de l'arrivée de l'influx nerveux, il est toutefois classique d'identifier deux grands groupes de fibres aux pouvoirs contractiles très différents:

- les fibres de type I à contraction lente;
- les fibres de type II à contraction rapide.

Figure 3.34: Résumé schématique des trois principaux types de fibres trouvés dans le muscle squelettique de sujets sédentaires.

Compte tenu de la possible évolution des potentialités des fibres en fonction du type de sollicitations nerveuses auxquelles elles sont le plus fréquemment soumises, entre ces deux grands groupes, de nombreuses fibres présentent des caractéristiques intermédiaires difficiles à classer.

1.3.2.1) Les fibres à contraction lente de type I ou ST (slow twitch)

- **Vitesse et puissance contractile** (figure 3.35):

Comme le pouvoir ATPasique de la tête de la myosine des fibres de type I est faible et que le nombre de myofibrilles par mm^2 est le moins élevé, leur vitesse et leur puissance contractile sont peu importantes. Au sein des unités motrices auxquelles elles appartiennent, ces fibres sont activées par des motoneurones à 1 toniques à petit diamètre dont la vitesse de conduction est réduite. Le seuil d'activation de leur motoneurone étant très bas, ces fibres sont surtout sollicitées lors d'activités musculaires de faible puissance.

- **Durée de la contraction et fatigabilité** (figure 3.35):

Non seulement la consommation en molécules d'ATP des fibres de type 1 est relativement peu élevée, mais toutes leurs structures: anatomiques, fonctionnelles et biochimiques, concourent à leur rapide renouvellement (turn over), ce qui permet le maintien prolongé de l'activité de ces fibres. L'essentiel du renouvellement des molécules d'ATP consommées repose sur l'approvisionnement adéquat de ce type de fibres en substrats énergétiques (glucose, acides gras libres) et surtout, en oxygène, d'où le nom de fibres oxydatives qui leur est souvent donné.

Photo 3.3 : Vascularisation des fibres musculaires au sein d'un même muscle. Les fibres de petit diamètre (ST) sont alimentées par un nombre plus élevé de capillaires sanguins = les points foncés périphériques.

Photo 3.4 : Les fibres qui présentent la plus petite surface de coupe frontale renferment de fortes concentrations de myoglobine : pigment foncé de structure chimique très voisine de celle de l'hémoglobine qui permet de capter et de maintenir l'oxygène dans la fibre musculaire. Capillaires plus nombreux, surface de diffusion plus faible, concentration en myoglobine plus importante permettent à ces fibres une moindre fatigabilité et donc une activité prolongée. Par contre, leur faible surface de section n'incluant qu'un nombre limité de myofilaments contractiles, ne leur permet que des contractions peu intenses. Les fibres à contraction rapide présentent des caractéristiques diamétralement opposées: grande surface de section donc plus d'éléments contractiles autorisant des contractions plus puissantes. Par contre, leur plus faible capillarisation les expose à une fatigue plus précoce.

Du point de vue de leurs structures (photo 3.3), leur faible diamètre (25 microns) et le réseau très dense de capillaires qui les entoure (6 à 8 capillaires par fibre) favorisent la diffusion des substrats énergétiques (glucose et acides gras libres). La surface d'échange entre les compartiments sanguins et musculaires peut atteindre jusqu'à 1 m² pour 100 g de ce type de fibres.

La diffusion de l'oxygène à travers toute la fibre ST est aussi facilitée par la présence d'un pigment rouge : **la myoglobine**, véritable "éponge" à oxygène qui, non seulement en assure le stockage, mais transfère les molécules de ce gaz aux mitochondries dans lesquelles son utilisation est indispensable au renouvellement des molécules d'ATP. Le nombre et la taille des mitochondries, véritables "usines" énergétiques de la fibre, grandes consommatrices d'oxygène et productrices d'ATP, sont beaucoup plus importants dans ce type de fibres.

L'utilisation élevée de l'oxygène intracellulaire accentue le déséquilibre de concentration de ce dernier entre le sang et la fibre ST, ce qui a pour effet d'en augmenter sa diffusion dans le sens:

Capillaire \rightleftarrows milieu interstitiel \rightleftarrows fibre

- **Du point de vue enzymatique :**

Outre leur faible concentration en enzyme ATPase, les fibres à contraction lente de type I présentent une activité faible des enzymes intervenant dans la glycolyse anaérobie mais, par contre, de fortes concentrations et une activité élevée des enzymes intervenant dans la glycolyse aérobie et dans la lipolyse (enzymes intervenant dans l'oxydation totale en CO₂ et H₂O des substrats énergétiques pour reformer les molécules d'ATP: enzymes du cycle de Krebs et de la chaîne respiratoire). L'essentiel de l'activité enzymatique des fibres ST se déroule dans les mitochondries où le catabolisme du glycogène et des triglycérides en réserve intracellulaire, du glucose et des acides gras libres transportés par voie sanguine, se poursuit jusqu'à son terme,

permettant ainsi progressivement de libérer l'énergie nécessaire à la resynthèse des molécules d'ATP. L'importance de l'activité oxydative des fibres ST est aussi directement liée à la concentration (nombre et taille) des mitochondries qui peut considérablement augmentée avec l'entraînement en endurance aérobie (photo 3.5).

Grâce à l'ensemble de ces facteurs: petit diamètre, grand nombre de capillaires sanguins, forte teneur en myoglobine, diffusion facilitée, taille et nombre importants de mitochondries, auxquels on peut ajouter: forte activité des enzymes intervenant dans les métabolismes aérobie, concentration élevée de triglycérides, les fibres à contraction lente ST ou de type I peuvent maintenir très longtemps leur activité.

En résumé, la puissance modérée de leur contraction mais leur très faible fatigabilité caractérisent les fibres de type I

Ces fibres sont surtout sollicitées lors d'exercices prolongés d'intensité modérée (marathon, triathlon, course de fond...) et se rencontrent en plus fort pourcentage chez les sujets pratiquant des activités de longue durée.

1.3.2.2.) Les fibres à contraction rapide de type II ou FT (fast twitch).

- **Vitesse et puissance contractile** (figures 3.33 et 3.35)

A l'opposé des fibres à contraction lente, les fibres de type II (photo 3.3) présentent:

- une concentration et une activité très élevées des enzymes qui hydrolysent la molécule d'ATP : myosine - ATPase et phosphorylase;
- une forte densité de myofilaments contractiles par cm^2 de section;
- une surface de section élevée (diamètre = 45 microns).

A ces trois premières caractéristiques, il y a lieu d'ajouter l'innervation des unités motrices auxquelles elles appartiennent, par des motoneurones phasiques à fort diamètre, spécialisés dans la transmission des potentiels d'actions brèves mais de très haute fréquence.

L'ensemble de ces facteurs permettent de prédire aux fibres de type II une réponse rapide et une tension très élevée lors de leur activation. Ces fibres sont, en effet, particulièrement adaptées aux exercices brefs et intenses (sauts et sprints courts par exemple).

- **Durée de la contraction et fatigabilité** (figures 3.33 et 3.35)

Les fibres FF sont de grandes consommatrices de molécules d'ATP. Comme leur équipement n'est pas adapté au renouvellement de ces molécules, ces fibres sont très rapidement fatigables.

- **Du point de vue anatomique** (photos 3.3 et 3.4) :

La densité des myofibrilles par mm^2 de surface et l'absence de myoglobine confèrent une couleur claire à ce type de fibre (appelée souvent aussi : fibre blanche). Une surface de section importante, une densité de capillaires très faible, une concentration en mitochondries très peu élevée, l'absence de myoglobine et de réserves en triglycérides, induisent un fonctionnement essentiellement anaérobie corroboré par l'équipement et l'activité enzyma- tiques ains que par

la qualité des substrats énergétiques utilisables dans les fibres à contraction rapide.

- **Du point de vue biochimique :**

Deux voies métaboliques caractérisent l'essentiel du fonctionnement de ces fibres:

- la forte dégradation de l'ATP par l'enzyme myosine-ATPase,
- et, la libération immédiate ou très rapide des quantités d'énergie requises par le renouvellement des molécules d'ATP (turn over de l'ATP), grâce au catabolisme : de la phosphocréatine (PCr) en forte concentration dans ce type de fibres, et celui du glycogène en réserve intracellulaire.

Les difficultés d'approvisionnement en oxygène des fibres FT et leur équipement pauvre en enzymes oxydatives induisent un fonctionnement essentiellement anaérobie qui, dans le cas de l'utilisation du glycogène, aboutit à une forte et rapide production d'acide lactique. Il n'est pas étonnant alors de constater une concentration et une activité importantes des enzymes intervenant dans le métabolisme des phosphagènes (ATP-PCr) et du glycogène. Cette activité s'exerce essentiellement dans le cytoplasme extra-mitochondrial.

Le débit élevé d'utilisation des phosphagènes, donc l'épuisement rapide de leur réserve et l'importance de la production de l'acide lactique expliquent la précocité de la baisse d'intensité ou de l'arrêt de l'exercice.

RESUME :

- Grâce à l'aptitude de leur myosine à dégrader les molécules d'ATP et grâce au nombre élevé de leur myofibrilles, les fibres de type II présentent le plus grand débit d'utilisation des molécules d'ATP permettant des tensions musculaires de puissance très élevée;
- A cause de l'épuisement rapide de leur réserve en phosphagènes, de la difficulté à entretenir le renouvellement des molécules d'ATP et de l'importance de leur production de l'acide lactique, ces fibres sont très rapidement fatigables.

Grande vitesse, puissance de contraction élevée et fatigabilité précoce prédisposent ce type de fibres à une sollicitation élective dans les exercices, entraînements et activités de courtes durées nécessitant une intensité élevée.

Ces caractéristiques ne permettent leur sollicitation que lors d'exercices, d'entraînements et d'activités de courtes durées nécessitant une intensité élevée (sprints, sauts, lancers par exemple).

3.3.3.) Les fibres intermédiaires:

Dans la gamme des fibres à contraction rapide du type II, la précision des analyses morphologiques, histologiques et biochimiques a conduit, récemment, à distinguer deux sous-groupes: les fibres IIa et IIb.

- **Les fibres IIb ou FTb** correspondent parfaitement à la description que nous venons de faire du type II. Elles se situent les plus à l'opposé des fibres à contraction lente de type I.
- **Les fibres IIa** présentent par contre une situation intermédiaire et quelques analogies.

Fibres intermédiaires IIa ou FTa

Ces fibres à fort pouvoir oxydatif et à contraction rapide sont souvent définies aussi comme fibres oxydatives à contraction rapide. D'une couleur légèrement rosée, dénotant la présence de myoglobine, et d'une surface de section moyenne (diamètre = 35 microns), les fibres FTa présentent des propriétés intermédiaires par rapport aux deux types décrits précédemment:

- leur vascularisation est assez semblable à celle des fibres I;
- leur concentration en glycogène est sensiblement identique mais leur réserve en triglycérides est nettement moins élevée;
- leur potentiel aérobie et leur glycolyse anaérobie se situent entre ceux des fibres I et IIb;
- enfin, malgré la rapidité de leur contraction, la tension qu'elles développent est moindre que celles des fibres IIb, mais leur résistance à la fatigue est meilleure.

RESUME

Les caractéristiques et le fonctionnement des fibres IIa meublent la gamme des intermédiaires entre les fibres I et IIb. Ce sont des fibres à contraction rapide et relativement puissante, à potentiel oxydatif important et présentant une bonne résistance à la fatigue. Ces fibres sont surtout sollicitées lors d'exercices de forte intensité et de durée prolongée. La spécificité de l'entraînement agit surtout sur ce type de fibres qui peuvent surtout devenir franchement oxydatives mais ne peuvent pas ou très difficilement se rapprocher des caractéristiques des fibres de type II b

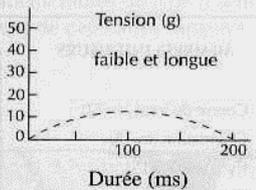
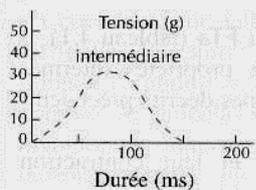
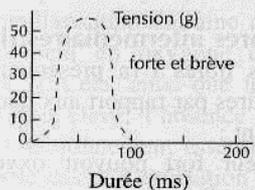
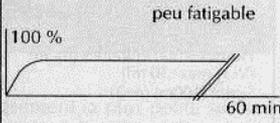
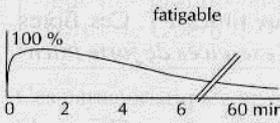
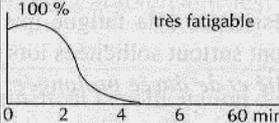
1.3.4 Les fibres de types transitoires

Le perfectionnement des techniques de laboratoire (histochimie et immunofluorescence) permettent, actuellement, de compléter la classification précédente en proposant deux nouveaux types de fibres: les FTa et les FTc. Il semble que ces fibres traduisent une forme de passage d'un type de fibre à l'autre, résultant d'un état d'entraînement ou de désentraînement. Cette transition pourrait remettre en question le caractère génétiquement déterminé et généralement admis concernant le patrimoine musculaire.

- **Les fibres FTa**, comme leur classification l'indique, se situent entre les fibres FTa et FTb et présentent une myosine ATPase intermédiaire. Selon le type d'entraînement, ces fibres seraient susceptibles d'évoluer vers un type ou l'autre: les entraînements à base d'exercices de forte puissance et de courte durée pourraient orienter la tendance vers les fibres FTb, alors que l'entraînement aux exercices de longue durée l'orienterait vers le type FTa.

- **Les fibres FTc** correspondent à une transition entre les fibres ST et FTa. On ignore encore la signification exacte de ces fibres. Comme pour le type FTa, on suppose qu'elles sont une forme transitoire entre les fibres à contraction lente et celles à contraction rapide. On les rencontre chez le nourrisson quelques jours après sa naissance et, après une disparition précoce, ce type de fibres peut réapparaître chez les athlètes de haut niveau, spécialisés dans les activités de longue durée.

Il est fort probable que dans l'avenir d'autres fibres de types intermédiaires soient encore répertoriées. En enrichissant la gamme des étapes transitoires, elles reposeront sans doute le problème de l'actuelle classification (tableau 3.2).

| Nomenclature Base d'identification | Fibre à contraction lente type = I ou ST | Fibre à contraction rapide type = IIa ou FTa | Fibre à contraction rapide type = IIb ou FTb |
|--|---|---|---|
| Diamètre |  faible |  important |  important |
| Couleur liée au contenu en myoglobine | rouge élevé | rose intermédiaire | blanche faible |
| Vascularisation (nombre de capillaires) |  importante |  intermédiaire |  faible |
| Innervation | motoneurone α 1 tonique (décharges à basse fréquence mais continue) | motoneurone α 1 ou α 2 | motoneurone α 2 phasique (décharges haute fréquence mais intermittentes) |
| Propriétés contractiles (secousse) |  Tension (g) faible et longue Durée (ms) |  Tension (g) intermédiaire Durée (ms) |  Tension (g) forte et brève Durée (ms) |
| Lactico-déshydrogénase (LDH) | LDH type « cardiaque » (utilisation du lactate) lactate \rightarrow pyruvate | | LDH type « musculaire » consommation du lactate pyruvate \rightarrow lactate |
| Activité ATPasique de la tête de la myosine | faible | forte | forte |
| Source de la production d'ATP | oxydation (mitochondrie) | glycolyse anaérobie + oxydation | glycolyse anaérobie |
| Activité des enzymes de la glycolyse anaérobie | faible | intermédiaire | forte |
| Fatigabilité (à sollicitation maximale) |  100 % peu fatigable 60 min |  100 % fatigable 60 min |  100 % très fatigable 60 min |
| Activités des enzymes aérobie (cycle Krebs) | très élevée | intermédiaire | faible |
| Nombre et taille des mitochondries | élevés | intermédiaires | faibles |

1.3.5. Répartition des différents types de fibres

Les mouvements les plus habituels de la vie quotidienne nécessitent de très grandes variations d'amplitude, de vitesse, de force et de précision, auxquelles doivent répondre la grande majorité des groupes musculaires de notre organisme. Ces variations peuvent être extrémisées dans la pratique de certains sports. Rien d'étonnant alors de constater la grande hétérogénéité de répartition des fibres musculaires au sein d'un même muscle, entre les muscles de notre organisme et entre les mêmes muscles d'individus différents.

1.3.5.1 Au sein d'un même muscle

Une coupe transversale d'un muscle présente une véritable mosaïque de fibres dans laquelle les différents types sont diversement répartis (photos 3.4 et 3.5). En prenant en compte le nombre respectif de chacun d'entre eux, les proportions les plus souvent citées chez l'homme

sédentaire, adulte, jeune, en bonne santé et sans spécialisation particulière dans une activité physique sont :

- 52% de l'ensemble pour les fibres de type I;
- 33% de type IIa;
- 15% de type IIb.

Ce ne sont là que des valeurs moyennes enregistrées à partir d'échantillons prélevés dans le vaste externe du quadriceps. Elles sont donc susceptibles de variations aussi bien inter-individuelles qu'entre les groupes musculaires d'un même individu.

Ces valeurs sont sensiblement les mêmes chez la femme et chez l'homme, mais montrent, chez ce dernier, les répartitions les plus extrêmes.

a) Si on se réfère maintenant, non plus au nombre mais à *la surface de section* des différentes fibres, la plus grande surface est occupée par les fibres à contraction rapide car leur diamètre est en moyenne plus grand que celui des fibres à contraction lente. Il faut cependant nuancer ce constat en considérant que toutes les fibres sont susceptibles de répondre à une augmentation de leur activité par une augmentation de leur surface de section. Par exemple, on a pu relever chez des femmes portant leurs jeunes enfants dans leurs bras, une surface totale occupée par les fibres de type I plus importante que celle occupée par les fibres à contraction rapide.

b) Chez un même sujet, au sein d'un même muscle, ces variations sont faibles mais existent selon l'endroit et la profondeur auxquels sont réalisés les prélèvements. Cependant, le coefficient de variation n'excède que très rarement 7 à 8% et tend vers une augmentation du pourcentage des fibres à contraction lente à mesure que la ponction musculaire est réalisée dans les couches les plus profondes, c'est à dire celles se trouvant les plus proches du squelette.

Pour augmenter la précision et les valeurs comparatives des échantillons prélevés, il est donc nécessaire de ponctionner le même muscle toujours au même endroit et à la même profondeur.

1.3.5.2 Entre les muscles d'un même sujet

L'activité contractile varie en fonction des muscles et selon la rapidité, la précision, la force et la fatigabilité des mouvements ou des ajustements qu'imposent les circonstances de la vie de tous les jours ou la pratique de certaines activités physiques.

a) Les muscles qui supportent le poids du corps, les muscles posturaux et, notamment, ceux qui permettent la station debout (muscles vertébraux et paravertébraux, muscles profonds du bassin et des membres inférieurs), doivent être capables de maintenir une activité de base prolongée accompagnée de constants ajustements sans apparition précoce de la fatigue. C'est dans ces muscles que le pourcentage de fibres à fort pouvoir oxydatif de type I est le plus important.

b) A l'opposé, d'autres groupes musculaires doivent être capables d'engendrer des mouvements rapides et puissants. Ils présentent pour cela un profil plus riche en fibres à contraction rapide de type II. Par exemple, des prélèvements réalisés au même niveau mais à des profondeurs variables du mollet d'un même sujet, montrent un pourcentage de fibres à contraction lente nettement plus élevé dans le soléaire par rapport aux jumeaux. Le soléaire, muscle profond de la jambe, intervient plus dans le maintien de certaines postures et de la

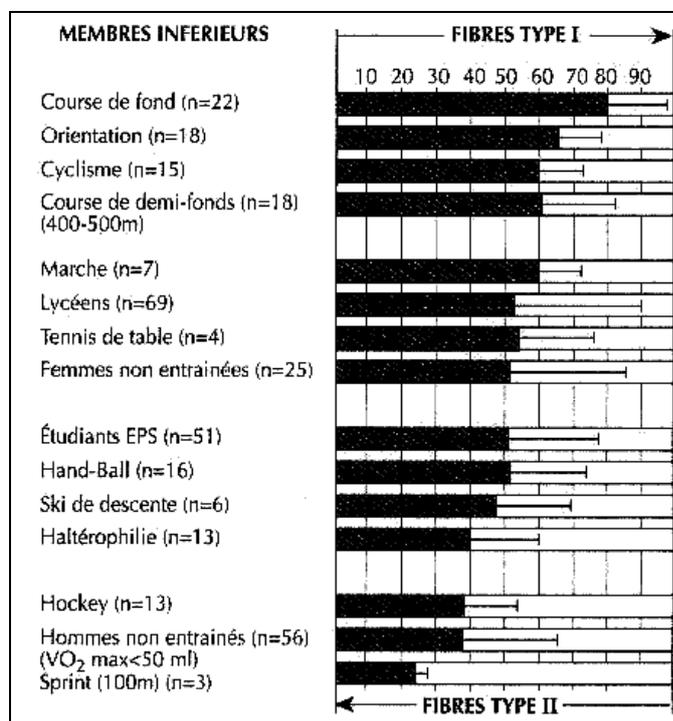
station debout que les jumeaux dont la contraction permet des activités plus dynamiques tels que la marche, la course et le saut.

c) La précision du geste dépend non pas de la qualité de la fibre mais du nombre de fibres innervées par motoneurone α au sein de chaque unité motrice. Plus ce nombre est faible, ce qui est le cas par exemple des muscles oculomoteurs et ceux des doigts, plus les mouvements dont ils sont responsables peuvent être commandés avec précision.

d) A l'opposé, les muscles dont les unités motrices comprennent chacune plusieurs centaines, voire milliers, de fibres innervées par un même motoneurone (muscles fessiers ou des cuisses par exemple), sont surtout capables de mouvements puissants et d'un travail plus grossier.

1.3.5.3 Entre sportifs de spécialités différentes

Certains sportifs qui appartiennent à l'élite présentent des prédominances très marquées d'un type de fibres donné dans les groupes musculaires répondant aux contraintes habituelles de leur pratique (figures 3.36 et 3.37). En effet, de nombreuses études ont mis en évidence la relation existant entre la pratique sportive et le profil des différentes fibres spécifiquement sollicitées.



Les muscles des membres inférieurs des sprinters comprennent jusqu'à 80% de fibres à contraction rapide alors que chez certains marathonniens, on a pu relever des pourcentages encore plus élevés: 90 à 95% de fibres de type I. En moyenne, ces pourcentages se situent respectivement aux environs de 75%.

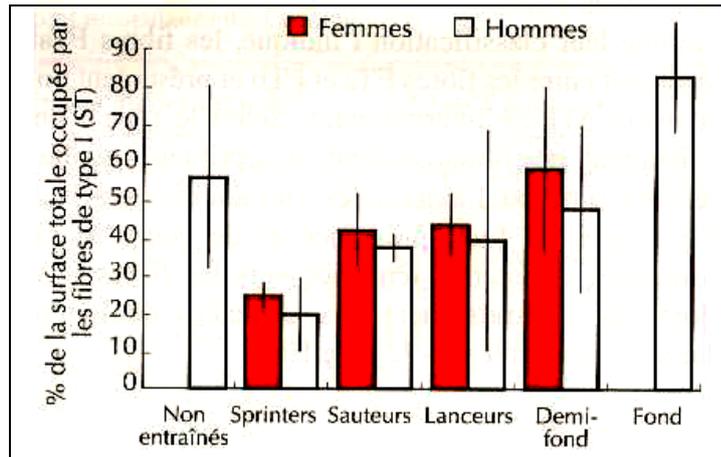


Figure 3.36 : Répartition des fibres musculaires dans différents groupes de sujets

1.3.6. Comment au sein d'un même muscle sont recrutées les différentes unités motrices?

Il convient de toujours se souvenir que les fibres musculaires ne sont rien sans leurs motoneurones, ni les muscles sans leur innervation.

C'est le système nerveux central qui sélectionne les unités motrices qui doivent se contracter pour guider la réalisation de tels ou tels mouvements. D'une manière générale, à différents types de stimulations nerveuses correspondent différents types de contractions. L'aiguillage des stimulations nerveuses dépend des deux caractéristiques liées aux diamètres des motoneurones : **du seuil de leur excitabilité et de leur vitesse de transmission de l'influx nerveux**. D'un point de vue physique, ces deux caractéristiques s'expliquent par la **fréquence** des stimulations nerveuses, c'est à dire du nombre de potentiels d'action par milliseconde à l'origine de l'activation des motoneurones α , selon un mécanisme appelé **recrutement**.

1.3.6.1 Recrutement asynchrone

A faibles fréquences, seuls les motoneurones α de petit diamètre (les plus excitables) et les fibres de type I (ST) qu'ils innervent sont recrutés. Cependant, toutes les unités motrices de ce type ne sont pas recrutées au même moment dans un muscle faiblement actif. Seule une fraction de la totalité d'entre elles est engagée dans le processus contractile. Pour leur besoin énergétique, ces fibres utilisent les molécules d'ATP disponibles. Pendant ce même temps, les autres fibres du même type se relâchent et sont le siège de la resynthèse de l'ATP utilisé grâce à l'apport largement suffisant de l'oxygène véhiculé par voie sanguine.

Ce fonctionnement défini comme *recrutement asynchrone* des unités motrices est particulièrement économique. Il permet, notamment, aux exercices d'intensité sous maximale de se prolonger sans fatigue excessive. L'entraînement semble augmenter la synchronisation des unités motrices entre elles, ce qui expliquerait en partie, la moindre dépense d'énergie et donc, la moindre fatigue des sujets entraînés lors de la réalisation d'un exercice inframaximal donné. Par ordre croissant, la station debout, la marche normale, la course à allure modérée, la marche sportive, le marathon, les courses de fond et les activités physiques de longue durée utilisent ce fonctionnement et mettent surtout à contribution les fibres oxydatives de type I.

1.3.6.2 Recrutement spatial

Lorsque la fréquence des potentiels d'action augmente, de plus en plus d'unités motrices sont recrutées. Ce fonctionnement est défini comme *recrutement spatial*. Il permet de développer des tensions progressivement croissantes et, à mesure de l'augmentation de la fréquence des potentiels d'action, s'accompagne d'un recrutement sélectif des unités motrices innervées par des motoneurons α au diamètre plus élevé. Leur sollicitation correspond aux exercices nécessitant une tension importante. Par ordre croissant de l'intensité contractile, les exercices les plus caractéristiques suivants font appel à ce type de recrutement: les courses de demi-fond, le 400 m, la gymnastique, la lutte, le judo, le 200 m et le 100m sprint, les lancers et les sauts, etc...

Dans les activités nécessitant une très haute fréquence d'influx nerveux: sauts, lancers, haltérophilie, sprints courts, les fibres FFb sont essentiellement recrutées. L'épuisement précoce de leurs réserves en phosphagènes (ATP-PCr) limite rapidement dans le temps leur puissance contractile.

Entre les exercices courts qui nécessitent une force, une puissance ou une vitesse élevée, il faut toutefois distinguer deux formes de recrutement: la vitesse qui met essentiellement en jeu les fibres FT des muscles sollicités, alors que la force fait appel à la contraction synchrone du plus grand nombre de toutes les fibres des muscles considérés (ST, Fta et FTb).

1.3.6.3 Relation force - vitesse

Entre les deux qualités de recrutement précédentes, il existe une relation qui s'exprime de la manière suivante: la force maximale développée par un muscle décroît à mesure que la vitesse du mouvement augmente, et inversement, la force maximale n'est atteinte qu'à la vitesse la plus lente (figures 3.38 et 3.39).

Cette relation dépend des pourcentages respectifs des fibres qui constituent les muscles mis en jeu : plus le pourcentage de fibres FT est élevé, plus importante est la force développée à une vitesse donnée. De même, pour une force donnée, plus le pourcentage de fibres à contraction rapide est élevé, plus importante est la vitesse développée.

1.3.6.4 Relation : puissance - force - vitesse

Le produit de la force par la vitesse détermine *la puissance*. La puissance s'exprime donc par l'équation:

$$\text{Puissance} = \text{force} \times \text{vitesse}.$$

Pour une force donnée, la puissance développée par un mouvement augmente rapidement lorsque la vitesse est lente, atteint un sommet pour un pourcentage donné de la vitesse maximale, et décroît ensuite lorsque la vitesse s'approche de son maximum.

Il en est de même lorsque la vitesse d'un mouvement est fixe: la puissance augmente, atteint un sommet et décroît à mesure que la force augmente (figure 3.40).

Il existe donc un pourcentage optimal de la force et de la vitesse maximales auquel la plus grande puissance peut être atteinte. C'est ce rapport optimal, force - vitesse, qui prévaut dans de nombreuses activités sportives: lancers, sauts, lutte, judo. Le développement de la puissance doit être recherché à l'entraînement en harmonisant le développement de la force et

de la vitesse. Un déséquilibre en faveur de l'une ou de l'autre n'est donc pas une garantie de l'amélioration de la puissance.

Quelle que soit la vitesse du mouvement, plus le pourcentage de fibres FT recrutées est élevé, plus la puissance maximale produite l'est aussi. C'est le cas des lanceurs, des sauteurs et des sprinters qui présentent une prédominance de fibres FT dans les muscles sollicités par leur activité respective. A l'opposé, se sont les fibres ST (oxydatives) qui prédominent chez le marathonien et les coureurs de fond. Il faut toutefois noter que certains lanceurs, et surtout les haltérophiles, ne présentent pas une prédominance aussi marquée de fibres FT que les sprinters.

Il est probable que les lanceurs et les soulevés de charges lourdes font appel à la contraction synchrone de la plus grande partie de toutes les fibres des muscles sollicités. Les fibres ST pourraient donc aussi apporter leur contribution dans ce type d'activité.

1.3.6. Recrutement, apprentissage et entraînement

Au niveau du système nerveux central sont élaborées les différentes caractéristiques des potentiels d'action dont la fréquence permet le recrutement sélectif des unités motrices des muscles à activer. La tension produite par le muscle dépend, par conséquent, des interconnexions des corps des motoneurons dans l'encéphale et la moelle épinière. Plus de 15000 terminaisons synaptiques, provenant d'origines diverses, peuvent converger sur un même motoneurone α . C'est alors du rapport entre activités synaptiques activatrices et inhibitrices que dépend l'éventuel recrutement des unités motrices.

Au début de l'apprentissage d'une technique, de nombreuses unités motrices "inutiles" sont sollicitées, entraînant une dépense d'énergie importante et une fatigue musculaire précoce. Le système nerveux central renseigné en retour de la plus ou moins bonne réalisation de la tâche motrice programmée, "sculpte" progressivement le réseau synaptique permettant l'amélioration de son utilisation.

L'amélioration de l'apprentissage correspond à une sélection de plus en plus fine des unités motrices « utiles », c'est à dire celles à partir desquelles pourront être développées et modulées uniquement les tensions nécessaires pour réaliser tel ou tel geste précis.

La réalisation optimale d'un geste ou d'une technique, utilise en conséquence de moins en moins d'énergie au fur et à mesure que leur apprentissage s'affine. La qualité de la synchronisation du recrutement des unités motrices au sein même du muscle est aussi améliorée par la répétition d'un geste juste et donc par l'entraînement. Ceci contribue à une économie de la dépense énergétique et donc, à une moindre fatigue. Ce rapport du travail réalisé pour une dépense d'énergie moindre correspond à l'amélioration *du rendement* quelque fois appelé *économie du geste ou d'une activité* comme la course, la natation ou le cyclisme. Cette économie d'énergie pour une vitesse ou une intensité donnée caractérise l'amélioration de l'apprentissage et du niveau d'entraînement.

RESUME

L'activité nerveuse peut se manifester par de brèves décharges à haute fréquence destinées à la plupart des unités motrices lors d'exercices intenses de courte durée (sprints courts, sauts, haltérophilie) ou à l'opposé par des décharges prolongées de basses fréquences destinées aux unités motrices à fort pouvoir oxydatif lors d'exercices de longue durée. Dans le premier cas, la force et la puissance maximales exercées dépendent du pourcentage de fibres à contraction rapide qui équipent le muscle,

dans le deuxième, l'intensité et la durée limites du travail musculaire sont en relation avec le nombre de fibres oxydatives des muscles mis en jeu. Entre ces deux extrêmes existent toutes les modulations possibles utilisant des modes de recrutements synchrones et spatiaux des unités motrices en fonction des caractéristiques d'une activité musculaire donnée.

CE QU'IL FAUT RETENIR:

Tous les mouvements sont commandés par le système nerveux. Leur exécution est réalisée par l'intermédiaire des motoneurones α : et l'ensemble des fibres musculaires qu'ils innervent. Ensembles, motoneurone α et fibres innervées constituent une unité motrice. Par la coordination de leur action, ce sont donc les unités motrices qui effectuent le mouvement volontaire, et non telles ou telles fibres isolées.

Au sein du même muscle, les fibres appartenant à des unités motrices différentes cohabitent les unes avec les autres, sont imbriquées et réparties sur un large secteur, ce qui confère au muscle une contraction homogène lors de la survenue de la commande du système nerveux central.

Actuellement, on distingue trois types de fibres musculaires:

Les fibres I ou ST (slow twitch = contraction lente) qui sont des fibres à contraction lente et peu fatigables, développant essentiellement un métabolisme aérobie. Ces fibres sont particulièrement sollicitées dans les exercices de faible intensité et de longue durée, type marathon, course et marche de longue durée...

Les fibres IIb ou FTb (fast twitch de type b = contraction rapide) qui sont des fibres aux caractéristiques opposées aux précédentes : contraction intense et rapide et grande fatigabilité. Grâce à l'importance des métabolismes anaérobies alactique et lactique dont elles sont le siège, ces fibres sont essentiellement sollicitées lors d'exercices de forte intensité et de durée brève, tel le sprint.

Les fibres IIa ou FTa (fast twitch de type a) qui, par rapport aux deux types précédents, présentent des caractéristiques intermédiaires. Elles peuvent être aussi bien sollicitées lors d'exercices rapides d'intensité élevée, que dans ceux de longue durée d'intensité modérée.

D'autres formes de fibres enrichissent cette classification la plus classique, il s'agit des fibres IIab et des fibres IIc. Ces fibres pourraient constituer une forme de passage d'un type de fibre à l'autre, ce qui témoigne des potentialités d'évolution des fibres en fonction de l'activité nerveuse à laquelle elles sont soumises.

Pour étudier les caractéristiques des fibres musculaires, il est donc indispensable de bien connaître les niveaux d'activité, de spécialisation et d'entraînement du muscle dont elles dépendent.

LEGENDES DES FIGURES DU CHAPITRE 3

Figure 3.18 : Exemple de contraction isométrique. La charge imposée est supérieure ou égale aux possibilités de tension des quadriceps. Malgré une tension maximale les muscles conservent la même longueur : la charge ne peut être soulevée.

Figure 3.19 : Exemple de contraction anisométrique concentrique : La charge imposée est inférieure aux possibilités de tension des quadriceps. Les insertions se rapprochent du centre du muscle : l'extension de la jambe est d'autant plus aisée que la charge est légère.

Figure 3.20 : Exemple de contraction anisométrique excentrique : La charge imposée au muscle contracté est supérieure à sa tension maximale ou encore, le muscle résiste contre une charge imposée. Les insertions s'éloignent du centre du muscle : la flexion des genoux est contrôlée.

Figure 3.21 : Enregistrement de contractions anisométriques : une des deux extrémités du muscle est fixe alors que l'autre supporte des charges variables. Utilisation du myographe pour enregistrer les variations de la longueur du muscle.

Figure 3.22 : Enregistrement de contractions isométriques : les deux extrémités du muscles sont fixées. L'une supporte un capteur pour mesurer les forces exercées par le muscle. Le myographe enregistre ces forces.

Figure 3.23 : Enregistrement d'une secousse musculaire. A partir d'un stimulus on distingue trois phases : un temps de latence initial, une période de contraction et une période de relâchement de loin la plus longue.

Figure 3.24 : Modèles mécaniques du muscle proposés par Hill (A), par Sandow (B) et par Pringle (C) pour représenter : l'élément contractile (c_0), les éléments élastiques en série (ES) et en parallèle (EP) et l'élément visqueux (V).

Figure 3.25 : Rôle " amortisseur " des éléments élastiques lors d'une secousse musculaire. La tension précède le changement de longueur du muscle.

Figure 3.26 : Phénomène de sommation des effets de deux stimuli rapprochés : St1, St2. Lorsque le deuxième stimulus survient avant la fin de la réponse musculaire il y a sommation des deux secousses : la secousse résultante est plus forte et de durée plus longue.

Figure 3.27 : Expérimentation qui permet de rendre compte des propriétés d'élasticité et d'extensibilité du muscle. Lorsque une de ses insertions est sectionnée ou naturellement, lorsque l'articulation qu'il mobilise est à demi fléchie, le muscle peut se rétracter de 10 à 20% de sa longueur d'insertion (ou longueur de repos L_0) pour adopter une longueur définie : longueur d'équilibre. A l'opposé le muscle peut être étiré au delà de sa longueur de repos entraînant une augmentation de sa tension jusqu'à la limite de son élasticité. Au delà de cette limite ses fibres peuvent être traumatisées.

Figure 3.28 : Les propriétés élastiques du muscle sont aussi à l'origine de la formation de tétanos imparfaits ou parfaits selon la fréquence des stimuli.

Figure 3.29 : Relations entre la longueur d'étirement des sarcomères d'une fibre et les tensions développées. Le niveau de tension dépend directement du nombre de ponts d'union entre les filaments d'actine et de myosine.

Figure 3.30 : Relation entre tension et longueur d'un muscle entier isolé en contraction isométrique. La courbe de tension "active" correspond à la partie musculaire. Celle de tension

Chapitre 3.3 Unités motrices, fibres musculaires et activité physique

Figure 3.36 : Spécificités des différentes unités motrices (voir texte pour explication). Chaque unité motrice est caractérisée par la spécificité de son motoneurone α et des fibres musculaires que ce dernier innerve. A gauche : Unité motrice à motoneurone $\alpha 2$ ou phasique et fibres

musculaires à contraction rapide (FTb); A droite : Unité motrice à motoneurone $\alpha 1$ ou tonique et fibres musculaires à contraction lente (ST) Au centre : Unité motrice intermédiaire.

Figure 3.37: Résumé schématique des trois principaux types de fibres trouvés dans le muscle squelettique de sujets sédentaires.

Figure 3.38 : Deux des principales caractéristiques des trois variétés de fibres de muscles squelettiques: 1) la vitesse de contraction, 2) la fatigabilité

Figure 3.39 : Pourcentage de la surface totale occupée par les fibres ST dans des échantillons de muscles prélevés chez des athlètes de différentes disciplines

1.4 LA MUSCULATION

INTRODUCTION

La musculation représente l'ensemble des moyens qui permettent d'augmenter la force et la puissance musculaires.

Des motivations très différentes, cependant, poussent les sujets à pratiquer la musculation :

- le développement de la force maximale, pour se préparer aux compétitions d'haltérophilie.
- Le résultat esthétique : c'est le cas des culturistes qui vont s'attacher à mettre en valeur le galbe de leurs muscles suivant des critères bien codifiés.
- La recherche d'effets positifs sur le bien-être et la santé dans le cadre général d'un programme de mise en condition physique. Ces programmes s'adressent le plus souvent à des sédentaires ou à des sujets non sportifs. La musculation, outre le résultat esthétique, en sollicitant convenablement les grandes fonctions de l'organisme, augmente les capacités fonctionnelles des pratiquants.
- La récupération d'une fonction, à la suite d'une lésion de l'appareil locomoteur.
- Le renforcement musculaire de l'athlète, inhérent à sa préparation physique : **seul ce dernier objectif sera envisagé.**

Si personne actuellement ne doute plus des avantages de la musculation, il convient, pour en récolter les bénéfices, de respecter certains principes. En effet, la progression en force ne retentit pas obligatoirement sur la performance :

- la force nécessaire aux sports de combat tels, par exemple, le judo et la lutte, n'a pas les mêmes caractéristiques que celles de la force requise pour sauter en hauteur ou jouer au football. Il faut donc tenir compte de la spécificité des activités considérées.
- La force est, par ailleurs, combinée aux autres qualités physiques : la vitesse, l'endurance, la coordination et la souplesse. Or le développement de la force n'est pas toujours compatible avec celui des autres qualités : l'amélioration de la force maximale, par exemple, s'accorde mal avec l'entraînement et l'endurance. Il faudra, par conséquent, trouver la place adéquate de la musculation au sein du programme d'entraînement physique général de l'athlète.

En définitive, le développement de la force musculaire ne doit pas être une fin en soi : pour atteindre son objectif qui est l'amélioration de la performance, la musculation doit élever les indices de force de l'athlète, sans pour cela compromettre l'épanouissement des autres qualités physiques. C'est à cette condition seulement que l'on pourra enregistrer des progrès substantiels dans une spécialité sportive donnée.

3.4.1 - Mode d'expression de la force musculaire

La force développée par un athlète au cours de la pratique de sa spécialité sportive présente des caractéristiques différentes :

- l'haltérophile doit être capable de produire une force maximale, mais pendant une courte durée.
- la force requise en sport collectif et en cyclisme est certes moins élevée, mais elle est utilisée pendant toute la durée de l'épreuve.

- la réussite d'un saut dépend de la force explosive de l'athlète.

Il n'existe donc pas un seul mode d'expression de la force musculaire. On en distingue schématiquement trois :

- la force maximale
- la puissance
- l'endurance force.

3.4.1.1. La force maximale

Elle est mesurée en condition dynamique ou statique.

- La force maximale dynamique d'un groupe musculaire correspond à la charge la plus élevée que ce groupe peut mobiliser.
- La force maximale statique est la plus grande force que les muscles testés sont en mesure de développer face à une résistance insurmontable. On peut connaître sa valeur en utilisant un dynamomètre. Elle est plus élevée que celle de la force maximale dynamique, puisqu'elle ne réussit pas à mobiliser la résistance.

3.4.1.2. La puissance

C'est la capacité, pour un groupe musculaire ou un muscle, de vaincre une résistance avec une grande vitesse de contraction. Comme nous l'avons précédemment étudié, la puissance est le produit de la force par la vitesse : $P = F \times V$. Elle correspond à ce que les entraîneurs appellent aussi la « force explosive ».

Plus la résistance est difficile à vaincre, plus la composante force de cette relation prend de l'importance : une bonne puissance des membres inférieurs employée pour sauter en hauteur, dépend davantage de la force maximale des muscles extenseurs que de leur vitesse.

À l'inverse, la composante vitesse est prédominante lorsque la résistance est facile à vaincre. Cette situation est souvent observée pour les membres supérieurs : le punch du boxeur, la frappe de balle du joueur de tennis, le lancement du javelot sont certes liés à la force mais plus encore à la vitesse d'exécution.

3.4.1.3. L'endurance musculaire

C'est la capacité pour un muscle de produire une force moyenne ou modérée, alors que l'effort se prolonge, en résistant à la fatigue.

3.4.1.4. La force absolue et la force relative

La force s'exprime, suivant les spécialités sportives, de deux façons :

- La force absolue :
 - est la force produite par l'athlète indépendamment du poids corporel.
 - cet indice de force est utilisé par les lanceurs en athlétisme par exemple.
- La force relative :
 - est la même force, mais rapportée à l'unité de poids corporel.
 - cette valeur est prise en considération par les athlètes qui pratiquent une spécialité dans laquelle le poids corporel joue un rôle :
- les sauts en athlétisme : l'athlète doit propulser son corps dans l'espace : plus il est léger, plus il est avantagé.
- les sports de combat : les athlètes appartiennent à des catégories de poids bien précises.

3.4.2 - DONNEES THEORIQUES

3.4.2.1 - Facteurs de la force musculaire

La force musculaire dépend de nombreux facteurs :

- De la position de l'articulation : la force développée par un muscle est intégralement transmise aux leviers osseux qu'il mobilise lorsque la direction de son tendon est perpendiculaire à ce levier. (fig.1)
- De la mise en jeu simultanée de plusieurs muscles complémentaires (synergiques), pour réaliser un mouvement.
- De la section des muscles sollicités : plus celle-ci est grande, plus la force développée est importante.
- De la longueur à laquelle se trouve soumis le muscle qui se contracte. Comme nous l'avons précédemment étudié, Il existe en effet une relation entre la longueur du muscle et la tension qu'il est capable de développer. La longueur pour laquelle le muscle produit sa force maximale est sensiblement celle qui occupe lorsque l'articulation qu'il commande est en position moyenne (intermédiaire).

En conséquence, un muscle trop allongé ou trop raccourci par rapport à cette longueur optimale développera une tension moins élevée. (voir figure.)

- De la vitesse de contraction du muscle :

La force maximale et la vitesse maximale de raccourcissement du muscle varient de manière inversement proportionnelle ; ainsi, à mesure que la vitesse d'exécution s'élève, la force développée décroît. (voir figure)

La puissance est égale au produit de la force par la vitesse de contraction. La puissance maximale n'est obtenue ni pour une vitesse ni pour une force maximale, mais pour une fraction avoisinant les 40 % de la valeur maximale de la force et de la vitesse. Les fibres rapides produisent une puissance maximale supérieure à celle développée par les fibres lentes. (voir figure)

- Du nombre et de la qualité des unités motrices engagées dans la contraction musculaire :

Le recrutement des motoneurones α par le système nerveux central est fonction de leur taille : ils sont d'autant plus facilement activés qu'ils sont petits (unités motrices ST).

L'obtention de la force maximale dépend donc aussi de la faculté qu'a le système nerveux à élever son niveau d'activation pour recruter les gros motoneurones α : *le phénomène de la **concentration** se caractérise probablement en partie et pour un sujet donné, par la capacité à élever son niveau d'excitation.* La concentration est d'ailleurs déterminante dans toutes les activités sportives qui impliquent une grande mobilisation d'énergie à un moment précis. Cela est particulièrement évident en haltérophilie ou pour les lancers et les sauts et dans certains sports de combat.

Ce recrutement différentiel des motoneurones α explique aussi probablement le fait que la force développée sous hypnose au cours d'émotions intenses ou bien de motivations très fortes, puisse être supérieure à celle obtenue pendant les circonstances ordinaires.

- **Conséquences pratiques** : le nombre et la répartition des unités motrices lentes et rapides étant déterminés à la naissance et subissant peu de modifications, la vitesse dépendra en partie du bagage génétique des individus :

- Par contre comme la force maximale est fonction de la mobilisation du pourcentage le plus élevé des unités motrices, lentes et rapides et de la surface de section des fibres musculaires, un des buts de l'entraînement est d'améliorer le recrutement par le système nerveux central du nombre d'unités motrices (phénomène neuro-musculaire) et d'augmenter la surface de section de toutes les fibres musculaires (phénomène cellulaire).

- En revanche, l'amélioration de la puissance, pour laquelle le facteur vitesse entre en jeu, implique une participation préférentielle des unités motrices rapides. Les progrès dans ce domaine seront donc étroitement liés à l'équipement des sujets en fibres rapides (sous dépendance génétique) et à l'augmentation de la force résultant de programmes de musculation.

Cela correspond à ce que l'on constate en pratique : certains athlètes sont davantage prédisposés que d'autres à avoir de la détente, malgré les progrès obtenus par l'entraînement.

3.4.2.2 - Effet du développement de la force sur le muscle

Le développement de la force améliore la performance du muscle grâce à :

- une meilleure coordination des muscles synergiques responsables d'un mouvement ;
- la possibilité de recruter simultanément un plus grand nombre d'unités motrices ;
- des mécanismes qui diffèrent selon l'objectif poursuivi :

A-1) Entraînement à la force maximale

L'entraînement de la force maximale se caractérise par les modifications suivantes :

a) L'accroissement parfois considérable du volume musculaire :

- Cet accroissement est dû :
 - à l'épaississement de chaque fibre musculaire en raison de l'augmentation du nombre et du diamètre de leurs myofibrilles ;
 - à la " mise en service " de fibres musculaires déjà présentes auparavant, mais non fonctionnelles ;
 - de façon plus hypothétique à la formation de nouvelles fibres (hyperplasie). Cette question n'est toujours pas tranchée : pour la majorité des auteurs, le nombre total de fibres est déterminé génétiquement et il n'y a donc pas d'hyperplasie. Certains travaux cependant, font en revanche état d'une adaptation du muscle par une augmentation du nombre total de ses fibres.
- L'accroissement en épaisseur du muscle est favorisé par des exercices comportant de nombreuses répétitions par série, avec des charges moyennes ou légèrement supérieures à la moyenne (50 à 60 % de la charge maximale).

b) L'adaptation en longueur du muscle. :

- Le muscle a la propriété d'adapter le nombre de ses sarcomères à la longueur à laquelle on le fait travailler, de manière à produire sa force maximale à cette longueur.
- Il faut donc en musculation solliciter le muscle selon des amplitudes articulaires proches de celles que les athlètes adoptent dans leur spécialité sportive.

A-2) L'entraînement à la puissance.

Il se manifeste également par un accroissement en épaisseur du muscle, mais ses effets touchent préférentiellement les fibres à contraction rapide (F.T.).

Dans les activités qui requièrent de la puissance et dans lesquelles le corps doit être propulsé, l'excès de poids constitue un handicap : on doit prendre en compte les indices de force relative. Les lignes directrices de l'entraînement à la puissance se fondent par conséquent sur :

- la mobilisation très rapide des charges pour solliciter les fibres à contraction rapide
- des exercices comportant peu de répétitions par série, pour limiter la prise de poids.

Lorsque le muscle développe une force importante ou qu'il travaille à puissance élevée, il tire son énergie principalement du coupage ATP-Phosphocréatine.

A-3) L'entraînement à l'endurance force

L'entraînement, effectué avec des charges relativement légères, permet à l'organisme de poursuivre son travail, en retardant l'apparition de la fatigue. Le muscle s'adapte en accroissant considérablement le nombre des capillaires sanguins autour des fibres et en s'accoutumant à fonctionner avec des concentrations élevées d'acide lactique.

L'essentiel de l'énergie nécessaire pour cet entraînement est fourni par le métabolisme aérobie. La glycolyse anaérobie est également mise à contribution lorsque l'intensité des exercices augmente. L'ensemble de ces considérations est destiné à montrer que lorsque l'on veut développer tel ou tel aspect de la force, il est utile de s'appuyer aussi sur des données d'ordre physiologiques.

3.4.2.3- Relations entre la force et les autres qualités physiques

Un programme d'entraînement bien conçu comporte, en fonction des exigences de chaque spécialité, le développement simultané et harmonieux de plusieurs qualités physiques telles que la force, la vitesse, l'endurance, la coordination ou tout autre qualité spécifique d'une discipline donnée. Il est donc souhaitable, pour élaborer le programme, de connaître les interactions principales existant entre certaines de ces qualités.

1) Force et vitesse

- La vitesse est déterminée par l'association de trois facteurs principaux :
 - le temps de réaction
 - l'accélération
 - la vitesse gestuelle.
- L'accélération dépend de la force, mais l'utilisation de charges lourdes pour améliorer la force réduit la vitesse gestuelle.
- En d'autres termes, cela signifie qu'un sprinter doit posséder beaucoup de force dans les jambes pour porter son accélération. Mais, si ce sprinter cherche à développer sa force maximale uniquement au moyen de charges lourdes, il s'entraîne à une vitesse d'exécution trop lente et risque donc d'aller à l'encontre du but recherché.

En pratique, face à cet antagonisme, l'athlète doit savoir alterner et doser les entraînements de façon à trouver le compromis susceptible d'améliorer son accélération sans pour autant nuire à sa vitesse.

2) Force et endurance

Force et endurance constituent, on l'a vu, l'une des formes d'expression de la force musculaire. Cette qualité est très utile dans les activités qui se prolongent et pour lesquelles une certaine puissance est nécessaire. C'est le cas, par exemple, pour les activités suivantes : l'aviron, le canoë, la natation, le cyclisme, les sports collectifs et même la course à pied.

Cependant, du fait de la mise en jeu de voies métaboliques différentes, il existe une certaine incompatibilité entre le développement de la force pure et celui de l'endurance : le développement électif de l'un retentit défavorablement sur celui de l'autre.

L'association reste néanmoins possible et, à condition de respecter certaines règles, donne de très bons résultats.

Le principe général consiste à choisir des charges légères ou moyennes et à les mobiliser un grand nombre de fois. Certaines spécialités sportives permettent même de choisir le poids des charges de manière à ce que les répétitions durent le temps ou des fractions du temps de la compétition (aviron, cyclisme, sports collectifs).

| |
|---|
| Il convient également ici d'alterner judicieusement l'entraînement de la force et celui de l'endurance. |
|---|

3) Force et coordination

La musculation est souvent accusée de ne pas faire bon ménage avec la coordination : l'athlète augmente effectivement sa force mais au détriment de son habileté gestuelle. Autrement dit, ce que l'athlète gagne en force est perdu en technique. Dès lors, il peut échouer dans son entreprise sportive.

La musculation comporte en effet ce risque : les exercices pratiqués au cours de la préparation musculaire fondamentale, comme par exemple les mouvements de l'haltérophilie ou s'en apparentant, sont trop souvent éloignés du geste sportif proprement dit, aussi bien dans sa forme (composante spatiale) que dans son rythme (composante temporelle). Même la musculation spécifique, qui tente de restituer la forme du mouvement, ne respectera pas intégralement le rythme du geste, en raison de la surcharge.

Il est possible de remédier à ces inconvénients en programmant convenablement les séances de musculation lourde, de musculation spécifique et d'entraînement en situation réelle. Cette alternance doit permettre à l'athlète de retrouver les sensations justes du geste technique, tout en y intégrant la donnée supplémentaire qu'est la force.

C'est d'ailleurs actuellement ce qui se passe pour la plupart des disciplines sportives, puisque la majorité des athlètes savent désormais tirer parti des aspects positifs de la musculation.

| |
|--|
| En résumé, un programme de musculation doit tenir compte des autres qualités physiques requises pour réussir dans une spécialité sportive donnée. C'est au prix d'un entraînement contrôlé de la force en quantité et en qualité en fonction de la connaissance de ses interactions avec les autres qualités physiques et de son alternance avec le développement de ces qualités que la musculation portera ses fruits. |
|--|

3.4.3- OBJECTIFS ET ORIENTATIONS DE LA MUSCULATION

La musculation est, on s'en souvient, pratiquée avec succès à des fins diverses : esthétiques, hygiéniques et thérapeutiques.

En tant que qualité physique de base et qu'adjuvant des autres qualités, vitesse et endurance, la force est un facteur essentiel de la progression des performances de l'athlète.

Il est donc tout à fait justifié de trouver la musculation en bonne place dans le programme de préparation physique de l'athlète.

Schématiquement, les programmes de musculation comportent deux grandes périodes :

- une période de musculation générale,
- une période destinée à augmenter les indices de force.

Chacune de ces périodes comprend deux types de travail :

- un travail fondamental ou travail de base,
- un travail spécifique dans lequel on cherche à respecter la structure du geste sportif de l'athlète.

- *La période de musculation générale* a pour but de préparer l'athlète à la deuxième période qui est celle de gain de la force.

Elle dure environ un mois à un mois et demi. C'est à ce moment que l'athlète est familiarisé à la technique des exercices et qu'il est averti des précautions à prendre pour s'entraîner correctement sans subir de dommages.

Le programme s'adresse à tous les groupes musculaires dans l'optique :

- d'opérer un renforcement général,
- de corriger un point faible éventuel.

La méthode de progression est soit globale, intéressant des groupes musculaires entiers, soit analytique, impliquant une action musculaire précise.

- *La deuxième période consacrée au développement de la force maximale* est caractérisée par un travail avec charges lourdes.

Pendant chacune de ces périodes, les exercices fondamentaux alterneront avec les exercices spécifiques, afin de transférer le gain de force à la spécialité sportive de l'athlète.

Pour atteindre son objectif, le temps imparti à la musculation devra tenir compte :

- du temps d'entraînement global de l'athlète,
- des exigences de la spécialité sportive,
- du niveau de l'athlète.

Il est évident que la force n'intervient pas de façon identique dans toutes les spécialités sportives et le temps consacré à son amélioration est pondéré en fonction du degré d'importance qu'on doit lui accorder.

Ainsi l'expérience montre que pour les activités ne faisant apparemment pas appel à la force, comme la course à pied de longue distance ou la course cycliste, les athlètes utilisent néanmoins la musculation avec profit.

En résumé, la musculation ne se présente pas comme une fin en soi mais comme un moyen au service de l'efficacité de l'athlète. On a toutes les chances d'obtenir de bons résultats si les principes de la musculation sont respectés et s'ils sont appliqués judicieusement aux spécialités sportives.

3.4.4- MOYENS : LES RESISTANCES OU CHARGES

3.4.4.1- Les résistances

Le principe de la musculation consiste à soumettre le muscle à une surcharge appelée résistance ou charge, afin qu'il développe une plus grande force. De nombreuses résistances sont utilisées en musculation (poids et haltères, charges additionnelles, poids du corps ou du partenaire, etc...). Elles sont réparties en deux grandes catégories :

- les résistances fixes,
- les résistances variables.

La connaissance de leurs caractéristiques permettra à l'éducateur de mieux choisir les procédés de musculation en fonction de ses objectifs.

A-1) Les résistances fixes

a) Définition : La valeur de la résistance reste constante pendant la réalisation de l'exercice. Le poids d'un haltère, par exemple, ne varie pas au cours de l'exécution d'un exercice.

b) Problèmes posés par ces résistances : Alors que la résistance externe ne change pas, la force d'un muscle ne demeure pas constante pour deux raisons :

- Du fait du changement de longueur du muscle au cours du mouvement : la force développée par le muscle est fonction de sa longueur. Cette propriété a été évoquée précédemment.
- Du fait des conditions d'action du muscle sur les leviers osseux qu'il mobilise : pour une charge donnée, plus l'angle de traction du muscle se rapproche de 90°, moins la force exercée par le muscle est importante, et inversement.

En conséquence, la résistance ne s'adaptant pas, la tension du muscle n'est donc pas maximale pendant tout le mouvement.

c) Avantages : • C'est une musculation facile à mettre en œuvre.

- Beaucoup de résistances fixes sont mesurables et graduables, ce qui permet de constater et de contrôler avec objectivité les progrès réalisés.

A-2) Les résistances variables

a) Définition : Pour remédier aux inconvénients qu'induit l'utilisation des résistances fixes, sont apparus des procédés qui permettent de faire varier la résistance externe au cours du mouvement de telle sorte que le muscle atteigne sa tension maximale à n'importe quel angle de l'articulation.

b) Les appareils isocinétiques :

- Ces appareils imposent la vitesse du mouvement. La tension du muscle est maximale durant tout le déroulement du mouvement, mais à une vitesse imposée.
- La vitesse est choisie en fonction de l'objectif poursuivi par l'athlète ou l'éducateur et de l'intérêt qu'elle présente pour l'activité sportive considérée.

c) D'autres appareils, conçus selon un autre principe, font varier la résistance externe : certains d'entre eux utilisent des poulies ovales, d'autres modifient la longueur du bras de levier de la résistance, selon des normes et des proportions qui coïncident avec les caractéristiques du mouvement humain, de telle sorte que la charge de l'appareil varie de la même façon que la force maximale du sujet.

Le principe de ces appareils est valable, mais sa mise en application n'est pas toujours évidente.

Les appareils à résistance variable présentent l'avantage d'obtenir la tension maximale du muscle sur toute sa course, mais le rythme de travail ne correspond pas toujours à celui des spécialités sportives. Les gestes de celles-ci comportent en effet souvent des phases d'accélération qui sont déterminantes pour réussir une performance.

Le matériel est en outre souvent sophistiqué et onéreux.

A-3) Les résistances insurmontables : contraction isométrique : résistances fixes

a) Définition : Ce sont les charges que, par définition, un sujet ne peut pas mobiliser. Elles sont utilisées pour l'entraînement de la force statique.

b) Les résistances : Toutes les formes d'opposition conviennent pour servir de résistances : mur, barrière, partenaire, etc... Un peu de matériel et d'imagination suffisent donc dans cette méthode.

c) Inconvénients :

- La force maximale est toujours obtenue par une valeur angulaire bien précise : il faut faire travailler le muscle à des angles différents de façon à le solliciter dans son ensemble
- Cette musculation statique est très éloignée de la contraction musculaire qu'imposent la plupart des gestes sportifs.
- Les tensions sous-maximales sont difficiles à doser, donc à contrôler.

3.4.4.2 - Exemples de résistances

D – II -1) Résistances fixes et ajustables

a) Moyens utilisés pour la musculature lourde :

Les moyens sont très nombreux. Nous n'en décrivons succinctement que quelques-uns, choisis en raison de la fréquence de leur utilisation et de la simplicité de leur application pratique. Nous mentionnerons également les principaux groupes musculaires sollicités ainsi que les précautions élémentaires à prendre.

- Haltères et barres à disques : • Les mouvements de l'haltérophilie, épaulé-jeté et arraché : ces mouvements sont utilisés à des fins de musculation. Ils comportent schématiquement deux phases (fig. 5) :

- La première phase est sensiblement commune aux deux mouvements : la barre est soulevée de terre et tirée, bras tendus en haut des cuisses, grâce à une extension énergique et complète des jambes et du corps.

La prise de main correspond pour l'épaulé à la largeur des épaules et environ au double de cette largeur pour l'arraché. Pendant cette phase, la barre doit rester dans un plan vertical le plus proche possible du plan frontal passant par le centre de gravité du corps : elle doit, en pratique, frôler les tibias et les cuisses au cours de son trajet.

- Durant la deuxième phase, et grâce à la vitesse acquise à la fin de la phase précédente, la barre est portée :

- aux clavicules dans l'épaulé-jeté, d'où, après un temps réservé à l'équilibre et au placement, elle sera poussée, grâce à une flexion des jambes et une extension des bras, à bout de bras ;
- directement à bout de bras dans l'arraché.

- Pour conclure avec succès le mouvement, les haltérophiles utilisent souvent la flexion des jambes ou la fente, ce qui leur permet de se glisser sous la barre.

Principaux muscles sollicités : ils sont nombreux :

- Toute la chaîne des extenseurs nécessaires au redressement :
- triceps sural

- quadriceps (et ischio-jambiers)
- lombaires et dorsaux

• Puis :

- fléchissement de l'avant-bras
- deltoïdes et trapèzes
- extenseurs de l'avant-bras dans l'épaulé-jeté.

Précautions à prendre :

- Le dos doit conserver ses courbures normales. Une cale placée sous les talons permet de remédier à un manque éventuel de souplesse des chevilles.
- La flexion au niveau du rachis doit être évitée à tout prix. Elle occasionne des lésions du rachis et notamment des disques inter-vertébraux de la région lombaire.
- Des charges légères sont à recommander chez le débutant pour l'initier à la technique des mouvements.

• Autres utilisations des haltères et des barres à disques :

- *les squats* (figure) :

• Le sujet se tient debout, pieds légèrement écartés ; une cale se place éventuellement sous ses talons.

• La barre repose sur la nuque, parfois sur les clavicules. Il s'agit alors d'exécuter des séries de flexions et d'extensions des membres inférieurs en cessant la flexion lorsque le fémur est parallèle au sol. En pratique, la barre étant maintenue par deux supports, le sujet se baisse, place sa barre puis exécute sa série. Celle-ci achevée, il remet la barre sur les supports.

Principaux muscles sollicités :

- extenseurs des membres inférieurs,
- muscles lombaires et dorsaux.

Précautions à prendre :

- Éviter le dos rond, à cause des contraintes imposées à la colonne lombaire : penser à conserver le regard horizontal.

Variantes :

- Séries avec des flexions moins complètes (1/4 de squats).
- Le mouvement peut être complété par la montée sur un banc à l'aide d'une jambe et terminée par une extension complète de celle-ci (figure).
- On change ou non de jambe à chaque répétition.

- *Tirage des bras ou rowing* (figure) :

- Le sujet, debout, a les jambes tendues.
- La barre, tenue à bout de bras, se trouve au niveau des cuisses. L'écartement de la prise des mains correspond à peu près à la largeur du bassin.
- Le mouvement consiste, au moyen d'une élévation des bras, et d'une flexion de l'avant-bras, à amener la barre sous le menton.
- Le reste du corps demeure immobile.
- Les coudes doivent monter jusqu'au niveau du menton.

Principaux muscles sollicités :

- deltoïdes

- trapèzes
- rhomboïdes
- fléchisseurs de l'avant-bras.

Variantes :

- Le sujet, en décubitus ventral sur un banc surélevé, tracte la barre vers lui (figure).
- Le sujet peut remplacer la barre et utiliser des haltères courts qu'il soulève alternativement.

Inconvénients : la cage thoracique, plaquée sur le banc, cause une gêne respiratoire.

- *Développé-couché* (figure)

- Le sujet est en décubitus dorsal sur un banc, jambes fléchies et pieds sur le banc, de façon à mettre toute la surface du dos en contact avec le banc.
- La barre est placée sur un support, juste au-dessus du niveau des yeux du sujet.
- Le sujet se saisit de la barre et exécute des mouvements de flexion et d'extension des bras.

Principaux muscles sollicités :

- triceps
- deltoïdes
- pectoraux.

Précautions à prendre :

- Ne pas oublier de mettre les pieds sur le banc et fléchir les genoux de façon à éviter la lordose lombaire.

Variantes : elles portent sur la position de départ :

- assis sur un banc
- allongé sur une planche inclinée (figure)

- ***Pull-over*** (figure) :

- Le sujet est en décubitus dorsal sur un banc horizontal, jambes fléchies, tête dépassant l'extrémité du banc.
- La barre est située en arrière et au-dessous du plan de la tête.
- Le mouvement consiste à amener la barre jusqu'à la poitrine, puis à la ramener à sa position de départ en contrôlant le retour.

Principaux muscles sollicités :

- pectoraux
- grands dorsaux
- triceps
- abdominaux

Précautions à prendre :

- Mettre les jambes en crochets pour éviter la lordose lombaire.
- Contrôler parfaitement le retour de la barre à sa position de départ.

- ***Ecartés latéraux :***

- Matériel : haltères courts

- Le sujet est debout, les bras pendant le long du corps : il élève latéralement les deux bras tendus jusqu'à l'horizontale (figure).

Principaux muscles sollicités :

- sus-épineux
- deltoïdes
- trapèzes

Variantes :

- Ecartés-latéraux en décubitus dorsal sur un banc, genoux fléchis : ils sollicitent principalement les pectoraux (figure).
- Ecartés-latéraux en décubitus ventral sur un banc : ils font intervenir les deltoïdes (faisceaux postérieurs), les trapèzes, les rhomboïdes et angulaires (fig. 14)

- Systèmes avec poulies :

- Tous les exercices précédents utilisent les charges selon la seule direction de la pesanteur.
- Les poulies permettent de changer de direction, accroissant ainsi les possibilités d'utilisation des poids.

Ces exemples ne représentent qu'un bref aperçu des moyens dont dispose l'athlète pour augmenter sa force :

- Les haltères courts donnent la possibilité d'effectuer un travail très localisé.
- L'aménagement et l'inclinaison des bancs et des plinths permettent d'ajouter de nombreuses variantes aux exercices de base.
- Le recours aux presses horizontales, verticales ou obliques présente l'avantage de travailler avec plus de sécurité et de confort.
- D'autres appareils très sophistiqués, mais onéreux, sont conçus pour permettre à l'athlète d'exécuter la plupart des exercices de base et leurs principales variantes.

b) Moyens utilisés pour la musculation légère

Les exercices précédents, exécutés avec des charges lourdes, peuvent, bien entendu, l'être également avec des charges légères. D'autres résistances offrent cependant l'avantage de pouvoir être utilisées au cours du geste sportif lui-même.

- Les charges additionnelles (figures à) :

- sacs de sable
- chaussures lestées
- ceinture ou gilet lestés
- engins lestés : balles, javelots, massues et médecine-balls

Ce matériel peut notamment servir à augmenter la difficulté des exercices destinés au renforcement des abdominaux et des dorsaux.

- Le poids du corps :

• Avec appareils

Ils constituent d'excellents moyens de renforcement musculaire et les mouvements qu'ils permettent d'effectuer coïncident parfois avec le geste sportif que l'on désire renforcer (figures à) :

- barres parallèles
- barres
- espaliers
- planches inclinées, plinths
- cordes
- bancs, haies

• Sans appareil (figures à) :

Avec son propre poids :

- pompes
- courses en côte
- combats de coqs
- multisauts
- abdominaux, dorsaux, etc...

En utilisant le poids d'un partenaire.

Les exercices de musculation, seul ou avec partenaire, sont pléthoriques. De nombreux ouvrages leur sont consacrés.

2- Résistances variables

La résistance, par définition, varie au cours du mouvement.

a) Le partenaire :

Celui-ci, en opposant une résistance raisonnée, constitue un excellent "moyen" de musculation. On peut notamment conserver, grâce à ce procédé, le rythme global d'un mouvement sportif, à condition de bien expliquer aux exécutants l'objectif recherché.

b) Les ressorts et élastiques (sandows) (fig.39 à 43) :

Ils possèdent leurs adeptes, mais présentent néanmoins un inconvénient : la résistance augmentant en fin de mouvement a pour effet de le ralentir, alors que, le plus souvent, la fin d'un geste sportif est accélérée.

c) Les appareils à résistance variable :

Ces appareils, on s'en souvient, permettent aux muscles de développer leur tension maximale pendant tout le déroulement du geste. Ils sont conçus selon deux grands principes :

- Certains d'entre eux font varier le diamètre des poulies, ou la longueur du levier mobilisé, de telle sorte que la force musculaire reste maximale pendant tout le mouvement. Les appareils "Mac Levy ou Nautilus" en sont des exemples.

- D'autres appareils imposent une vitesse constante au raccourcissement du muscle : la contraction est isocinétique. La vitesse est choisie en fonction des objectifs poursuivis par les utilisateurs, entre 0 et 360°/seconde. La force du muscle, pour une vitesse donnée, est maximale quel que soit l'angle de l'articulation. Le "Mini-Gym et le Cybex" par exemple fonctionnent selon ce principe. Les résultats obtenus par ces procédés de musculation semblent intéressants, mais nous manquons du recul suffisant pour juger de leur efficacité réelle en matière d'activités sportives.

Résumé :

L'entraîneur dispose d'un large éventail de surcharges. Celles-ci sont réparties en deux grandes catégories : les résistances fixes et les résistances variables. Selon les exigences des spécialités, les objectifs poursuivis et les moyens mis à sa disposition, l'entraîneur, averti des particularités propres à ces résistances, pourra élaborer en connaissance de cause le programme de musculation de ses athlètes.

3.4.5- METHODES UTILISEES POUR DEVELOPPER LA FORCE

3.4.5.1-Principes généraux

Afin d'en retirer le maximum de bienfaits, le programme de musculation devra tenir compte :

- des particularités de la spécialité sportive ;
- des besoins de l'athlète.

Le choix des diverses modalités du programme portera notamment sur :

1) Le type de contraction musculaire :

- statique
- dynamique, selon les régimes suivants :
 - concentriques
 - excentriques
 - isocinétique
 - plyométrique (le raccourcissement du muscle est dans ce cas précédé de son étirement).

2)Le choix des exercices :

- des exercices fondamentaux visant à développer l'ensemble des groupes musculaires du sujet, dans l'optique d'un renforcement général ;
- des exercices plus spécifiques de l'activité pratiquée.

3) Le protocole des progressions :

a) Détermination des charges de travail :

Pour un exercice donné, on détermine toujours par tâtonnement, la résistance maximale que peut soulever ou supporter un athlète, soit une fois, soit plusieurs fois. Les charges de travail seront ensuite choisies en fonction du pourcentage de cette valeur maximale.

b) Progressions :

Elles sont très nombreuses. Nous ne mentionnerons ici que les plus pratiquées.

- Progressions par paliers : elles comportent trois modalités d'application :

- La charge et le nombre des répétitions sont maintenus constants :exemple : 70 % x 8 répétitions x 5 séries.
- La charge est conservée, mais on fait varier les répétitions :exemple : 70 % x 8 + 70 % x 6 + 70 % x 4 + 70 % x 3 + 70 % x 2 et on remonte : 70 % x 3 etc...
- Le nombre des répétitions est maintenu constant, mais la charge varie (c'est l'entraînement par doublés ou triplés) exemple : 85 % x 2 + 90 % x 2 + 95 % x 2 + 97 % x 2.

- Progressions en pyramide :

La charge augmente en même temps que diminuent les répétitions, ou inversement.
Exemple : 75 % x 6 ; 80 % x 5 ; 85 % x 4 ; 90 % x 3 ; 95 % x 2 ; 100 % x 1 ; avec la possibilité de redescendre partiellement ou toute la pyramide : c'est la pyramide inversée.

c) Les circuits : La forme d'entraînement en circuit est utilisée lorsque l'on veut associer au développement de la force celui d'une autre qualité, en particulier l'endurance.

Les athlètes passent par un certain nombre d'ateliers dans lesquels des exercices précis sont à effectuer. La durée et la charge du travail par atelier, ainsi que la récupération lors du changement d'atelier, doivent être strictement respectées.

Le choix des résistances, le nombre des répétitions par série, le nombre des séries, la récupération entre les séries, la cadence du travail plus ou moins rapide, lorsqu'ils sont judicieusement combinés, permettent à l'entraîneur et à l'athlète d'élaborer un programme de musculation adapté aux exigences de la spécialité sportive pratiquée et aux objectifs de l'athlète.

Schématiquement, l'entraînement de la force va consister à développer l'une des caractéristiques suivantes :

- la force maximale
- la puissance
- l'endurance force

3.4.4.2 Développement de la force maximale

Elle est, en règle générale, améliorée au moyen de résistances sub-maximales proches du maximum et de charges maximales.

1- L'entraînement statique (contraction isométrique)

Il consiste à effectuer des contractions maximales contre une résistance immobile (insurmontable).

a) Protocole des séances :

- Exercices : 5 à 6 par séance, choisis en fonction des groupes musculaires à développer. Chaque exercice est accompli dans trois positions articulaires différentes, afin de solliciter le muscle sur toute sa course.
- Durée de l'exercice : 6 secondes environ. Il est conseillé d'augmenter progressivement le degré de la tension musculaire, de façon à atteindre son maximum vers la troisième ou quatrième seconde.
- Répétitions : 3 répétitions par exercice (donc 9 répétitions environ par groupe musculaire).
- Récupération :
 - Quelques secondes (30 environ) entre chaque répétition.
 - 2 à 3 minutes entre les exercices (attendre que la fréquence cardiaque soit redescendue au-dessous de 100).
 - Profiter de la récupération pour bien respirer et mobiliser les muscles sollicités.

b) Intérêt :

- La mise en œuvre de ce procédé de musculation est très facile : une salle de musculation n'est pas indispensable : l'environnement, arbres, murs, barrières ou partenaires, par exemple, constituent d'excellentes résistances.
- Des résultats sont obtenus rapidement.

- On peut s'adresser à des groupes musculaires précis selon des positions fondamentales : la phase terminale d'un lancer ou celle d'un service, par exemple.
- Elle peut être combinée à la musculation dynamique : arrêt pendant trois secondes au cours d'un squat, par exemple.
- Elle est particulièrement indiquée pour les muscles dont le maintien postural est la fonction principale.

c) Inconvénients :

- Le type de la contraction est bien souvent éloigné de celui de la plupart des activités sportives.
- La force maximale obtenue au moyen de cette méthode atteint rapidement ses limites. On peut retarder ce moment en adoptant systématiquement des angles de contraction variés.
- À moins de disposer de salles d'entraînement équipées de matériel étalonné (dynamomètre), il est difficile de contrôler avec précision la force développée.

2) L'entraînement dynamique en régime concentrique :

- Le programme de musculation, en appliquant cette méthode, est habituellement étalé sur deux grandes périodes :
 - d'abord une période préparatoire au travail de la force ;
 - ensuite une période visant à améliorer puis à maintenir la force maximale proprement dite.
- Chacune de ces périodes comprend deux types de travail :
 - un travail fondamental destiné au renforcement général de la musculature, fait appel aux moyens classiques de la musculation lourde ;
 - un travail spécifique, réservé à des chaînes et groupes musculaires précis, s'adresse aux gestes fondamentaux de la spécialité sportive considérée. Ce travail doit si possible respecter la structure globale ainsi que le rythme du geste sportif.

a) Le travail fondamental pendant la période de préparation :

Ce travail peut être précédé, si besoin, d'une période de mise en condition physique générale. L'athlète est tout d'abord initié à la technique des exercices, et averti des précautions à prendre. L'entraînement consiste, en règle générale, à mobiliser un grand nombre de fois des charges moyennes, de façon à réaliser un volume de travail relativement important pendant la séance.

• Les exercices :

- 8 à 10 exercices, choisis de manière à solliciter l'ensemble des groupes musculaires de l'athlète (aussi bien des muscles responsables du mouvement proprement dit que ceux impliqués dans leur soutien).

• Intensité : - 50 à 60 % du maximum.

• Répétitions :

- de 6-8 répétitions à 12-15 répétitions ;
- de 6 à 8 répétitions suffisent pour augmenter les indices de force ;
- 12 à 15 répétitions développent en plus le volume musculaire, déterminant ainsi une prise de poids de l'athlète.

• Cadence :

- moyenne.

• Séries : - 3 à 5.

• Récupération entre les séries : - 2 à 4 minutes.

• Remarques pratiques pour conduire la séance :

- Pour obtenir un travail efficace, il faut que le nombre total des répétitions par exercice soit supérieur à 30-35.
- Pour s'assurer que la charge n'est pas trop lourde, l'athlète doit pouvoir réaliser sans interruption une série comportant le double de répétitions que celle proposée. Ainsi, s'il lui faut, par exemple, mobiliser une charge de 45 kg 6 fois pendant 5 séries, il doit être capable de soulever 12 fois cette charge à la suite.
- Pour démarrer une nouvelle série, la fréquence cardiaque doit être redescendue au-dessous de 100.

b) La période du développement des indices de la force maximale :

- Pour atteindre cet objectif, on utilise indifféremment les progressions en pyramide ou par paliers.
- Les exercices, moins nombreux, sont retenus en fonction de l'intérêt qu'ils présentent pour la spécialité sportive de l'athlète.
- Les charges sont plus lourdes et les répétitions moins nombreuses.

- Progression en pyramide :

Prenons comme exemple un athlète dont le record est 100 kg au développé-couché. La séance peut s'organiser comme suit :

75 % x 6 ; 80 % x 5 ; 85 % x 4 ; 90 % x 3 ; 95 % x 2 ; 100% x 1

A 100 kg, selon le moment du cycle et selon l'état de fatigue de l'athlète, celui-ci effectue une tentative de record, à 102,5 kg par exemple.

La séance se termine :

- soit par 2 ou 3 séries de 3 répétitions à 80 ou 85 % du maximum du jour ;
- soit en redescendant la pyramide (pyramide inversée).

Les pyramides, plus ou moins " larges ", peuvent constituer une transition entre le travail préparatoire à la force pure.

- Progression par paliers :

Le record du sujet, arbitrairement fixé, est toujours de 100 kg au développé-couché :

85 kg x 2 ; 90 kg x 2 ; 92 kg x 2 ; 95 kg x 2 ; 97 kg x 2 ; 100 kg x 1 ou 2 fois
puis vient la recherche du maximum.

On peut également procéder par triplés : 85 kg x 3, etc...

Les séries très courtes et les charges importantes caractérisent cette progression.

- Aussi bien pour le travail en pyramide que pour celui par palier :

- la cadence d'exécution est d'autant plus lente que les charges sont lourdes ;
- la durée de la récupération entre les séries est plus longue : 4 à 6 minutes ;
- la recherche du maximum n'est pas systématique : elle dépend de l'état physique de l'athlète
- les charges sont toujours augmentées progressivement pendant la période de l'entraînement de la force.

- Les exercices : ils sont communs aux deux périodes et sont habituellement choisis parmi les exercices suivants :

• *ceintures scapulaires* :

- développé-couché ou incliné
- tirage des bras : debout, en décubitus ventral
- pull over
- écartés latéraux : debout, en décubitus dorsal ou ventral
- tirage haut, au moyen d'une poulie (mains en pronation ou en supination)

• *train inférieur* :

- épaulé et arraché
- squat, 1/2, 1/4 ou avec banc
- presse verticale, oblique ou horizontale

• *ceinture abdominale* :

- abdominaux :
 - à la planche inclinée ou à l'espalier avec ou sans charges additionnelles
- dorsaux au plinth, avec ou sans charges additionnelles.

Cette liste n'est évidemment pas exhaustive. Nous n'avons fait que rappeler les mouvements de base pratiqués avec haltères et barres à disques et citer quelques unes de leurs variantes.

c) Musculation spécifique :

Les résistances utilisées doivent permettre de respecter la structure générale du geste et les caractères de la contraction musculaire. Cette musculation se pratique pendant les deux périodes précédentes (renforcement général et travail de force proprement dit), en alternance avec la musculation fondamentale.

Au cours de la saison, à mesure que l'on se rapproche des compétitions importantes, la charge baisse et la vitesse d'exécution augmente de façon à associer la force et la vitesse sans modifier la technique du geste.

Les exercices présentent des similitudes très grandes avec le geste ou les parties du geste à travailler : c'est, par exemple, l'avancée du corps et le retard du bras qui préparent la phase finale en coup de fouet d'un lancer de javelot, un travail de griffé au triple saut avec gilet lesté, ou bien encore un lancer de jambe libre en saut en hauteur avec une chaussure lestée.

En pratique, le nombre des exercices et de leurs variantes est illimité puisqu'il peut être augmenté à volonté, au gré des besoins personnels de l'athlète.

L'essentiel, pour un sujet, consiste ici à trouver l'exercice capable de corriger son déficit ou d'améliorer la force d'une séquence précise d'un mouvement. Il lui faut surtout bien comprendre l'intention qui a motivé le choix de cet exercice afin d'en tirer le meilleur profit.

3) L'entraînement dynamique en régime excentrique

Cette méthode de musculation est utilisée par certains entraîneurs pour développer les indices de la force maximale. Elle consiste à faire supporter à l'athlète une charge supérieure à celle qu'il est réellement capable de porter. Contraint de céder sous la charge, il doit néanmoins la freiner au maximum de ses possibilités, tel que cela se produit en développé-couché, par exemple. Il est alors démontré que l'on constate chez l'athlète des indices de force plus élevés que ceux obtenus par les autres méthodes.

Ce procédé est essentiellement utilisé par des athlètes en quête d'indices de force très élevés (haltérophiles, lanceurs lourds).

Les progrès enregistrés par cette méthode ne semblent pas supérieurs à ceux obtenus par la musculation dynamique concentrique classique. Il faut en revanche être bien préparé avant d'y recourir sous peine de s'exposer à des douleurs musculaires importantes et gênantes pour la suite de l'entraînement.

Peut-être est-ce pour cela que cette méthode n'est pas très utilisée ?

4) L'entraînement dynamique en régime isocinétique

Le travail à vitesse constante est également intéressant pour développer la force maximale. Il faut pour cela choisir une vitesse faible. L'athlète est alors obligé de développer une force considérable qui sollicite toutes les fibres musculaires (S.T. et F.T.). Elle est maximale pour tous les angles du mouvement.

Théoriquement, ce procédé de musculation devrait permettre d'obtenir de bons résultats.

En pratique, il s'adresse surtout aux activités dans lesquelles on retrouve le même type de contraction musculaire : la natation, l'aviron, le canoë le kayak ou le cyclisme par exemple.

Cette méthode de musculation est également indiquée en rééducation dans la mesure où elle permet de doser le travail et de contrôler avec précision les progrès. On peut se demander, en revanche, si elle est adaptée aux activités dont la gestualité se caractérise par des changements de rythme importants.

Dans l'attente de résultats plus objectifs et complets, subsiste encore un écueil important : le coût du matériel.

5) L'entraînement combiné statique et concentrique

Au cours d'un mouvement, un squat, par exemple, l'athlète s'arrête pendant trois ou quatre secondes à des angles préalablement définis. Ce procédé, souvent utilisé lors de l'entraînement fondamental, semble donner toute satisfaction à ceux qui en font usage.

3.4.5.3- Développement de la puissance

Cette qualité qui associe la force et la vitesse permet de vaincre rapidement une résistance.

Néanmoins, rappelons que la vitesse maximale moyenne d'un mouvement est inversement proportionnelle à la résistance imposée : plus la charge est élevée, moins la vitesse d'exécution est grande.

Le développement de la détente consiste donc à trouver le meilleur compromis entre la charge à mobiliser et la vitesse du mouvement afin que cette qualité soit applicable à une activité sportive.

Travailler la détente doit, en effet, prendre en compte les caractéristiques de la spécialité :

- Elle peut requérir beaucoup de force pour réaliser un mouvement. Dans ce cas, les résistances choisies pour s'entraîner seront élevées : projeter le corps dans l'espace, par exemple.
- Elle peut faire de la vitesse le facteur prédominant : ainsi en est-il pour les lanceurs ou les tirs en sport collectif, entre autres. Dès lors, il conviendra de diminuer les charges pour privilégier la vitesse d'exécution.

Dans certaines activités, notamment les sports collectifs, il est très important de conserver une bonne détente jusqu'à la fin de la partie. On peut donc ajouter, selon les besoins, un troisième aspect au développement de la détente : " l'endurance détente ".

1) Entraînement fondamental

a) Principes généraux :

Les progressions s'appuient principalement sur la méthode dynamique concentrique.

Les résistances et les exercices sont les mêmes que ceux utilisés pour le développement de la force maximale.

L'entraînement proprement dit à la détente doit être précédé d'une période préparatoire identique à celle que l'on a définie dans le cas du travail de la force maximale.

Les progressions de l'entraînement fondamental sont établies selon les règles suivantes :

exercices : 4 à 8, choisis en raison de leur similitude avec un mouvement ou la partie d'un mouvement de la spécialité de l'athlète.

charges : 40 à 80 % de la charge maximale, selon la composante à laquelle on s'adresse : force, vitesse et endurance.

b) Exemples de progression

- Par palier : le tableau suivant résume le protocole adopté en fonction des objectifs poursuivis (tableau)

Exemples d'activités auxquelles s'adressent ces progressions :

Progression 1 :

- athlétisme : sauteurs, lanceurs, coureurs de vitesse
- sports collectifs pour les sauts en extension ou les démarrages : handball, basket-ball, volley-ball, football.
- sports de combat : judo, lutte.

Progression 2 :

- athlétisme : coureurs de vitesse, lanceurs (bras, tronc)
- sports collectifs pour les changements de direction ou les tirs : football, handball, basket-ball.

Progression 3 :

- sports collectifs pour leur durée : football, basket-ball, handball
- aviron, canoë-kayak.

| Objectif poursuivi | Charges % de la charge maximale | Cadence d'exécution | Nombre de répétitions | Nombre de séries | Récupération entre les séries |
|---|---------------------------------|---------------------|---|------------------|-------------------------------|
| 1 Puissance: composante force (sauts) | 60 à 80 % | explosive | 5 à 7 | 2 à 4 | 2 à 4 min complète |
| 2 Puissance: composante vitesse (vivacité) | 40 à 60 % | maximale | 6 à 8 | 2 à 4 | 2 à 4 min complète |
| 3 Puissance : composante endurance | 40 à 50 % | rapide | maximale pendant un laps de temps défini ex : 45'' | 2 à 4 | 3 à 4 min active incomplète |

Tableau : Synthèse des protocoles en fonction des objectifs poursuivis.

En pyramide : 4 à 8 exercices : 40 % x 8 ; 60 % x 6 ; 80 % x 4 ; 70 % x 5 ; 50 % x 6 ; 40 % x 8

- cadence maximale
- récupération entre les séries : 2 à 4 min (complète).

Cette progression présente l'avantage de solliciter simultanément les composantes force et vitesse. Elle développe une forme de détente utile dans bien des activités sportives, en particulier les sports collectifs.

Remarques : Lorsque la détente de l'athlète lui sert à propulser son corps dans l'espace, il faut prendre en considération les indices de force relative et limiter à 8 le nombre des répétitions par série afin d'éviter une prise de poids excessive.

2) Entraînement spécifique

Guidé par le souci de transférer fidèlement les indices de force à la spécialité sportive, il est pratiqué en alternance avec l'entraînement fondamental.

Il prend d'autant plus d'importance que l'on se rapproche de la période des compétitions et doit être régulièrement pratiqué lorsqu'il s'agit de sports collectifs.

Les intentions, les moyens, les exercices sont donc les mêmes que ceux mentionnés au paragraphe concernant le développement de la force, les différences portant principalement sur les charges :

- Pour développer la force maximale, les charges sont plus lourdes : on parle d'entraînement spécifique " lourd " ;

- Pour développer la détente, les résistances, quand on les utilise, sont moins élevées : on parle alors d'entraînement spécifique " léger " .

La conséquence liée à la différence de charge est la suivante : lors d'un entraînement spécifique " lourd ", le rythme d'exécution des mouvements est souvent très modifié, alors que l'entraînement spécifique " léger " permet de conserver intactes les caractéristiques spatio-temporelles des gestes sportifs. Les exercices avec bancs sont, par exemple, un excellent moyen pour développer la détente des jambes.

3) Entraînement au moyen de la contraction plyométrique

Cette méthode consiste à provoquer l'étirement d'un muscle juste avant qu'il se contracte et se raccourcisse.

Sollicitant ainsi le réflexe d'étirement (réflexe myotatique) et les propriétés élastiques du muscle, la puissance de la contraction musculaire est augmentée.

a) Recommandations :

- Ce procédé de musculation impose des contraintes importantes aux tendons et aux muscles. Il ne s'adresse qu'à des athlètes confirmés, bien préparés, bien échauffés et connaissant parfaitement la technique des exercices.

- Il faudra donc :

- être progressif avec les débutants

- ne pas en abuser

- éviter de le pratiquer avec des athlètes fatigués, blessés ou non échauffés

- En pratique, on peut se conformer aux règles suivantes :

- 6 à 8 exercices par série

- 2 à 4 séries

- 1 séance par semaine, 2 au grand maximum.

b) Exemples :

- L'augmentation de l'efficacité d'un coup de fouet terminal du bras :

- On favorise, au moyen d'un engin lesté ou d'un système de poulie conçu à cet effet, le retard du bras par rapport au tronc : on obtient de la sorte l'étirement de toute la chaîne musculaire antérieure du tronc et du bras qui va précisément se contracter pour lancer.

- Ce procédé est utilisé pour améliorer par exemple :

- le tir au handball

- le service au tennis

- le lancer du javelot, du disque, etc...

- L'amélioration de l'impulsion :

- L'entraînement consiste à effectuer des sauts en contrebas suivis immédiatement de sauts vers le haut.

- Les sauts sont plus ou moins hauts et verticaux.

- On porte, ou non, des charges additionnelles légères.

3.4.5.4- Développement de l'endurance musculaire

Il a pour objectif de permettre à l'athlète de mobiliser des charges légères ou moyennes pendant un effort qui se prolonge, en résistant à la fatigue.

1) Entraînement statique

Il consiste à effectuer des contractions sous-maximales contre des résistances immobiles.

• Protocole des séances :

- exercices : 4 à 6 par séance
- intensité : sous-maximale
- durée : 30 secondes à 1mn 30
- répétitions : 3 positions par exercice, 3 répétitions par exercice
- récupération : sensiblement de même durée que celle de l'exercice
- respiration : normale pendant l'exercice (respirer librement est un bon moyen de vérifier que l'intensité de l'exercice est bien choisie).

2) Entraînement dynamique concentrique

Il existe schématiquement, selon la valeur de la charge mobilisée, deux éventualités :

- Lorsque la valeur de la charge se situe à environ 50 % du maximum, les vaisseaux sanguins se ferment pendant la contraction musculaire. L'énergie est alors principalement fournie par le métabolisme anaérobie lactique.
- Quand la résistance est faible, de l'ordre de 25 à 30 % de la valeur maximale, les vaisseaux restent ouverts : l'énergie provient essentiellement du métabolisme aérobie.

Les protocoles des séances sont élaborés en fonction de ces particularités et de l'existence des spécialités sportives.

Exemple avec des charges moyennes :

- exercices : 6 à 8 en rapport avec la spécialité sportive
- charges : 40 à 50 %
- répétitions : jusqu'à épuisement
- cadence : moyenne
- séries : 2 à 3 par exercice
- récupération : 2 à 3 mn, incomplète et active
- métabolisme mis en jeu : puissance aérobie et capacité anaérobie.

Exemples avec charges légères :

- exercices : 6 à 8
- charges : 20 à 30 %
- répétitions : 30 à 40
- cadence : si possible celle de l'activité sportive
- séries : 2 à 3 par exercice
- récupération : tendre vers la durée de l'exercice
- métabolisme mis en jeu : principalement aérobie.

Exemple de séance mixte :

- exercices : 6 à 8
- charges : 50 % au début

- répétitions : nombreuses et selon une cadence rapide ; dès que la cadence baisse, réduire la charge de 10 % et poursuivre
- arrêt : lorsque la charge est à 20 % du maximum
- séries : 2 à 3
- récupération : 3 à 4 mn entre les séries, active.

3) Procédé d'entraînement par circuits

Les circuits sont des formes d'entraînement particulièrement bien adaptées pour développer l'endurance force.

Organisation :

- un circuit comporte 6 à 10 postes de travail
- l'athlète exécute, à chaque poste, un exercice précis, dont les répétitions et la cadence sont définies à l'avance
- le sens des rotations d'un poste à l'autre est également imposé, ainsi que le signal du début et de la fin de l'exercice, donné par le responsable
- la récupération a lieu pendant le passage d'un atelier à l'autre
- répétitions : 2 à 4 circuits
- récupération : 3 à 4 minutes entre chaque circuit.

3.4.6- REGLES ET CONSEILS PRATIQUES A SUIVRE POUR PROFITER AU MAXIMUM DES AVANTAGES DE LA MUSCULATION

Chaque discipline comporte des caractéristiques propres motivant :

- le choix des méthodes de musculation
- le protocole des séances
- la programmation annuelle.

Aussi n'est-il pas possible de passer en revue tous les aspects spécifiques : nous nous en tiendrons ici aux remarques générales.

3.4.6.1- Le choix de la méthode

La méthode de musculation utilisée doit être adaptée aux exigences de la spécialité et aux objectifs de l'athlète.

L'expérience révèle néanmoins qu'il faut varier les exercices, les protocoles et même parfois la méthode pour motiver les athlètes et obtenir de meilleurs résultats.

3.4.6.2- Programmation de l'entraînement

1) Le calendrier

Il est établi en fonction des compétitions. En règle générale, plus on se rapproche de celles-ci, plus la préparation spécifique prend le pas sur la préparation fondamentale.

2) Le programme hebdomadaire

La fréquence des séances dépend du temps global imparti à la préparation de l'athlète. En pratique :

- deux séances par semaine sont un minimum

- trois séances, à raison d'une séance tous les deux jours représentent un bon rythme. Quand les séances se succèdent pendant deux jours de suite, il faut solliciter des groupes musculaires différents.
- Il vaut mieux placer les séances de force au début de la semaine et celles de détente et de vitesse à la fin de la semaine, avant les compétitions.

3) Place de la musculation dans la séance

Il est préférable de placer le travail de force ou de détente en début de séance afin d'obtenir le maximum de rendement.

Le travail spécifique peut être situé à n'importe quel moment de la séance, pourvu que le besoin s'en fasse sentir.

Remarques : - Les gains de force obtenus rapidement disparaissent aussi rapidement lorsque l'on interrompt l'entraînement.

- Toutes les interruptions (vacances prolongées, blessures, irrégularités dans l'entraînement) sont préjudiciables.

- Il faut donc impérativement entretenir régulièrement les indices de force toute la saison.

3.4.6.3- Conseils pratiques

La technique des exercices doit être parfaitement connue des athlètes afin :

- d'éviter des incidents ou accidents,
- d'obtenir de bons résultats.

Il est recommandé, pendant les séances de musculation lourde, de réaliser les exercices en présence de deux partenaires susceptibles d'intervenir en cas de défaillance de l'exécutant.

Chaque séance doit être précédée d'un échauffement sérieux. Il faut éviter de bloquer la respiration et chercher à :

- inspirer pendant les temps faibles,
- expirer pendant les temps forts.

On inspire par exemple pendant la flexion en squat, ou la descente de barre en développé-couché, alors que l'on expire pendant la poussée.

Lorsque le blocage est inévitable, il faut avoir des mouvements respiratoires amples pendant le repos. Il est conseillé de pratiquer simultanément des exercices d'assouplissement et de relâchement :

- avant la séance,
- pendant la récupération,
- après la séance.

En cas de doute sur l'état de santé des pratiquants (problèmes cardio-vasculaires, hernie, etc...), il ne faut pas hésiter à demander un bilan médical.

Conclusion :

Dans le cadre de cet exposé, seules ont été abordées les grandes lignes de la musculation.

Les progrès réalisés dans la majorité des spécialités sportives, consécutifs à l'introduction de la musculation dans les programmes d'entraînement, ne sont plus à démontrer.

Les recherches menées actuellement sur la fonction musculaire et les procédés de musculation laissent prévoir une utilisation encore plus rationnelle des méthodes de musculation et par conséquent de meilleurs résultats.