

SCIENCES
ET PRATIQUES DU SPORT

PHYSIOLOGIE DU SPORT ET DE L'EXERCICE

8^e
ÉDITION

W. LARRY KENNEY
JACK H. WILMORE
DAVID L. COSTILL



+ EN LIGNE

26 Animations
66 Séquences audios
27 Clips vidéos

OFFERT

deboeck **B**
SUPÉRIEUR

Physiologie du sport et de l'exercice

Collection dirigée par le Pr Véronique Billat et le Dr Jean-Pierre Koralsztein (Président de Billatraining)

La collection Sciences et pratiques du sport réunit essentiellement des ouvrages scientifiques et technologiques pour les premier et deuxième cycles universitaires en sciences et techniques des activités physiques et sportives (STAPS), sans omettre les professionnels du sport (médecins, entraîneurs, sportifs).

La collection a pour objectifs de :

- consolider un objet scientifique au champ des activités physiques et sportives ;
- conforter un champ nouveau de connaissances. Il s'agit d'explorer les activités physiques et sportives pour en faire un objet de recherche et de formation.

Cette collection comprend deux séries d'ouvrages, dans deux formats différents :

- une série SCIENCES DU SPORT composée d'ouvrages donnant les bases des sciences d'appui appliquées à la performance sportive ;
- une série SCIENCE PRATIQUE des activités physiques et sportives (APS) confrontant les savoir-faire aux méthodologies scientifiques, cela pour une APS particulière.

SCIENCES DU SPORT

V. Billat.....	<i>Physiologie de l'entraînement et de la performance sportive</i> (6 ^e édition)
N. Boisseau <i>et al.</i>	<i>La femme sportive. Spécificités physiologiques et physiopathologiques</i>
F. Carré.....	<i>Cardiologie du sport en pratique</i> (2 ^e éd.)
D.L. Costill, J.H. Wilmore, W.L. Kenney	<i>Physiologie du sport et de l'exercice</i> (8 ^e éd.)
R.H. Cox	<i>Psychologie du sport</i> (3 ^e édition)
A. Dellal	<i>De l'entraînement à la performance en football</i>
A. Dellal	<i>Une saison de préparation physique de football</i> (4 ^e édition)
F. Durand.....	<i>Physiologie des sports d'endurance en montagne</i>
F. Grappe	<i>Cyclisme et optimisation de la performance. Science et méthodologie de l'entraînement</i> (4 ^e édition)
F. Grappe	<i>Puissance et performance en cyclisme. S'entraîner avec des capteurs de puissance</i>
P. Grimshaw <i>et al.</i>	<i>Biomécanique du sport et de l'exercice</i> (2 ^e édition)
S. Jowett, D. Lavallée.....	<i>Psychologie sociale du sport</i>
C. Martin	<i>Tennis. Optimisation de la performance</i>
T. Paillard.....	<i>Anatomie de la motricité humaine</i>
T. Paillard.....	<i>Cerveau, posture et mouvement</i>
T. Paillard.....	<i>Optimisation de la performance sportive en judo</i>
T. Paillard.....	<i>La préparation physique des sports collectifs</i>
J.R. Poortmans, N. Boisseau.....	<i>Biochimie des activités physiques et sportives</i> (3 ^e édition)
D. Rey <i>et al.</i>	<i>Le football dans tous ses états</i>
D. Riché	<i>Épinutrition du sportif</i>
D. Riché	<i>Micronutrition, santé et performance</i>
P. Robinson	<i>Le coach sportif</i>
T.W. Rowland	<i>Physiologie de l'exercice chez l'enfant</i>
C.M. Thiébaud, P. Sprumont.....	<i>L'enfant et le sport. Introduction à un traité de médecine du sport chez l'enfant</i>
C.M. Thiébaud, P. Sprumont.....	<i>Le sport après 50 ans</i>
E. Van Praagh.....	<i>Physiologie du sport : enfant et adolescent</i>

PRATIQUES DU SPORT

V. Billat.....	<i>Entraînement pratique et scientifique à la course à pied</i>
V. Billat.....	<i>L'entraînement en pleine nature</i>
V. Billat.....	<i>VO_{2max} à l'épreuve du temps</i>
V. Billat.....	<i>Révolution Marathon</i>
V. Billat.....	<i>Révolution Trail</i>
V. Billat, C. Colliot	<i>Régat et performance pour tous</i>
K. Jornet Burgada, F. Durand	<i>Physiologie des sports d'endurance en montagne</i>
G. Millet, F. Brocherie, R. Faiss, O. Girard...	<i>Entraînement en altitude dans les sports collectifs</i>
G. Millet, L. Schmitt	<i>S'entraîner en altitude. Mécanismes, méthodes, exemples, conseils pratiques</i>
O. Pauly	<i>Posture et coordination</i>
O. Pauly	<i>Posture et gainage. Santé et performance</i>
O. Pauly	<i>Posture et musculation. Initiation, rééducation, prévention, performance</i>
O. Pauly	<i>Le mouvement, le secret de votre santé</i>
M. Ryan.....	<i>Nourrir l'endurance</i>

W. Larry Kenney, Jack H. Wilmore et David L. Costill

Physiologie du sport et de l'exercice

8^e édition

Traduit de l'américain par Arlette et Paul Delamarche,
Carole Groussard et Hassane Zouhal

Ouvrage original :

Physiology of sport and exercise, 8th edition

Copyright © 2022, 2020 by W. Larry Kenney and David L. Costill

Copyright © 2015, 2012 by W. Larry Kenney, Jack H. Wilmore, and David L. Costill

Copyright © 2008 by Jack H. Wilmore, David L. Costill, and W. Larry Kenney

Copyright © 2004, 1999, 1994, by Jack H. Wilmore and David L. Costill

All rights reserved. Except for use in a review, the reproduction or utilization of this work in any form or by any electronic, mechanical, or other means, now known or hereafter invented, including xerography, photocopying, and recording, and in any information storage and retrieval system, is forbidden without the written permission of the publisher.

First published by Human Kinetics

Pour toute information sur notre fonds et les nouveautés dans votre domaine
de spécialisation, consultez notre site web :

www.deboecksuperieur.com

Tous droits réservés. À l'exception de la courte citation dans une revue, la reproduction ou l'utilisation de cet ouvrage sous quelque forme que ce soit, connue ou à venir, incluant la xérographie, la photocopie, le stockage d'informations et l'utilisation dans un moteur de recherche, est interdite sans autorisation écrite de l'éditeur.

© De Boeck Supérieur s.a., 2024
rue du Bosquet, 7, B-1348 Louvain-la-Neuve

8^e édition

Mise en pages : SCM, Toulouse, Fr

Dépôt légal :
Bibliothèque nationale, Paris : mai 2024
Bibliothèque royale Albert I^{er}, Bruxelles : 2024/13647/051

ISBN 978-2-8073-5810-2

Table des matières

Perspectives de recherche.....	XI
Avant-propos.....	XIII
Remerciements.....	XVII
Introduction à la physiologie du sport et de l'exercice.....	1
1. L'objet de la physiologie du sport et de l'exercice.....	2
2. Les réponses physiologiques aiguës et chroniques à l'exercice.....	3
3. Historique de la physiologie de l'exercice.....	3
4. La physiologie de l'exercice au XIX ^e siècle.....	12
5. La recherche : fondements de la compréhension.....	16
6. Conclusion.....	24
Partie 1. L'exercice musculaire.....	25
Chapitre 1. Structure et fonctionnement musculaire.....	27
1. Anatomie du muscle squelettique.....	29
2. Contraction de la fibre musculaire.....	35
3. Type de fibres musculaires.....	39
4. Le muscle squelettique et l'exercice.....	43
5. Conclusion.....	49
Chapitre 2. Métabolisme et bioénergétique musculaire.....	51
1. Les substrats énergétiques.....	52
2. Contrôle de la production énergétique.....	54
3. L'ATP : la molécule énergétique du muscle.....	56
4. Bioénergétique : production d'ATP par les voies métaboliques.....	57
5. Interaction des trois systèmes énergétiques.....	69
6. Le concept du crossover.....	69
7. La capacité oxydative du muscle.....	70
8. Conclusion.....	73
Chapitre 3. Le contrôle nerveux du mouvement.....	75
1. Structure et fonction du système nerveux.....	76
2. Le système nerveux central (SNC).....	84
3. Le système nerveux périphérique (SNP).....	87
4. L'intégration sensorimotrice.....	90
5. Conclusion.....	95
Chapitre 4. Régulation hormonale de l'exercice.....	97
1. Le système endocrinien.....	98
2. Les glandes endocrines et leurs hormones.....	102

3. Régulation hormonale du métabolisme énergétique à l'exercice	105
4. Régulation hormonale de l'équilibre hydro-électrolytique à l'exercice	112
5. Régulation hormonale de l'apport calorique	118
6. Conclusion	120
Partie 2. L'énergie musculaire	121
Chapitre 5. La dépense énergétique	123
1. Mesures de la dépense énergétique	124
2. Estimation de la dépense énergétique	130
3. Prédiction de la dépense énergétique	132
4. La dépense énergétique au repos et à l'exercice	135
5. Conclusion	143
Chapitre 6. La fatigue, douleurs et crampes musculaires	145
1. La fatigue et ses causes	146
2. Puissance critique : le lien entre les dépenses énergétiques et la fatigue	156
3. La douleur musculaire	157
4. La crampe musculaire induite par l'exercice	162
5. Conclusion	164
Partie 3. Fonctions cardiovasculaire et respiratoire	165
Chapitre 7. Le système cardiovasculaire et son contrôle	167
1. Le cœur	168
2. Le système vasculaire	180
3. Le sang	186
4. Conclusion	189
Chapitre 8. Le système respiratoire et ses régulations	191
1. La ventilation pulmonaire	192
2. Les volumes pulmonaires	194
3. La diffusion alvéolo-capillaire	196
4. Le transport de l'oxygène et du dioxyde de carbone	202
5. Les échanges gazeux musculaires	204
6. La régulation de la ventilation	206
7. Rôle des afférences musculaires issues des membres actifs	207
8. Entraînement aérobie et fonction respiratoire	209
9. Conclusion	213
Chapitre 9. Régulation cardiorespiratoire à l'exercice	215
1. Réponses cardiovasculaires à l'exercice aigu	216
2. Réponses ventilatoires à l'exercice aigu	230
3. Réponses cardiovasculaires et ventilatoires lors de la récupération	238
4. Conclusion	239
Partie 4. L'entraînement physique	241
Chapitre 10. Principes de l'entraînement physique	243
1. Terminologie	244
2. Les principes fondamentaux de l'entraînement	246

3. Planification des programmes d'entraînement en musculation	248
4. Planification des programmes d'entraînement aérobic et anaérobic	253
5. Conclusion	261
Chapitre 11. Adaptations à l'entraînement de force	263
1. Entraînement en musculation et gains en aptitude musculaire	264
2. Mécanismes responsables des gains de force musculaire	264
3. Interaction entre l'entraînement en musculation et la nutrition	274
4. L'entraînement en musculation selon les populations	276
5. Conclusion	281
Chapitre 12. Adaptations à l'entraînement aérobic et anaérobic	283
1. Adaptations à l'entraînement aérobic	284
2. Adaptations à l'entraînement anaérobic	310
3. Adaptations à l'interval-training de haute intensité	313
4. Spécificité de l'entraînement et du cross-training ou circuit training	313
5. Conclusion	315
Chapitre 13. Aptitude physique et santé : la prescription d'activité physique	317
1. Bénéfices de l'activité physique régulière pour la santé	318
2. Activité physique et fonction cognitive	319
3. Recommandations en matière d'activité physique	320
4. Bilan de santé	323
5. Prescription d'activité physique	327
6. Le suivi et le contrôle de l'intensité de l'exercice	331
7. Programmation d'activité physique	335
8. Activité physique et pathologies chroniques	337
9. Conclusion	338
Partie 5. Influence de l'environnement sur la performance	339
Chapitre 14. Thermorégulation : L'exercice en environnement chaud ou froid	341
1. La régulation de la température corporelle	342
2. Réponses physiologiques lors de l'exercice en ambiance chaude	347
3. Les risques de l'exercice en ambiance chaude	353
4. L'acclimatement à l'exercice en ambiance chaude	357
5. L'exercice au froid	361
6. Réponses physiologiques lors de l'exercice en ambiance froide	364
7. Les risques de l'exercice en ambiance froide	366
8. En conclusion	369
Chapitre 15. Altitude, environnements hyperbares et microgravité	371
1. L'environnement en altitude	372
2. Les réponses physiologiques à une exposition aiguë à l'altitude	375
3. L'exercice et la performance en altitude	380
4. L'acclimatation : réponses physiologiques à une exposition chronique à l'altitude	382
5. Entraînement et performance en altitude	386
6. Problèmes cliniques lors d'une exposition aiguë à l'altitude	389
7. Environnements hyperbares	392

8. Environnement microgravitaire : l'exercice dans l'espace	398
9. Conclusion	404
Partie 6. Optimisation de la performance	405
Chapitre 16. Principes généraux de l'entraînement	407
1. Optimisation de l'entraînement	408
2. La périodisation de l'entraînement	412
3. Le surentraînement	413
4. L'affûtage	421
5. Le désentraînement	422
6. Conclusion	429
Chapitre 17. Nutrition, composition corporelle et obésité	431
1. Les nutriments	432
2. L'eau et l'équilibre hydroélectrolytique	444
3. La nutrition du sportif	450
4. Méthodes d'évaluation de la composition corporelle	455
5. Sport, composition corporelle et performance	459
6. L'obésité	463
7. Règles de prévention et de prise en charge du surpoids et de l'obésité	471
8. Intérêts de l'activité physique dans le contrôle du poids et la prévention de l'obésité	473
9. Conclusion	478
Chapitre 18. Sport et pratiques ergogéniques	481
1. La recherche sur l'aide ergogénique	483
2. Les substances à effet ergogénique démontré	486
3. Les substances à effet ergogénique probable	493
4. Les produits et pratiques interdits	496
5. Conclusion	510
Partie 7. Activité physique et sport en fonction de l'âge et du sexe	511
Chapitre 19. Activité physique et sport chez l'enfant et l'adolescent	513
1. Croissance, développement et maturation	514
2. Réponses physiologiques à l'exercice aigu	517
3. Les adaptations physiologiques à l'entraînement physique	523
4. L'activité physique chez le sujet jeune	526
5. La performance et la spécialisation sportives	530
6. Les risques spécifiques	531
7. Conclusion	533
Chapitre 20. Activité physique et avance en âge	535
1. Âge et composition corporelle	537
2. Âge et adaptations physiologiques à l'exercice aigu	538
3. Âge et adaptations physiologiques à l'entraînement	550
4. Âge et performances sportives	552
5. Les problèmes spécifiques liés à l'âge	556
6. Conclusion	559

Chapitre 21. Les différences intersexes dans les activités physiques et sportives.....	561
1. Sexe ou genre en physiologie de l'exercice	562
2. Les dimensions et la composition corporelle.....	563
3. Les adaptations physiologiques à l'exercice aigu	564
4. Les adaptations physiologiques à l'entraînement.....	568
5. La performance sportive.....	569
6. Les aspects spécifiques à la femme	571
7. Conclusion	581
Chapitre 22. Activités physiques et maladies cardiovasculaires.....	583
1. Prévalence des maladies cardiovasculaires (MCV).....	584
2. Principaux types d'affections cardiovasculaires	585
3. Mécanismes physiopathologiques.....	590
4. Évaluation du risque cardiovasculaire.....	592
5. Prévention des maladies cardiovasculaires par l'activité physique.....	596
6. Risque de crise cardiaque et de mort subite à l'exercice	599
7. Réentraînement à l'effort des malades cardiaques.....	600
8. Conclusion	604
Glossaire.....	605
Références bibliographiques	617
Index	635
Au sujet des auteurs.....	639
Abréviations, unités et conversions	641

Perspectives de recherche

1.1.	L'importance des fibres musculaires hybrides.....	30
1.2.	Quelle était la taille des muscles des jambes de Michael Jordan ?	41
1.3.	Adaptations physiologiques à l'exercice d'endurance tout le long de la vie.....	44
2.1.	Estimation de la dépense énergétique des militaires engagés dans la lutte contre le terrorisme	56
2.2.	Le coût énergétique du ski de fond	62
2.3.	Amélioration de la capacité oxydative mitochondriale par l'entraînement.....	67
3.1.	Les muscles âgés récupèrent plus efficacement que les jeunes muscles	80
3.2.	Comment le cerveau réagit-il à l'exercice ?	85
3.3.	Comment la réduction de la pression artérielle est liée au risque de chute	90
4.1.	Les hormones de l'appétit chez les Afro-Américains	107
4.2.	Avantages physiologiques de l'administration d'érythropoïétine humaine recombinante	111
4.3.	Votre réaction au stress dépend-elle de vos os ?	117
5.1.	Courir en descente est plus facile que courir en montée.....	127
5.2.	Notre horloge biologique dicte-t-elle une perte de poids ?	133
5.3.	Le plateau de $\dot{V}O_2$ est réel	141
6.1.	Systèmes énergétiques musculaires et fatigue chez les personnes âgées	155
6.2.	Le système lymphatique des jambes contribue-t-il aux DOMS ?	156
6.3.	Comment des étirements passifs et des exercices répétés réduisent l'apparition retardée des douleurs musculaires (DOMS) ?	161
7.1.	EIHI et remodelage cardiaque	175
7.2.	La natation induit un remodelage cardiaque	183
7.3.	La course à pied diminue-t-elle la pression artérielle ?	186
8.1.	La thérapie ferrique un traitement adjuvant des maladies pulmonaires chroniques ?	201
8.2.	Différences intersexes et adaptations respiratoires à l'exercice	206
8.3.	La natation exige un plus grand travail respiratoire que le cyclisme	211
9.1.	Repas riche en sel et réponse à l'exercice	222
9.2.	Influence de l'exercice sur la fonction des globules	226
9.3.	Exercice isométrique dans le froid	232
10.1.	L'entraînement en musculation chez la personne âgée	249
10.2.	Quel est le meilleur moment de la journée pour faire de l'exercice ?	256
10.3.	Comparaison de l'entraînement en musculation combiné et de l'entraînement flexible avec haltères	259
11.1.	L'entraînement excentrique pour perdre du poids.....	270
11.2.	Existe-t-il une signalisation mTOR insensible à la rapamycine pour l'hypertrophie ?	277
11.3.	Les adaptations induites par la musculation dépendent-elles des charges utilisées ?	280
12.1.	Sommeil et performance sportive.	285
12.2.	Mitophagie induite par l'exercice	299
12.3.	Fonction mitochondriale musculaire et aptitude aérobie.	311
13.1.	Faire de l'activité physique pour être premier de la classe ?	319
13.2.	Une quantité d'activité physique très élevée est-elle néfaste pour votre cœur ?	326
13.3.	La souplesse devrait-elle être une composante majeure de la condition physique ?	336
14.1.	Le pré-refroidissement pour retarder ou prévenir les accidents liés à la chaleur à l'effort ?	350

14.2. Ajustements thermorégulateurs lors d'un acclimatement progressif à la chaleur	360
14.3. L'acclimatement au froid réduit l'intensité des frissons	364
15.1. Impact de l'exercice sur le risque de survenue du mal aigu des montagnes ?	378
15.2. Influence de l'acétazolamide sur la performance physique en altitude.....	391
15.3. Évaluation de l'aptitude cardiorespiratoire lors d'un vol spatial.....	402
16.1. L'heure de réalisation d'une séance d'entraînement influence-t-elle la qualité du sommeil ?	410
16.2. Entraînement pliométrique pour les joueurs de football américain.....	423
16.3. Les marathons de plus en plus rapides.....	425
17.1. Impact d'un apport hypoglucidique sur le métabolisme protéique lors d'exercices en endurance	435
17.2. Bienfaits du régime méditerranéen sur la santé cardiovasculaire	473
17.3. Sauter le petit-déjeuner avant l'exercice aide-t-il à perdre du poids ?	475
18.1. Ingestion de caféine et performance physique : variabilité individuelle de l'effet ergogénique	490
18.2. Effets du jus de betterave sur les performances en endurance ?	495
18.3. Effets d'une supplémentation en protéines sur la performance ?	503
19.1. Fatigue neuromusculaire : enfance, adolescence et jeune adulte	520
19.2. Adaptations neuromusculaires pendant l'adolescence	524
19.3. Activité physique et santé chez les jeunes enfants	527
20.1. Restriction calorique et exercice physique, ou les deux, pour ralentir le vieillissement humain ?	540
20.2. Effets de l'âge et du sexe sur les performances en haltérophilie	556
20.3. Résultats préliminaires de deux stratégies proposées pour limiter les maladies cardiovasculaires liées à l'âge.	558
21.1. L'écart de performance entre les femmes et les hommes s'est réduit dans les ultramarathons	569
21.2. Exercice pour soulager les règles douloureuses	573
21.3. Faire de l'activité physique pendant une grossesse tardive	576
22.1. Nouvelles encourageantes pour les patients atteints d'une maladie cardiovasculaire.....	588
22.2. Conseils diététiques appropriés au milieu socioculturel pour lutter contre les maladies chroniques.....	595
22.3. Vivre et mourir en supportant l'équipe sportive locale !	601

La physiologie est l'étude du fonctionnement du corps humain. Notre organisme est une machine extraordinaire et complexe car à tout moment, cellules, organes et systèmes utilisent des voies de communications complexes pour coordonner les différentes fonctions physiologiques. Même au repos, l'organisme est physiologiquement actif. Imaginez donc, en réponse à l'effort physique, comment les différents systèmes vont s'adapter ! Lors de l'exercice, les nerfs stimulent les muscles pour qu'ils se contractent. En devenant métaboliquement plus actifs, les muscles ont besoin de plus de nutriments, d'oxygène et doivent se débarrasser davantage des sous-produits du métabolisme. Le système nerveux autonome et les glandes endocrines communiquent ensemble pour affiner ces processus. Comment le corps parvient-il à répondre à cette sollicitation physiologique intense qu'exige l'activité physique ? C'est la question fondamentale à laquelle ce livre veut répondre.

Il doit permettre au lecteur d'accéder au domaine de la physiologie de l'exercice musculaire. En s'appuyant sur l'anatomie et la physiologie, l'objectif est d'expliquer les mécanismes qui permettent la réalisation du mouvement (réponses aiguës à l'exercice) et de s'adapter aux différentes contraintes de l'activité physique (adaptation à l'exercice chronique ou entraînement).

Nouveautés de la 8^e édition

Lisibilité et facilité de compréhension sont les mots-clés qui distinguent la huitième édition de *Physiologie du sport et de l'exercice* des autres manuels de physiologie. Elle conserve les qualités des éditions précédentes notamment la qualité des figures, photos et illustrations médicales. Les détails visuels, clairs et réalistes permettent une meilleure compréhension des réponses de l'organisme à l'activité physique et permettent de mieux comprendre les recherches sous-jacentes. Le texte est toujours accompagné d'animations audio et vidéos consultables en ligne (seulement en anglais) : tout au long du texte, des icônes permettent d'identifier des figures et des illustrations à la base des animations ou des clips audios et vidéos. L'accès à ces ressources permet de mieux comprendre les processus physiologiques illustrés sur ces figures. Les vidéos permettent, de surcroît, d'accéder à des interviews d'experts dans le domaine de la physiologie de l'exercice sur des thématiques de recherche actuelles.

Cette nouvelle édition poursuit également les encadrés appelés « Perspectives de recherche » qui ont été actualisés et dont le but est de présenter et de traiter un ensemble de thématiques scientifiques novatrices ou en plein essor. Pour plus de clarté et de lisibilité pour les étudiants, nous avons également divisé le chapitre 5 en deux chapitres distincts : Dépense énergétique (chapitre 5) et Fatigue, courbatures et crampes musculaires (nouveau chapitre 6). Pour que la progression des contenus soit plus logique, le chapitre sur la prescription d'exercices pour la santé et la forme physique (nouveau chapitre 13) a été déplacé dans la section « Entraînement physique ».

Nous avons regroupé le contenu relatif à l'obésité et à l'activité physique dans un même et seul chapitre 17 appelé « Nutrition, composition corporelle et obésité » afin de mieux comprendre l'interaction entre ces 2 notions. Pour finir, nous avons actualisé l'ensemble du contenu de cet ouvrage afin d'y inclure les dernières recherches sur des sujets importants dans les domaines suivants :

- Bioinformatique et big data (Introduction)
- Articles de recherche primaire, évaluation par les pairs et articles de synthèse (Introduction)
- Mémoire musculaire et taille des fibres musculaires (chapitre 1)
- La période réfractaire absolue, le principe de la loi du tout ou rien, les tissus excitables, PGC-1 α (peroxisome proliferator-activator receptor γ coactivator-1 α), la période réfractaire relative, et la sommation (chapitre 3)
- Avantages et limites des différentes méthodes pour mesurer ou estimer la dépense énergétique de l'exercice (chapitre 5)
- Estimation de la dépense énergétique et équations prédictives (chapitre 5)
- Facteurs affectant la fatigue pendant l'exercice (chapitre 6)
- Inefficacité musculaire à des puissances élevées (chapitre 6)

- Vieillessement et fatigue (chapitre 6)
- Crampes musculaires et hypothèse de l'origine d'origine périphérique (chapitre 6)
- Entraînement physique et fonction respiratoire (chapitre 8)
- Mécanismes moléculaires de la synthèse des protéines (chapitre 11)
- Stimulus et voies de signalisation de l'hypertrophie musculaire induite par l'entraînement de force (chapitre 11)
- Voies moléculaires qui sous-tendent l'amélioration de l'endurance (chapitre 12)
- Directives 2018 en matière d'activité physique pour les Américains (chapitre 13)
- Environnements hyperbares (chapitre 15)
- Microgravité (chapitre 15)
- Peptide natriurétique auriculaire, loi de Boyle, loi de Dalton, accident de décompression, réflexe de plongée, loi de Henry, narcose à l'azote, intolérance orthostatique, intoxication à l'oxygène, toxicité de l'oxygène, pneumothorax spontané, rapport TLV/RV et système vestibulaire (chapitre 15)
- Ambition démesurée et les résultats à court terme (chapitre 16)
- Prévalence de l'obésité chez les adultes et les jeunes (chapitre 17)
- Fiabilité des études scientifiques sur les aides ergogéniques (chapitre 18)
- Aides ergogéniques dont l'efficacité est établie ou pour lesquelles des preuves d'efficacité sont en cours (chapitre 18)
- Bénéfices, effets et risques associés aux aides ergogéniques (chapitre 18)
- Liste des substances interdites pour 2020 (chapitre 18)
- Activité physique et réussite scolaire (chapitre 19)
- Directives mondiales en matière d'activité physique pour les enfants scolarisés (chapitre 19)
- Baisse de l'activité physique chez les adolescents (chapitre 19)
- Disparités régionales et raciales dans la mortalité due aux accidents vasculaires cérébraux (chapitre 20)
- Effets bénéfiques sur la santé d'une activité physique pendant la grossesse et le post-partum (chapitre 21)
- Lignes directrices sur l'hypertension (chapitre 22)
- Prévalence des maladies cardiovasculaires et des décès qui leur sont imputables (chapitre 22)
- Catégories de pressions artérielles au repos chez les adultes (chapitre 22)
- Facteurs de risque de maladie coronarienne (chapitre 22)
- Lignes directrices pour la prise en charge de la dyslipidémie (chapitre 22)
- Relation entre le niveau d'activité physique de loisir (en MET-heures par semaine) et le risque de mortalité toutes causes confondues (chapitre 22)
- Activité physique et incidence des maladies cardiovasculaires et de la mortalité (chapitre 22)

Ces modifications majeures ont été effectuées avec le souci constant de faciliter la lecture et la compréhension des connaissances en physiologie de l'exercice par les étudiants et de leur communiquer notre passion pour ce domaine.

Organisation de la 8^e édition

Nous commençons dans l'introduction par un historique sur la physiologie de l'exercice et du sport et voyons comment elle a émergé de ces disciplines parentes qui sont l'anatomie et la physiologie, puis nous définissons les concepts de base utilisés dans le livre, les nouveaux domaines de recherche ainsi que les outils utilisés par les physiologistes. Dans les parties I et II, nous présentons les systèmes physiologiques majeurs avec un focus sur leurs réponses à l'exercice physique aigu. Dans la partie I, l'accent est mis sur les interactions des systèmes musculaire, métabolique, nerveux et endocrinien dans la production du mouvement. Nous abordons ensuite en partie II la dépense énergétique à l'exercice, la fatigue et les courbatures. Dans la partie III, nous nous intéressons à comprendre comment, lors de l'activité physique, les systèmes cardiovasculaire et respiratoire approvisionnent les muscles actifs en nutriments et oxygène et leur permettent de se débarrasser des sous-produits du métabolisme. Dans la partie IV, nous examinons comment ces différents systèmes s'adaptent à l'exercice chronique (*i.e.* l'entraînement).

Dans la partie V, nous changeons de thématique et nous examinons l'effet de l'environnement sur la performance physique avec, dans un premier temps, les réponses de l'organisme à la chaleur et au froid puis, dans un second temps, les effets de l'altitude et de la plongée. La partie VI est centrée sur l'optimisation de la performance avec l'étude des effets de différentes modalités et quantités d'entraînement, la composition corporelle optimale ainsi que les besoins nutritionnels. Cette partie se termine sur l'utilisation des substances ergogéniques supposées améliorer la performance physique.

Dans la partie VII, notre attention se porte sur les populations spécifiques. Nous commençons par les processus de croissance et de développement et étudions comment ils affectent la performance des

jeunes athlètes. Nous évaluons aussi les variations des performances physiques liées à l'avance en âge et nous explorons les possibilités du maintien d'une bonne santé (évitant la dépendance) par l'activité physique. Nous terminons par l'étude des spécificités physiologiques de l'athlète féminine.

Dans la dernière partie du livre, la partie VIII, nous nous intéressons au rôle de l'exercice physique dans la prévention et le traitement des maladies cardiovasculaires.

Caractéristiques spécifiques de la 8^e édition

Cette 8^e édition de *Physiologie du sport et de l'exercice* est réalisée dans un seul grand but : rendre sa lecture facile et agréable. Le texte est clair et plusieurs nouveautés vont vous aider à progresser dans les connaissances sans vous submerger. De plus, des animations, des contenus audio et vidéo permettent une meilleure compréhension du contenu écrit.

Chaque chapitre du livre commence par un sommaire associé aux numéros de pages permettant ainsi de bien s'y retrouver, suivi d'un bref historique explorant l'application pratique sur le terrain du concept présenté.

Dans chaque chapitre, vous trouverez des icônes indiquant des animations audio ou vidéo (ces animations sont en anglais) qui vous permettront de mieux comprendre les figures importantes et approfondir certaines notions clés. Il suffit de flasher le QRcode qui y est associé.



Icone permettant d'identifier la figure qui est aussi animée.



Icone permettant d'identifier la figure accompagnée en plus d'une explication audio.



Icone permettant de localiser la vidéo relative à la thématique.

À travers la lecture de ce livre, des encadrés « En résumé » permettent de synthétiser les points majeurs présentés tout au long de cet ouvrage. La rubrique « Perspectives de recherche » introduit des thématiques

Icones

Figure 1.15 Variations de force ou de tension produite (% du maximum) en fonction de la longueur du sarcomère. Le graphique montre une courbe en cloche avec des points A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, N, O, P, Q, R, S, T, U, V, W, X, Y, Z. À droite, un schéma des sarcomères correspondants.

Figure 1.16 Relation entre la longueur du muscle et la force produite. Le graphique montre une courbe en cloche avec des points A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, N, O, P, Q, R, S, T, U, V, W, X, Y, Z. À droite, un schéma des muscles correspondants.

Résumé

4.2 Type de fibres et performance physique

Perspectives de recherche

Perspectives de recherche 1.3

Adaptations physiologiques à l'exercice d'endurance tout le long de la vie

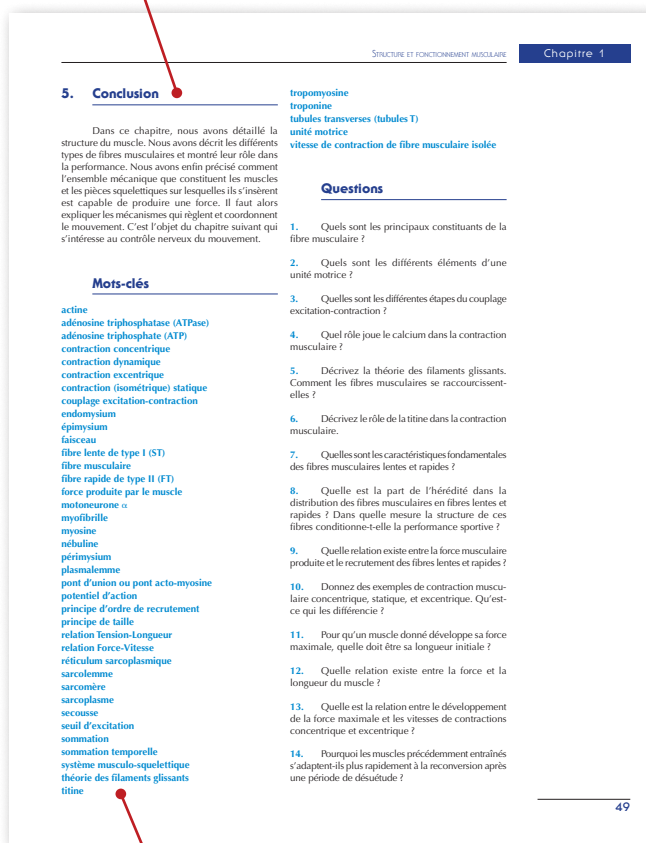
scientifiques novatrices dans le domaine de la physiologie de l'exercice. À la fin de chaque chapitre, une « Conclusion » résume les principales connaissances du chapitre et introduit le chapitre suivant.

Les mots-clés figurent en bleu et en gras dans le texte et sont listés à la fin de chaque chapitre. Leur définition apparaît ensuite dans le glossaire à la fin du livre. À la fin de chaque chapitre, des questions sont proposées pour tester vos connaissances.

À la fin du livre, vous trouverez : un glossaire, les références bibliographiques citées dans chaque chapitre, ainsi qu'un index approfondi. La liste des abréviations scientifiques communes et les principales unités et conversions figurent également à la toute fin de l'ouvrage.

Certains d'entre vous ne liront ce livre que parce qu'il fait partie de votre programme de cours. Mais nous espérons sincèrement que les connaissances que nous vous avons apportées de manière pédagogique à travers cet ouvrage vous pousseront à continuer à étudier et à explorer ce champ scientifique relativement nouveau. Nous espérons, a minima, que la lecture de ce livre suscitera un intérêt pour la compréhension de cette merveilleuse machine qu'est votre corps, machine capable de réaliser différents types d'exercices à différentes intensités lui permettant de s'adapter aux situations stressantes en augmentant ses capacités physiologiques. Ce livre, n'est pas seulement utile pour ceux travaillant dans le domaine de l'exercice physique et du sport, mais aussi pour toute personne qui se veut être active, en bonne santé et en forme.

Conclusion



Mots-clés

Remerciements

Nous voudrions remercier toute l'équipe de Human Kinetics pour leur soutien concernant la traduction de la 8^e édition du livre *Physiologie du sport et de l'exercice* et leur volonté de publier des ouvrages de grande qualité répondant aux besoins des professionnels et des étudiants dans les sciences du sport. Notre reconnaissance s'adresse plus particulièrement à nos différents éditeurs en chef : Amy Tocco (responsable éditorial des achats), Lori Garret (1^{re} édition), Julie Rhoda (2^e et 3^e éditions), Maggie Schwarzentraub (4^e édition), et Kate Maurer (5^e et 6^e éditions). Judy Park a pris la suite en tant que concepteur éditorial pour cette 7^e édition et a travaillé sans relâche pour achever cette 8^e édition dans les temps, en conservant toutes les phases du projet initial, sans aucune concession concernant la qualité. Nous avons pris énormément de plaisir à travailler avec elles. Leurs compétences et leur expertise transparaissent tout au long de cet ouvrage. Nous tenons également à remercier spécifiquement Joanne Brummett pour son expertise artistique et pour son aide permanente dans l'amélioration des illustrations y compris pour cette dernière édition.

Pour cette 8^e édition, nous aimerions également remercier un certain nombre de collègues qui nous ont fourni leur précieuse expertise et donné de leur temps. Tout d'abord, nos remerciements s'adressent aux collègues de Larry Kenney de l'Université d'État de Pennsylvanie : Dr Gustavo Nader, Dr Lacy Alexander et Dr Jim Pawelczyk qui ont contribué de façon importante aux modifications de fond, en mettant non seulement à jour le contenu, mais également en l'approfondissant. Leurs retours en tant qu'enseignants nous ont été d'une grande aide. Nous remercions également Jody Greaney pour avoir mis à jour tous les encadrés concernant les « Perspectives de recherche ». En plus des remerciements collectifs que nous adressons à tous les collègues de Larry Kenney de l'Université d'État de Pennsylvanie, nous tenons également à exprimer toute notre sympathie et notre reconnaissance à l'ensemble des autres collègues qui nous ont aidés individuellement ou collectivement dans cette aventure notamment le Dr Bob Murray pour avoir apporté, une fois de plus, ses connaissances et son expérience pour le chapitre 18 concernant les substances ergogéniques et au Dr Jinger Gottschall pour son expertise dans la programmation de l'entraînement.

Pour terminer, nos remerciements s'adressent à nos familles pour leur patience et leur soutien et qui, pendant ces sept éditions, ont dû supporter nos longues heures d'absence pendant les phases d'écriture, de correction, d'édition, de relecture des épreuves.

W. Larry Kenney
David L. Costill
Jack H. Wilmore [à titre posthume]

Crédits photographiques

Photographies des auteurs

Figures 0.2, 0.3, 0.4, 0.6 (b and c), 0.7, 0.9, 1.1, 1.12, 1.13, 6.3, 17.24a, 20.6; photos on pp. 2 (a and b)

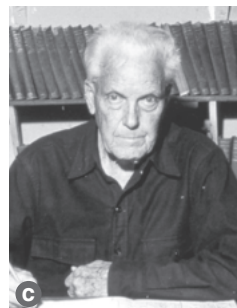
Photographies

Photo c on p. 2: Photo courtesy of Dr. Larry Golding, University of Nevada, Las Vegas. Photographer Dr. Moh Youself; **figures 0.1 and 0.5 (a and b):** Photo courtesy of American College of Sports Medicine Archives. All rights reserved; **figure 0.5c:** Courtesy of Noll Laboratory, The Pennsylvania State University; **figure 0.6a:** Photo courtesy of American College of Sports Medicine Archives. All rights reserved; **figures 0.12 and 13:** © Human Kinetics; **photo in figure 1.2:** ISM/ Medical Images; **photo on p. 31:** © Human Kinetics; **figure 1.4:** BSIP/Medical Images; **figure 1.11:** © David Costill; **figure 1.17b:** Reprinted from J.C. Bruusgaard et al., "Myonuclei Acquired by Overload Exercise Precede Hypertrophy and are Not Lost on Detraining," Proceedings of the National Academy of Sciences 107 (2010): 15111-15116. By permission of J.C. Bruusgaard; **photo on p. 65:** © Larry Kenney; **photo on p. 71:** © Human Kinetics; **photo in figure 3.2:** Carolina Biological/Medical Images; **photos on pp. 113 and 117:** © Human Kinetics; **figure 5.2:** Keith Hamilton/ Icon Sportswire; **photo on p. 129:** © Human Kinetics; **figure 6.9:** Reprinted by permission from S.M. Roth et al., "High-Volume, Heavy-Resistance Strength Training and Muscle Damage in Young and Older Women," Journal of Applied Physiology 88 (2000): 1112–1118. Image courtesy of Dr. Roth; **photo on p. 162:** © Human Kinetics; **figure 7.16b:** Westend61/Getty Images; **photo in figure 8.3:** © Human Kinetics; **photo on p. 207:** © Human Kinetics; **photo on p. 210:** © Human Kinetics/J. Wiseman, reefpix.org; **photo on p. 238:** © Human Kinetics/J. Wiseman, reefpix.org; **figures 10.1, 10.3, and 10.5:** © Human Kinetics; **photos on pp. 258 and 267:** © Human Kinetics; **figure 11.2:** Photos courtesy of Dr. Michael Deschene's laboratory; **photos on pp. 278 and 304:** © Human Kinetics; **figure 13.2:** © Human Kinetics; **photos on pp. 328 and 334:** © Human Kinetics; **figure 14.2:** Carolina Biological/Medical Images; **figure 14.3:** From Department of Health and Human Performance, Auburn University, Alabama. Courtesy of John Eric Smith, Joe Molloy, and David D. Pascoe. By permission of David Pascoe; **photos on pp. 356, 365, and 373:** © Human Kinetics; **figure 15.16:** Photo courtesy of Dennis Graver; **photos on pp. 397, 421, and 427:** © Human Kinetics; **figure 17.12:** © Human Kinetics; **figure 17.13:** Photo courtesy of Hologic, Inc.; **figure 17.14:** BSIP/Medical Images; **figure 17.15:** © Human Kinetics; **figure 17.16:** Courtesy of Rice Lake Weighing Systems; **figure 17.24b:** ISM / Pr Jean-Denis LAREDO/Medical Images; **photos on pp. 474, 476, 529, and 550:** © Human Kinetics; **figure 21.9:** Nucleus Medical Media/Medical Images, Dee Breger/Science Source; **photos on pp. 599 and 602:** © Human Kinetics

Introduction à la physiologie du sport et de l'exercice

Historiquement, les débuts de la physiologie de l'exercice aux États-Unis remontent aux premiers efforts réalisés par un jeune fermier du Kansas, David Bruce (D.B.) Dill, dont l'intérêt initial pour la physiologie fondamentale le conduisit à étudier la composition du sang de crocodile. Heureusement pour nous, ce jeune scientifique réorienta ensuite ses recherches vers l'homme et devint le premier Directeur du « Harvard Fatigue Laboratory », créé en 1927. Tout au long de sa vie, il fut très intrigué par la physiologie et la faculté particulière de nombreux animaux à survivre dans des conditions extrêmes d'environnement. Mais il reste surtout connu pour avoir étudié l'importance des facteurs environnementaux sur les réponses de l'homme à l'exercice. Dans ces études, Dill fut volontaire pour être lui-même sujet d'expérience. Pendant les 20 années d'existence de ce fameux laboratoire, lui et ses collaborateurs ont produit 330 articles scientifiques ainsi qu'un ouvrage devenu classique et intitulé *Life, Heat and Altitude*¹⁰.

Lorsque le « Harvard Fatigue Laboratory » ferma ses portes en 1947, Dill commença une seconde carrière comme Directeur de la recherche médicale dans l'Armée, un poste qu'il occupa jusqu'à son départ à la retraite en 1961. Âgé alors de 70 ans, un âge qu'il considérait trop jeune pour une retraite, il poursuivit ses recherches sur l'exercice à l'Université d'Indiana, où il occupa un poste de physiologiste émérite jusqu'en 1966. En 1967, il obtint la création du « Desert Research Laboratory », à l'Université du Nevada de Las Vegas. Dill utilisa ce laboratoire pour étudier la tolérance de l'homme à réaliser un exercice, dans le désert et en altitude. Il continua ainsi à travailler et à écrire jusqu'à son départ final, à l'âge de 93 ans, écrivant alors son dernier ouvrage : *The Hot Life of Man and Beast*¹¹. Dill put ainsi se vanter d'être le seul scientifique à avoir pris quatre fois sa retraite.



Dr David Bruce (D.B.) Dill (a) à son début de carrière, (b) comme directeur du « Harvard Fatigue Laboratory » (c) à l'âge de 92 ans.

Plan du chapitre

1. L'objet de la physiologie du sport et de l'exercice	2
2. Les réponses physiologiques aiguës et chroniques à l'exercice	3
3. Historique de la physiologie de l'exercice	3
4. La physiologie de l'exercice au XIX ^e siècle	12
5. La recherche : fondements de la compréhension	16
6. Conclusion	24

Le corps humain est une machine stupéfiante ! Pendant que vous lisez ce chapitre, d'innombrables processus parfaitement coordonnés se produisent simultanément dans votre corps. Ils permettent la réalisation de fonctions complexes comme entendre, voir, respirer, saisir de nouvelles informations, et tout ceci sans aucun effort conscient. Si vous vous levez pour aller courir, toutes ces fonctions s'activent et vous font passer, comme par enchantement, de l'état de repos à l'état de mouvement. Si vous répétez cette activité chaque semaine, voire plusieurs mois de suite, en augmentant progressivement la durée et l'intensité de votre jogging, votre organisme va s'adapter et vous deviendrez de plus en plus performant. Cet exemple illustre parfaitement deux notions clés de la physiologie de l'exercice : les réponses aiguës à l'exercice (quel que soit le type d'effort) et les adaptations chroniques des différents systèmes de l'organisme liées à la répétition d'exercice (ou exercice chronique) appelée communément entraînement.

Par exemple, sur un terrain de basket, lors d'un temps mort, l'organisme du meneur de jeu est le siège de nombreux ajustements qui nécessitent une série d'interactions complexes impliquant la plupart des systèmes du corps humain. Ces ajustements s'observent à tous les niveaux, aussi bien cellulaire que moléculaire. Pour permettre la coordination des muscles de la jambe pendant sa course sur le terrain, des cellules nerveuses spécifiques à l'intérieur du cerveau, encore appelées *motoneurones*, envoient des signaux électriques en direction de la moelle épinière et des jambes. Au niveau du muscle considéré, ces neurones libèrent des signaux chimiques qui traversent l'espace séparant le nerf du muscle, permettant ainsi à chaque neurone d'exciter un certain nombre de cellules ou fibres musculaires individuelles. Après avoir traversé l'espace nerf-muscle, les influx nerveux se propagent à la surface de chaque fibre musculaire et pénètrent même à l'intérieur de chaque fibre grâce à de petits orifices. Le signal active alors les processus de contraction musculaire, lesquels font intervenir des protéines spécifiques – l'actine et la myosine. Il déclenche les mécanismes de production d'énergie nécessaires à une ou plusieurs contractions. C'est à ce niveau que certaines molécules, telles l'adénosine triphosphate (ATP) et la phosphocréatine (PCr), sont indispensables pour fournir l'énergie nécessaire.

À ces nombreux cycles de contractions/relâchement du muscle, viennent s'ajouter d'autres systèmes qui se coordonnent parfaitement pour réaliser l'action voulue.

- le système squelettique met la charpente osseuse en mouvement, grâce à la contraction des muscles ;
- le système cardiovasculaire véhicule les nutriments vers l'ensemble des cellules périphériques et assure l'élimination des déchets ;

- les systèmes cardiovasculaire et respiratoire apportent, ensemble, l'oxygène aux cellules et éliminent le dioxyde de carbone ;
- le système tégumentaire (la peau) aide à maintenir constante la température du corps, en permettant les échanges de chaleur entre le corps et l'environnement ;
- les systèmes nerveux et endocrinien coordonnent et dirigent l'ensemble de ces fonctions, afin de satisfaire pleinement les besoins de l'organisme.

Pendant des siècles, les scientifiques ont étudié le fonctionnement du corps humain au repos, qu'il soit sain ou pathologique. Mais depuis le début du xx^e siècle, un groupe de physiologistes ont centré leurs travaux de recherche sur les mécanismes d'adaptation de l'organisme à l'activité physique et ont cherché à comprendre le fonctionnement du corps humain (ou physiologie) à l'effort. Ce chapitre est destiné à vous initier au domaine de la physiologie du sport et de l'exercice physique en vous présentant d'abord un rappel historique puis en vous expliquant certains concepts fondamentaux indispensables à la compréhension des chapitres suivants.

1. L'objet de la physiologie du sport et de l'exercice

La physiologie du sport et de l'exercice physique est une discipline issue à la fois de l'anatomie et de la physiologie. L'anatomie est l'étude de la structure ou de la morphologie d'un organisme. La **physiologie** étudie les fonctions du corps et de chaque organe. Grâce à elle, nous apprenons comment nos systèmes, organes, tissus et cellules travaillent et comment leurs fonctions s'ajustent pour réguler notre milieu intérieur appelé **homéostasie**.

Comme la physiologie s'intéresse aux fonctions des différents constituants de notre corps, il n'est pas possible de comprendre la physiologie sans posséder des notions fondamentales d'anatomie.

La **physiologie de l'exercice** étudie les réponses des structures et des fonctions de notre corps lors d'un exercice aigu ou répété (chronique). Comme l'environnement influence de manière notable la performance physique, la **physiologie environnementale** est née de sa discipline mère, la physiologie de l'exercice. La **physiologie du sport** consiste à appliquer les concepts de la physiologie de l'exercice à l'entraînement de l'athlète, en cherchant comment améliorer la performance de celui-ci. Elle dérive donc directement de la physiologie de l'exercice. Comme les notions de physiologie du sport et physiologie de l'exercice sont très proches, il est parfois difficile de les distinguer. De plus, les mêmes principes scientifiques s'appliquant aussi bien à l'une et à l'autre, la physiologie du sport et la

physiologie de l'exercice sont souvent considérées simultanément comme c'est le cas dans cet ouvrage.

2. Les réponses physiologiques aiguës et chroniques à l'exercice

L'étude de la **physiologie de l'exercice** et du sport nécessite l'apprentissage de concepts associés à deux modalités différentes d'exercice. Les physiologistes de l'exercice essaient tout d'abord de comprendre comment l'organisme répond à un exercice isolé comme lors d'une course d'une heure sur tapis roulant ou lors d'une séance d'entraînement en musculation. Cette réponse à un exercice isolé ou exercice aigu est appelée réponse aiguë. S'intéresser aux réponses à un exercice aigu signifie que l'on étudie les réponses instantanées du corps à un exercice isolé. Cette étape est nécessaire pour comprendre ensuite les **adaptations chroniques** ou **effets de l'entraînement**, c'est-à-dire induites par un exercice répété régulièrement, comme c'est le cas pour la fonction cardiovasculaire après six mois d'entraînement en endurance.

En fait, le principal objectif de la **physiologie du sport** et de l'exercice physique est de déterminer comment le corps répond au stress induit par la répétition d'exercices. Lorsque vous réalisez des exercices réguliers pendant plusieurs semaines ; votre corps s'adapte. Ces **adaptations physiologiques**, qui apparaissent après une exposition chronique à l'exercice, améliorent ainsi vos capacités et vos performances. Avec un entraînement de force, vos muscles deviennent plus puissants. Avec un entraînement aérobie, votre cœur et vos poumons deviennent plus efficaces et votre capacité d'endurance augmente. Ces adaptations détaillées dans les chapitres 11 et 12, sont hautement spécifiques du type d'entraînement que vous avez réalisé.

Résumé

› La physiologie de l'exercice est issue de sa discipline mère : la physiologie. Elle s'intéresse à l'étude des mécanismes physiologiques d'adaptation de l'organisme à l'exercice aigu :

- à l'activité physique,
- au stress chronique lié à la répétition d'exercices (exercice chronique), c'est-à-dire l'entraînement.

› Certains physiologistes de l'exercice utilisent l'exercice ou modifient les conditions environnementales (chaleur, froid, altitude...) pour stresser l'organisme et étudier ainsi ses réponses et son adaptation. D'autres étudient les effets de l'entraînement sur la santé, la prévention des pathologies et le bien-être. Les physiologistes du sport appliquent ces concepts aux athlètes et à la performance sportive.

3. Historique de la physiologie de l'exercice

Il est tentant de penser que chaque information de cet ouvrage est récente et originale. Vous pensez qu'actuellement les physiologistes de l'exercice vous proposent des conceptions nouvelles qui restent à étayer et confirmer. Cela n'est pas le cas. Au contraire même, les informations que nous apportons sont le fruit du travail laborieux de nombreux scientifiques qui, chacun, ont apporté une pièce au puzzle que constitue le décryptage du mouvement humain. Il est même fréquent que les conceptions ou théories les plus récentes, en notre domaine, soient issues des travaux de nombreux scientifiques déjà plus ou moins oubliés. Ce que nous considérons comme nouveau ou original n'est, le plus souvent, qu'une intégration de données fondamentales antérieures, applicables au domaine de la physiologie de l'exercice. Pour mieux en juger il suffit de rapporter brièvement l'évolution historique qui a donné naissance à la physiologie de l'exercice. Bien sûr, il est impossible dans ce chapitre de rendre justice aux centaines de scientifiques « pionniers » qui ont ouvert la voie et fondé les bases modernes de la physiologie de l'exercice.

3.1 Les débuts de l'anatomie et de la physiologie

L'un des essais les plus anciens relatifs à l'anatomie et à la physiologie humaine, est celui de l'auteur grec Claudius Galien intitulé *De facius*, publié au premier siècle de notre ère. En tant que médecin des gladiateurs, Galien avait de nombreuses occasions pour étudier l'anatomie humaine et a été un grand défenseur d'une science basée sur l'observation et l'expérimentation. Déjà à cette époque, il avait pris conscience des conséquences délétères de la sédentarité et des bienfaits de l'exercice sur la santé et le bien-être. Il préconisait de :

- respirer de l'air frais,
- manger des aliments sains,
- boire de bonnes boissons,
- pratiquer une activité physique régulière,
- dormir suffisamment,
- aller à selle tous les jours,
- contrôler ses émotions.

Ses théories sur l'anatomie et la physiologie ont été tellement bien acceptées qu'elles restèrent inchangées pendant 1 400 ans. Il a donc fallu attendre le xvi^e siècle pour que les scientifiques avancent significativement dans la compréhension de la structure et du fonctionnement de l'organisme humain. D'ailleurs un texte de référence écrit et

publié en 1543 par l'anatomiste Andreas Vesalius, *De Corporis Humani Fabrica Libri Septem* a exercé une influence considérable sur l'orientation des recherches ultérieures. En effet, si l'ouvrage de Vésale s'intéressait essentiellement à la description anatomique des différents organes, il tentait occasionnellement d'expliquer leurs fonctions. L'historien britannique Sir Michael Foster a pu ainsi dire : « Ce livre est le début non seulement de l'anatomie moderne, mais aussi de la physiologie moderne. Il termine le long règne des quatorze siècles précédents et constitue une véritable renaissance de la médecine »¹⁴.

Pourtant les premiers essais sur la physiologie étaient si incorrects et si vagues qu'ils auraient pu être considérés comme purement spéculatifs. Comme les résultats se limitaient à des observations faites à l'œil nu, les tentatives d'explication, par exemple de la génération de force par le muscle, n'étaient qu'une simple description de ses variations de taille et de forme lors de la contraction. À partir de telles observations, Hieronymus Fabricius (vers 1574) a suggéré que la puissance contractile du muscle résidait dans ses fibres tendineuses jusqu'à ce que le scientifique hollandais Anton Van Leeuwenhoek introduise le microscope (aux environs de 1660). Les anatomistes ignoraient l'existence des fibres musculaires. Les mécanismes par lesquels ces fibres se raccourcissent et génèrent une force sont alors restés mystérieux jusqu'à ce que les interactions complexes entre les protéines musculaires aient pu être étudiées en microscopie électronique, vers le milieu du xx^e siècle.

3.2 Histoire récente de la physiologie de l'exercice

La physiologie de l'exercice est une science relativement nouvelle, même si l'activité musculaire était étudiée dès 1793. En effet, cette année-là, Séguin et Lavoisier ont publié un article célèbre dans lequel ils ont mesuré la consommation d'O₂ d'un jeune homme, à la fois au repos et avec un gilet lesté de 7,3 kg porté sur 200 m en 15 min²⁵. La consommation d'O₂ de repos était de 24 l/h et de 63 l/h durant l'exercice. Pour Lavoisier, les poumons étaient le site consommateur d'O₂ et producteur de CO₂. Cette conviction n'était pas partagée par tous les physiologistes mais resta acceptée par la plus grande partie de la communauté scientifique jusqu'au milieu du xix^e siècle, lorsque des physiologistes allemands ont démontré que la combustion avait lieu dans les tissus de tout le corps.

Malgré des avancées notables dans la compréhension de la circulation et de la respiration au cours du xix^e siècle, peu d'efforts ont été faits pour étudier la physiologie de l'activité physique. On peut toutefois noter en 1888, la mise au point d'un appareil

permettant aux scientifiques d'étudier des sujets lors d'une ascension en montagne. Les sujets devaient néanmoins porter sur eux un gazomètre de 7 kg³⁰.

Le premier ouvrage publié sur la physiologie de l'exercice a été écrit par Fernand Lagrange en 1889 et intitulé *Physiology of Bodily Exercise*¹⁹. Si l'on considère le peu de recherches réalisées jusqu'à cette date sur l'exercice musculaire, il est pour le moins étonnant de lire, chez cet auteur, des chapitres comme « le travail musculaire, la fatigue, le rôle du cerveau à l'exercice ». En fait, cette première tentative pour expliquer la réponse de l'organisme à l'exercice était le plus souvent une théorie confuse. Bien que quelques-uns des premiers concepts de la biochimie de l'exercice émergent à cette époque, Lagrange est le premier à reconnaître que de nombreux détails restent encore très hypothétiques. Il écrit ainsi : « La combustion vitale (le métabolisme énergétique) constitue un mécanisme tellement compliqué qu'il est difficile, en quelques mots, d'en donner une présentation claire et concise. C'est un chapitre de la physiologie qui doit être réécrit en totalité et il est impossible, en l'état actuel, de formuler des conclusions définitives »¹⁹.

Comme l'ouvrage de Lagrange était d'un intérêt limité concernant les fonctions physiologiques lors de l'activité physique, il est tout à fait normal que la troisième édition de l'ouvrage de F.A. Brainbridge intitulé « La physiologie de l'exercice musculaire » publié en 1931 soit considéré comme le premier texte scientifique dans ce domaine². La troisième édition de cet ouvrage a été écrite par Arlen "Arlie" Bock and David Bruce (D.B.) Dill, à la demande d'Archibald (A.V.) Hill, les trois hommes dont nous allons discuter dans ce chapitre.

Hill est une figure légendaire dans la physiologie de l'exercice. Lorsqu'il prit ses fonctions de Professeur de Physiologie au Collège de Londres, dans son discours inaugural il mentionna les grands principes qui, plus tard, influencèrent la physiologie de l'exercice :

« Il est surprenant de voir comment une vérité physiologique découverte chez l'animal peut être développée, amplifiée et appliquée à l'homme sans jamais que celui-ci n'ait fait l'objet de l'étude. Les hommes sont, de loin, les meilleurs sujets d'expérience concernant la respiration, le transport des gaz par le sang, les reins, les muscles, le cœur et la fonction métabolique, etc. L'expérimentation humaine est un domaine particulier qui demande un savoir et des compétences spécifiques. Les méthodes utilisées sont bien sûr celles de la biochimie, de la biophysique et de la physiologie expérimentale. Toutefois, comme les athlètes et les montagnards, les physiologistes doivent se fixer des limites à ne pas dépasser lorsqu'ils réalisent des expérimentations sur eux-mêmes ou sur leurs amis. »

Jusqu'à la fin du xix^e siècle, de nombreuses théories ont été proposées pour expliquer les sources

d'énergie de la contraction musculaire. On savait les muscles capables de produire une grosse quantité de chaleur à l'exercice. Quelques théories suggéraient que cette chaleur était utilisée directement ou indirectement pour permettre le raccourcissement des fibres musculaires. Au début du XIX^e siècle Walter Fletcher et Sir Frederick Gowland Hopkins ont observé une relation évidente entre la contraction musculaire et la formation de lactate¹². On en déduisit que l'énergie de la contraction musculaire provenait de la dégradation du glycogène musculaire en acide lactique (chapitre 2), même si, à l'époque, les détails de cette réaction restaient encore obscurs. L'importance de la demande énergétique, à l'exercice, fait du muscle un modèle idéal pour aider à décrypter les mystères du métabolisme cellulaire. C'est ainsi qu'en 1921, A.V. Hill (figure 0.1) a obtenu le prix Nobel de physiologie et de médecine, pour ses travaux sur le métabolisme énergétique. À cette époque, la biochimie en était à ses débuts. L'obtention du prix Nobel par Albert Szent Gorgyi, Otto Meyerhof, August Krogh, et Hans Krebs pour leurs travaux sur les mécanismes de production de l'énergie par la cellule vivante a favorisé la reconnaissance rapide de cette nouvelle discipline scientifique.

Bien que l'essentiel des travaux de Hill ait été réalisé sur des muscles isolés de grenouille, cet auteur a également été un des premiers à mener des études sur les coureurs à pied. Celles-ci ont été permises grâce à la contribution technique de John Haldane qui a mis au point les méthodes et l'équipement permettant les mesures de la consommation d'oxygène à l'exercice. Ces chercheurs, et quelques autres, ont ainsi apporté les premières notions fondamentales nécessaires à la compréhension de la production d'énergie par le corps humain. Celle-ci fait toujours l'objet d'un nombre considérable de recherches. L'ensemble de ces travaux a débouché sur l'élaboration de systèmes de mesures automatisés de la consommation d'oxygène, dans les laboratoires contemporains de physiologie de l'exercice. C'est pourquoi, dans son discours inaugural, A.V. Hill a également souligné l'importance de la contribution des travaux de John Haldane et de leurs retombées possibles en physiologie de l'exercice.

« Hormis la recherche directe en physiologie sur l'homme, l'étude des instruments et des méthodes applicables à l'homme, leur standardisation, leur description, leur application en routine associée à l'élaboration de normes apportent un réel avantage à la médecine ainsi qu'à toutes les activités où l'homme représente l'objet d'étude. Tout travail physique (athlètes, mineurs, marins...) demande des connaissances en physiologie humaine ainsi que celles relatives aux conditions de travail. L'observation de sujets malades à l'hôpital n'est pas la meilleure méthode pour étudier l'homme sain. Il semble nécessaire de construire une démarche scientifique pour étudier

l'homme sain. Une telle démarche rendrait un grand service non seulement à la médecine mais aussi à notre vie sociale et industrielle. Les travaux de Haldane, par exemple, en physiologie respiratoire ont rendu un immense service dans diverses activités comme le travail dans les mines ou la plongée. Ce qui est vrai pour la physiologie respiratoire semble aussi être vrai pour d'autres fonctions physiologiques ».

3.3 Une ère d'échanges et d'interactions scientifiques

Les années entre 1900 et 1930 furent une période de grands changements pour l'environnement scientifique et médical des États-Unis, conduisant l'Université de Johns Hopkins à bouleverser le cursus médical. De plus en plus de programmes d'études médicales ou d'études supérieures s'inspirèrent du modèle européen d'expérimentation et de développement scientifique pour leur stratégie éducative. De grandes avancées furent réalisées en physiologie dans divers domaines tels que la bioénergétique, les échanges gazeux, la chimie du sang. Ces avancées eurent des retombées directes pour la physiologie de l'exercice. Grâce à des collaborations datant de la fin du XIX^e siècle, les interactions entre les laboratoires et les scientifiques s'intensifièrent et des congrès internationaux d'organisations diverses, telles que l'Union Internationale des Sciences Physiologiques, créèrent une atmosphère de libre échange scientifique, de discussions et de débat. La création de laboratoires de recherche et les collaborations qui en sont nées, font de cette période l'une des plus importantes dans l'histoire de la physiologie de l'exercice du XX^e siècle.

3.3.1 Recherche sur les athlètes

Depuis plus de cent ans, les athlètes ont été utilisés comme modèles pour étudier les limites de l'endurance humaine. La première étude physiologique aurait été réalisée en 1871 par Austin Flint sur l'un des plus célèbres athlètes de cette époque : Edward Payson Weston, un coureur et marcheur de fond. Le travail consistait, entre autres, à étudier la balance énergétique de Weston (énergie apportée par l'alimentation versus dépense énergétique), lors d'une marche de 400 miles (644 km) en 5 jours. Bien que l'étude n'ait apporté que peu de réponses sur le métabolisme musculaire à l'exercice, elle démontra l'utilisation de certaines protéines lors des exercices prolongés et intenses¹³.

Tout au long du XX^e siècle, les athlètes ont été des sujets d'étude pour la physiologie de l'exercice. L'objectif principal était de préciser les limites maximales de la force et de l'endurance humaine ainsi que les déterminants de la performance. En

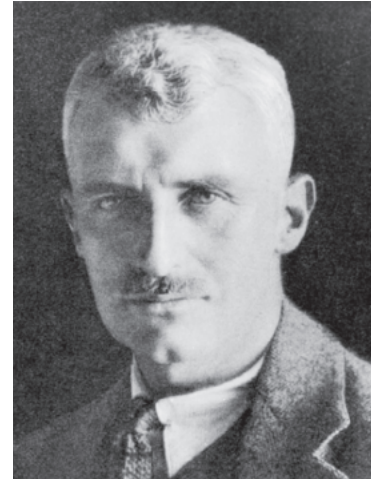


Figure 0.1 Le Nobel Archibald Hill en 1927

pratique, les résultats devaient permettre de prédire la performance, de définir un programme d'entraînement, ou d'identifier les sportifs possédant un potentiel exceptionnel. Toutefois, très peu d'épreuves de laboratoire ou de terrain évaluent précisément toutes les qualités requises pour devenir un champion et ces travaux n'ont pas eu l'impact attendu.

3.3.2 Le Harvard Fatigue Laboratory

Aucun laboratoire n'a eu autant d'impact, sur la physiologie de l'exercice, que le Harvard Fatigue Laboratory (HFL) fondé en 1927. De 1891 à 1898, l'Université de Harvard, dans laquelle ce laboratoire était hébergé, a dispensé un enseignement en sciences de l'exercice physique sous la direction du Dr George Wells Fitz comprenant de l'anatomie, de la physiologie et de l'entraînement. Alors que ce département a changé d'orientation avec le départ de Fitz en 1899, de nombreuses autres universités américaines ont développé, lors des 25 années suivantes, des cursus associant des cours de sciences fondamentales à l'éducation physique et sportive.

Une visite de A.V. Hill à l'Université de Harvard en 1926 a eu un impact significatif, avec la création du « Harvard Fatigue Laboratory (HFL) » l'année suivante, en 1927. À ses débuts le HFL était basé à la « Harvard Business School » et paradoxalement ses objectifs initiaux étaient de mener des recherches sur la fatigue et les dangers de l'industrie. C'est à la perspicacité du fameux biochimiste international Lawrence J. Henderson que l'on doit la création de ce laboratoire. Henderson a reconnu la nécessité d'étudier la physiologie du mouvement humain dans des circonstances environnementales particulières (telles que la chaleur ou l'altitude). Ne souhaitant pas être lui-même à la tête de ce programme de recherches, Henderson fit appel à un jeune biochimiste de l'Université de Stanford, David

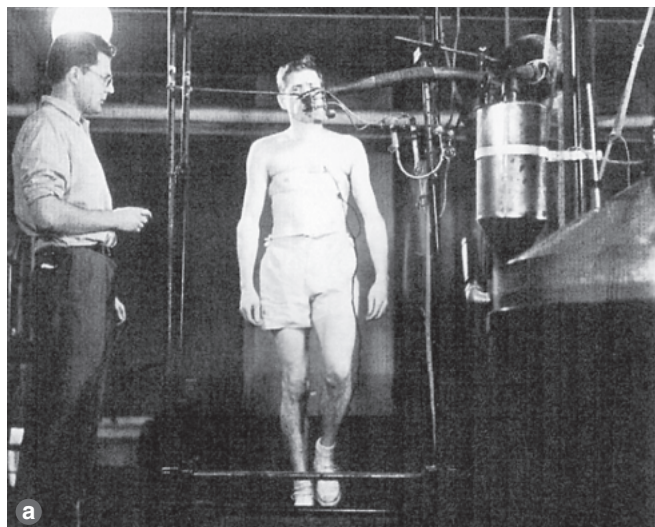
Bruce Dill, qui en devint le premier directeur, titre qu'il garda jusqu'à la fermeture du HFL en 1947.

Comme nous l'avons vu précédemment, Dill aida Arlie Block dans l'écriture de la troisième édition du livre de F. A. Brainbridge sur la physiologie de l'exercice. Quelques années plus tard, on lui a attribué l'écriture de cet ouvrage dont les données ont servi de programme au « Harvard Fatigue Laboratory ». Bien qu'ayant peu d'expérience en ce domaine, le caractère inventif de Dill et son aptitude à s'entourer de jeunes et talentueux scientifiques ont permis de mettre en place les fondements modernes de la physiologie environnementale et de l'exercice. Ainsi, l'équipe du HFL a étudié la physiologie de l'endurance et défini les critères de performance en course à pied. La plupart des expérimentations réalisées, par cette équipe, n'ont pas été faites dans le laboratoire lui-même mais dans le désert du Nevada, dans le delta du Mississippi et sur la Montagne blanche de Californie (altitude 3 962 m). Ces études et les suivantes ont apporté les données fondamentales nécessaires à la réalisation des expérimentations ultérieures concernant les effets de l'environnement sur la performance physique.

Les premiers travaux de l'école du HFL se sont essentiellement intéressés aux problèmes généraux concernant l'exercice, la nutrition et la santé. À titre d'exemple, les premières études concernant l'influence de l'âge sur l'aptitude physique ont été conduites en 1939 par Sid Robinson (figure 0.2), un étudiant de l'équipe du HFL. En analysant les réponses à l'exercice de sujets âgés de 6 à 91 ans, Robinson a pu décrire les effets de l'âge sur la fréquence cardiaque maximale et sur la consommation maximale d'oxygène²³. Mais avec le début de la Seconde Guerre mondiale, l'équipe du HFL a pris une orientation différente. Henderson et Dill ont essayé d'apporter leur contribution à l'effort de guerre. Sollicités pour former de nouveaux labora-

Figure 0.2

Sid Robinson testé sur tapis roulant au Harvard Fatigue Laboratory par R.E. Johnson (à gauche) et comme étudiant et athlète en 1938 (à droite).



toires dans les différents corps de l'armée, ils ont également publié les différentes méthodologies pouvant servir à la recherche militaire; ces méthodes sont encore utilisées partout dans le monde.

Les étudiants d'aujourd'hui en physiologie de l'exercice seraient stupéfaits de découvrir la technologie utilisée par l'équipe du HFL, le temps et l'énergie dépensés pour réaliser ces premières recherches. Les résultats obtenus aujourd'hui en quelques secondes, grâce à l'utilisation des analyseurs automatiques et des ordinateurs, demandaient à l'époque plusieurs jours de travail au personnel du HFL. La mesure de consommation d'oxygène à l'exercice, par exemple, nécessitait de recueillir des échantillons de gaz expiré, dont les teneurs en oxygène et en gaz carbonique étaient ensuite déterminées manuellement, par des analyseurs chimiques (figure 0.3). Ainsi, 20 à 30 minutes de travail étaient nécessaires à l'analyse d'un échantillon d'air recueilli pendant une minute. Aujourd'hui, de telles mesures sont quasi instantanées et ne requièrent qu'une faible participation du personnel de laboratoire. Le travail de ces pionniers de la physiologie de l'exercice était donc tout simplement merveilleux. En utilisant les équipements et les techniques de l'époque, les scientifiques du HFL publièrent environ 350 articles en 20 ans.

Ce laboratoire fut aussi un véritable centre intellectuel qui a permis d'attirer un grand nombre de jeunes physiologistes. Pendant les 20 ans de son existence, de 1927 à 1947, des étudiants originaires de 15 pays différents y ont travaillé. La plupart d'entre eux ont ultérieurement développé leur propre laboratoire et sont devenus des figures internationales reconnues dans la physiologie de l'exercice comme Sid Robinson, Henry Longstreet Taylor, Lawrence Morehouse, Robert E. Johnson, Ancel Keys, Steven Horvath, C. Frank Consolazio et William H. Forbes. Des étudiants ayant séjourné quelque temps au HFL comme August Krogh, Lucien Brouha, Edward Adolph Walter B. Cannon, Peter Scholander et Rudolfo Margaria ont eux aussi acquis une renommée internationale tout comme de nombreux scientifiques scandinaves dont nous parlerons ultérieurement. Ce laboratoire peut donc être considéré comme le groupe fondateur de la physiologie de l'exercice dans le monde. Même de nos jours, les travaux de la plupart des physiologistes de l'exercice trouvent leurs racines dans ceux du HFL.

3.3.3 L'influence scandinave

En 1909, Johannes Lindberg créa un laboratoire qui servit d'incubateur

pour les innovations scientifiques des chercheurs à l'Université de Copenhague au Danemark. Avec August Krogh, lauréat du prix Nobel en 1920, Lindberg publia les résultats de nombreux travaux fondamentaux pour la physiologie de l'exercice dans des domaines aussi variés que la bioénergétique musculaire ou les échanges gazeux pulmonaires. Leurs travaux ont ensuite été poursuivis de 1930 à 1970 par Erik Hohwü-Christensen, Erling Asmussen, et Marius Nielsen.

Les premiers contacts entre D.B. Dill et August Krogh, ont conduit à l'intégration, en 1930, de ces trois physiologistes danois exceptionnels au sein du groupe HFL. Krogh les y a ainsi incités à séjourner à Harvard pour y étudier l'exercice à la chaleur ou en altitude élevée. De retour dans leur pays, chacun de ces trois scientifiques s'est ensuite orienté vers une recherche différente. Asmussen et Nielsen sont devenus professeurs à l'Université de Copenhague. Asmussen étudiait les propriétés mécaniques du muscle et Nielsen étudiait la régulation de la température corporelle. Jusqu'à leur départ, ils sont tous deux restés très attachés à l'Institut August Krogh de l'Université de Copenhague.

En 1941, à Stockholm en Suède, Christensen (figure 0.4a) devient le premier professeur de physiologie à l'Université d'éducation physique et de gymnastique (GIH). À la fin des années 1930, il s'associe

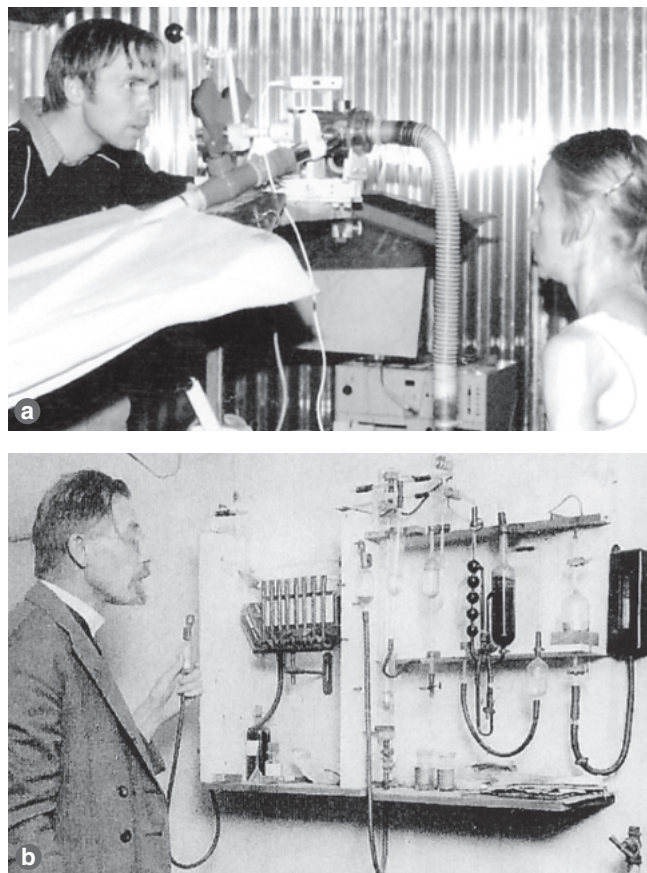


Figure 0.3 La mesure des gaz expirés

Les premières mesures des réponses métaboliques à l'exercice nécessitaient le recueil des gaz expirés dans un sac étanche (sac de Douglas) (en haut). On mesure la teneur en oxygène et en dioxyde de carbone d'un échantillon grâce à un analyseur chimique de gaz comme le montre la photo de droite avec August Krogh, Lauréat du prix Nobel.



Figure 0.4 Les grands noms scandinaves de la physiologie de l'exercice

Erik Hohwü-Christensen, premier professeur de physiologie à l'Université de gymnastique et d'éducation physique d'Idrottshögskolan à Stockholm, Suède (en haut à gauche). Bengt Saltin, vainqueur du prix olympique en 2002 (en haut à droite). Jonas Bergström (en bas à gauche) et Eric Hultman (en bas à droite), les premiers à utiliser la biopsie musculaire pour étudier l'utilisation du glycogène musculaire et sa resynthèse, avant, pendant et après l'exercice.

avec Ole Hansen pour conduire puis publier une série de cinq études concernant le métabolisme des glucides et des lipides à l'exercice. Ces travaux sont encore cités très fréquemment et considérés, pour la plupart, comme les études les plus importantes et les plus fondamentales dans le domaine de la nutrition du sport. C'est Christensen qui a initié Per-Olof Åstrand au domaine de la physiologie de l'exercice. Åstrand, qui a réalisé de nombreuses études sur l'aptitude physique et la capacité d'endurance entre 1950 et 1960, est devenu le directeur du groupe GIH après Christensen qui s'est retiré en 1960. Lorsque Christensen exerçait au GIH, il influença de nombreux scientifiques prestigieux comme Bengt Saltin qui gagna, en 2002, le prix Olympique pour sa contribution dans le domaine de la physiologie de l'exercice et de la physiologie clinique (figure 0.4b).

Au-delà de leurs travaux au GIH, Hohwü-Christensen et Åstrand ont également travaillé avec d'autres physiologistes de l'Institut Karolinska à Stockholm, qui étudiaient les applications cliniques de l'exercice. Les travaux de cet institut ont eu des répercussions très importantes. Ainsi, vers 1966, Jonas Bergström a développé la technique de la biopsie musculaire à l'aiguille qui a permis l'essor considérable d'études sur la biochimie du muscle humain et sur la nutrition (figure 0.4c). À l'origine, cette technique qui nécessite le prélèvement d'un petit échantillon de tissu musculaire, grâce à une incision, a été utilisée pour la première fois dans les années 1900 pour étudier la dystrophie musculaire. La biopsie à l'aiguille a ainsi permis aux physiologistes de mener de nombreuses études histologiques et biochimiques sur le muscle humain avant, pendant et après l'exercice.

D'autres études invasives sur la circulation sanguine ont été ultérieurement conduites par les physiologistes du groupe GIH, à l'Institut Karolinska. Entre 1927 et 1947, le laboratoire d'Harvard a ainsi constitué le pilier de la physiologie de l'exercice, les laboratoires scandinaves ont ensuite pris le relais à la fin des années 1940. Ainsi, le Norvégien Per Scholander a développé un analyseur de gaz en 1947 et le Finlandais Martti Karvonen a publié une formule, encore largement utilisée aujourd'hui, pour calculer la fréquence cardiaque. Pendant les 35 dernières années, la plupart des investigations ont été conduites grâce à des collaborations entre physiologistes de l'exercice américains et scandinaves.

3.3.4 Les autres grands noms de la physiologie de l'exercice

La physiologie constitue une science fondamentale de la médecine clinique. Comme elle, la

physiologie de l'exercice a apporté des connaissances nouvelles dans d'autres domaines comme l'éducation physique, la remise en forme et d'une manière générale la santé. À la fin du XIX^e et au début du XX^e siècle, des médecins comme Edward Hitchcock, Jr. (Collège d'Amherst) et Dudley Sargent (Université de Harvard) ont étudié les proportions corporelles (anthropométrie) et les effets de l'entraînement sur le développement de la force et de l'endurance. C'est Peter Karpovich, un immigrant russe ayant momentanément travaillé au « Harvard Fatigue Laboratory » (figure 0.5a), qui joua un rôle majeur en appliquant la physiologie de l'exercice à l'éducation physique aux États-Unis. Après avoir créé lui-même son propre laboratoire de recherche, Karpovich a enseigné la physiologie à l'Université de Springfield (Massachusetts) de 1927 jusqu'à sa mort en 1968.

Même s'il a beaucoup contribué au développement des connaissances en éducation physique et en physiologie de l'exercice, il est surtout connu pour avoir formé d'éminents chercheurs comme Charles Tipton et Loring Rowell, deux lauréats du prix du Collège Américain des Sciences du Sport.

Un autre membre de l'Université de Springfield, l'entraîneur de natation T.K. Cureton (figure 0.5b) a créé un autre laboratoire de physiologie de l'exercice, à l'Université de l'Illinois en 1941. Tout en poursuivant ses recherches il a enseigné, jusqu'à son départ en 1971, aux meilleurs spécialistes actuels en ce domaine. Les programmes de remise en forme, bien connus sous le nom d'*Aerobic*, ont été mis au point par Cureton et ses étudiants puis publiés dans l'ouvrage de Kenneth Cooper en 1968. S'appuyant sur des bases physiologiques, ils montrent comment l'activité physique régulière peut être un atout majeur pour la santé⁹.

Elsworth R. « Buz » Buskirk (figure 0.5c) est un autre pionnier de la physiologie de l'exercice qui a milité pour que cette discipline devienne universitaire. Après avoir occupé le poste de directeur du département de physiologie environnementale du « Quaternary Research and Development Center » dans l'État du Massachusetts (1954-1957) puis celui de chercheur en physiologie à l'Institut National de la Santé (1957-1963), il termina le reste de sa carrière à l'Université de Pennsylvanie. Il y mit en place une formation universitaire diplômante en physiologie et y fonda en 1974, le Laboratoire de Recherche sur la Performance Humaine (Laboratory for Human Performance Research), le premier institut de recherche national consacré à l'étude des adaptations de l'Homme à l'exercice et aux stress environnementaux. Il continua son activité de recherche jusqu'à sa mort en 2010.

Bien que les bienfaits de l'exercice physique aient été pressentis dès le début du XIX^e siècle, il a fallu attendre les années 1960 pour que cette pratique devienne véritablement populaire. Les recherches ultérieures n'ont fait que confirmer l'importance de l'activité physique pour limiter la

baisse inéluctable des capacités physiques avec l'âge, prévenir ou limiter les désordres associés aux pathologies chroniques et faciliter la rééducation.

3.4 La physiologie du sport et de l'exercice physique contemporaine

L'essentiel des progrès en physiologie de l'exercice est d'ordre technique. À la fin des années 50, Henry L. Taylor et Elsworth R. Buskirk publièrent deux articles influents et novateurs^{6, 27} décrivant les critères d'atteinte de la consommation maximale d'oxygène, facteur majeur de l'aptitude cardio-respiratoire. Puis, vers 1960, le développement des analyseurs électroniques a permis la mesure des gaz respiratoires, rendant ainsi plus facile les mesures du métabolisme énergétique. Cette dernière technique, ainsi que la radio-télémétrie (qui utilise des signaux transmis par la radio), permettant d'enregistrer à distance la fréquence cardiaque et la température corporelle, pendant l'exercice, sont le résultat du programme spatial américain. Jusqu'à la fin des années 1960, la plupart des travaux en physiologie de l'exercice a concerné les réponses de l'organisme entier à l'exercice. La majorité des investigations a consisté en des mesures de variables telles que la consommation d'oxygène, la fréquence cardiaque, la température corporelle et le niveau de sudation. À l'époque les réponses cellulaires à l'exercice suscitaient encore peu d'intérêt.

3.4.1 L'approche biochimique

Au milieu des années 1960, trois biochimistes ont joué un rôle essentiel dans le domaine de la physiologie de l'exercice. Il s'agit de John Holloszy (figure 0.6a) de l'Université de Washington (St Louis) et de Charles « Tip » Tipton (figure 0.6b) de l'Université de l'Iowa et Phil Gollnick (figure 0.6c). Ils ont été les premiers à utiliser le rat et la souris pour étudier le métabolisme musculaire et les facteurs responsables de la fatigue. L'ensemble de leurs travaux et ceux de leurs étudiants ont renforcé le contenu biochimique des recherches en physiologie de l'exercice. Holloszy a été récompensé en 2000 par le prix Olympique pour sa contribution dans le domaine de la physiologie de l'exercice et de la santé.

Avant les années 1960, il existait peu d'études biochimiques concernant les adaptations du muscle en réponse à l'entraînement. Ceci peut paraître surprenant car le commencement de cette discipline scientifique date du début du xx^e siècle. En effet, pour que celle-ci soit appliquée sur le muscle humain, il a fallu attendre Bergstrom et Hultman qui, en 1966, ont popularisé la technique de biopsie musculaire. Au départ, la biopsie a été utilisée pour mettre en évidence la déplétion du glycogène musculaire lors

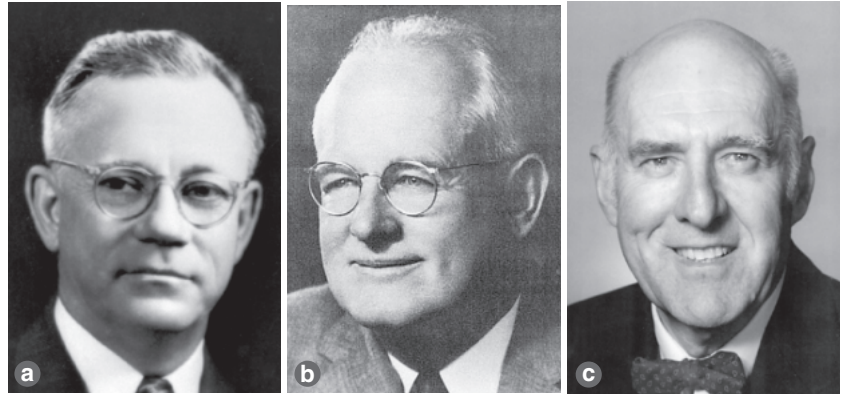


Figure 0.5 Les autres grands noms de la physiologie de l'exercice

Pendant ses fonctions à Springfield College, Peter Karpovich (à gauche) a introduit la physiologie de l'exercice dans les enseignements. Thomas K. Cureton (au centre) a dirigé le Laboratoire de physiologie de l'exercice à l'Université de l'Illinois à Urbana-Champaign de 1941 à 1971. À l'Université de Pennsylvanie, Elsworth Buskirk (à droite) a élaboré un programme d'études supérieures intercollégial centré principalement sur la physiologie appliquée (1966) et a été le fondateur du Laboratoire de Recherche sur la Performance Humaine (1974).



Figure 0.6

John Holloszy, Lauréat du prix olympique en 2000 pour ses contributions scientifiques dans le domaine de la physiologie de l'exercice (à gauche).

Charles Tipton, professeur à l'Université d'Iowa et d'Arizona, mentor de nombreux étudiants qui sont devenus des leaders en biologie moléculaire et en génomique (au centre).

Phil Gollnick, spécialiste de recherche en biochimie et spécialiste du muscle, à l'Université de l'état de Washington (à droite).

de l'exercice et sa resynthèse lors de la récupération. Au début des années 1970, des physiologistes de l'exercice ont utilisé la biopsie associée aux marquages histochimiques et au microscope électronique pour déterminer la typologie musculaire.

Avec l'utilisation de la biopsie musculaire, introduite par Bergström, de nouveaux physiologistes de l'exercice (plus spécialement des biochimistes) sont apparus. À Stockholm, Bengt Saltin réalise toute l'importance de ce procédé permettant d'étudier la structure et la biochimie du muscle. Il fut le premier à collaborer avec Bergström, à la fin des années 1960. Ensemble ils ont étudié les effets du régime alimentaire



Figure 0.7 Franck Booth (à gauche) et Ken Baldwin (à droite)

Vidéo 0.1

Jim Powelczyk présente l'évolution de la physiologie de l'exercice qui s'est intéressée à ses débuts à l'organisme entier pour aller progressivement explorer les mécanismes jusqu'au niveau cellulaire



www.lienmini.fr/8102vid0-1

sur l'endurance musculaire. Pratiquement à la même époque, Reggie Edgerton de l'Université de Californie, Los Angeles et Phil Gollnick de l'Université de Washington utilisaient les rats pour étudier les caractéristiques des fibres musculaires individuelles et leurs réponses à l'entraînement. Saltin a combiné les connaissances issues de la biopsie musculaire et les talents biochimiques de Gollnick. Ces recherches ont contribué à définir les caractéristiques des fibres musculaires humaines et leurs modalités d'utilisation à l'exercice. Bien que de nombreux biochimistes aient utilisé l'exercice pour étudier le métabolisme, ceux qui ont eu le plus d'impact sur la direction future de la physiologie de l'exercice chez l'homme sont Bergström, Saltin, Tipton, Holloszy et Gollnick.

3.4.2 Autres outils et techniques

Les progrès scientifiques en physiologie de l'exercice sont étroitement liés aux applications des technologies issues des sciences fondamentales. En effet, la première étude sur le métabolisme énergétique à l'exercice a pu être réalisée grâce à des appareils permettant la collecte et l'analyse de gaz (oxygène et dioxyde de carbone). La mesure de la lactatémie, considérée souvent comme un reflet des sollicitations anaérobies du muscle, ne donne en réalité que peu d'informations sur la production et l'élimination de ce sous-produit métabolique à l'exercice. De même, la mesure du glucose sanguin que ce soit avant, pendant et après un exercice épuisant, considérée auparavant comme une donnée intéressante, s'est avérée par la suite d'un intérêt limité dans la compréhension des échanges en énergie au niveau cellulaire.

Au cours des dernières décennies, les physiologistes ont utilisé différentes techniques chimiques pour comprendre la production d'énergie par le muscle et ses adaptations à l'entraînement. Des échantillons de biopsies musculaires (analyses *in vitro*) ont été analysés pour mesurer l'activité enzymatique et la capacité des fibres musculaires à utiliser l'oxygène. Même si ces expérimentations ont donné un aperçu du potentiel de la fibre à produire de l'énergie, elles ont laissé plus de questions en suspens que de réponses apportées. En effet, ces dernières étaient liées à la composition même de la fibre. Il était donc tout naturel d'aller plus loin dans l'exploration des mécanismes pour pouvoir répondre à ces questions. C'est pourquoi, les chercheurs se sont tournés vers la biologie cellulaire et moléculaire.

Même si la biologie moléculaire n'était pas une nouvelle science, elle est devenue une technique très utile pour les physiologistes de l'exercice qui désiraient aller plus loin dans l'exploration des mécanismes cellulaires comme la régulation du métabolisme et les adaptations à l'exercice. Des physiologistes comme Frank Booth et Ken Baldwin (figure 0.7) ont consacré leur carrière à comprendre la régulation moléculaire des caractéristiques et du fonctionne-

ment des fibres musculaires. La majeure partie de leurs travaux était consacrée au contrôle génétique de la croissance musculaire et de l'atrophie. L'utilisation de la biologie moléculaire pour étudier les propriétés contractiles des fibres est discutée dans le chapitre 1.

Bien avant que James Watson et Francis Crick aient découvert la structure de l'acide désoxyribonucléique (ADN) (1953), les scientifiques connaissaient déjà l'importance de la génétique dans la détermination des structures et des fonctions des êtres vivants. Désormais, les recherches de pointe en physiologie de l'exercice comportent des techniques de biologie moléculaire et de génétique. Depuis le début des années 1990, à l'aide de ces nouveaux outils, les scientifiques essayent d'expliquer comment l'exercice, en émettant un signal, affecte l'expression des gènes à l'intérieur du muscle.

Rétrospectivement, il est clair que depuis le début du ^{xx}e siècle, la physiologie de l'exercice a considérablement évolué passant de la mesure à l'échelle de l'organisme entier (la consommation d'oxygène, la respiration, la fréquence cardiaque) à l'échelon cellulaire puis moléculaire avec par exemple l'analyse de l'expression génique au sein des fibres musculaires.

3.5 La physiologie intégrative

Avec la découverte du séquençage du génome humain en 2001, les scientifiques ont espéré qu'un jour il suffirait simplement de prélever les cellules de la joue puis d'analyser la séquence génétique pour prédire le risque de développer un diabète ou une pathologie cardiovasculaire^{7,8}. L'idée d'une détection et d'un traitement des maladies chroniques était prometteuse. Ces dernières années, les avancées biotechnologiques ont produit des quantités de données, mais l'optimisme initial concernant la prédiction et le traitement des pathologies humaines ne s'est pas concrétisé.

En effet, il n'existe que très peu de gènes spécifiques dont la mutation peut prédire de manière fiable l'apparition de certaines pathologies. C'est le cas pour le gène BRCA1 dont la mutation est associée à une forte prédisposition au cancer du sein chez la femme. Il s'avère, de surcroît, que l'analyse des facteurs de risque traditionnels a encore beaucoup plus de pouvoir prédictif pour évaluer le risque de diabète de type 2 que l'évaluation des scores de risque génétique basée sur 20 variantes différentes associées à cette maladie²⁶. Les promesses médicales tant attendues sont donc loin d'avoir été tenues et les apports de la génomique pour la prédiction ou le traitement de certaines pathologies restent modestes comparés aux ressources investies.

À l'ère des données méga-génomiques, quelle est la place de la physiologie dans le domaine de la santé et de la prévention ? Certains, comme le Dr

Joyner, un chercheur distingué et primé de la Mayo Clinic, reprochent à la biologie moléculaire sa vision réductrice. La biologie moléculaire qui étudie les processus biologiques au niveau le plus fin limite notre compréhension du fonctionnement global de l'organisme, en réponse aux différents stress dont celui de l'exercice physique. C'est la physiologie et son approche intégrative qui est à l'origine des concepts d'homéostasie, de régulation, d'interaction entre les organes et de redondance dans les systèmes physiologiques. La **physiologie intégrative** pose des questions de recherche fondées sur des hypothèses, elle conçoit et met en œuvre des expérimentations crédibles pour les tester. Elle prend en compte la multiplicité des facteurs qui affectent le fonctionnement de l'organisme : l'environnement, la culture et le comportement. Elle doit désormais intégrer les avancées récentes de la génétique et de la biologie moléculaire afin d'examiner comment différents comportements comme l'activité physique, l'alimentation ou le stress, interfèrent avec la composante génétique sur l'état de santé des personnes.

pensables à tout progrès, et la recherche clinique pour au final interpellier les politiques de santé publique (figure 0.8)²⁴. Ce continuum est bidirectionnel. Les problèmes majeurs de santé publique, comme l'obésité, conduisent les physiologistes de l'exercice à interpellier la recherche fondamentale. Les résultats induisent des améliorations de la pratique clinique et de la santé de la population.

L'étude du vieillissement est en soi un bon exemple de physiologie translationnelle. L'avance en âge constitue un facteur de risque d'apparition de nombreuses pathologies chroniques et représente un défi majeur pour notre système de santé et la société en général. Afin de permettre à l'ensemble de la population de vieillir en bonne santé, il est nécessaire de mieux comprendre la physiologie du vieillissement de ses aspects moléculaires les plus fins jusqu'au niveau global de santé publique. Le succès de la physiologie translationnelle repose donc sur un examen critique des données et des questions scientifiques avec une approche pluridisciplinaire en ayant toujours en tête que la recherche fondamentale puisse servir la recherche clinique et améliorer la santé des populations et inversement.

3.6 La physiologie translationnelle

Les physiologistes de l'exercice, par leur objet d'étude et la variété de leurs approches, ont beaucoup contribué à promouvoir la **physiologie translationnelle**. Ce terme est apparu dans les années 1990 dans le domaine de la cancérologie. Il désignait alors le processus nécessaire pour lier le risque de cancer à ses facteurs génétiques prédisposants²⁴. De nos jours, la physiologie translationnelle fait le lien entre les résultats issus de la recherche fondamentale, indis-

Résumé

► En raison de l'approche réductionniste (étude des gènes, des molécules) qui domine de nos jours, les physiologistes de l'exercice se doivent de continuer d'étudier les questions biologiques à partir d'une approche intégrative, axée sur les hypothèses.

► La physiologie translationnelle fait le lien entre les résultats issus de la recherche fondamentale et la recherche puis la pratique clinique pour au final interpellier les politiques de santé publique.

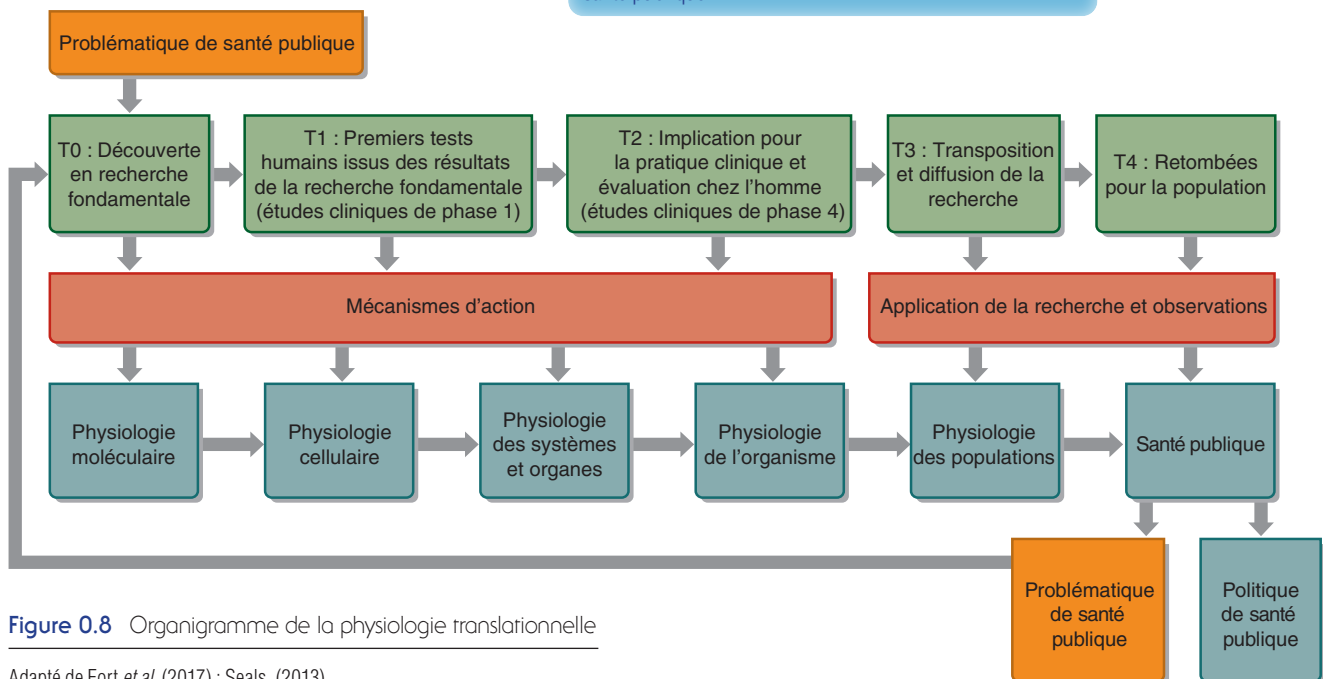


Figure 0.8 Organigramme de la physiologie translationnelle

Adapté de Fort *et al.* (2017) : Seals, (2013).

3.7 Les femmes pionnières dans la physiologie de l'exercice

Même si de nos jours, il existe de nombreuses femmes reconnues scientifiquement pour leurs travaux dans le domaine de la physiologie de l'exercice, comme dans beaucoup d'autres domaines scientifiques, il a fallu beaucoup de temps pour que leur contribution dans ce domaine soit reconnue. En 1954, Irma Rhyning a publié avec son futur mari, P-O Åstrand, un travail majeur qui prédit le potentiel aérobie d'un sujet à partir de sa fréquence cardiaque d'exercice sous-maximal¹. Bien que cette méthode indirecte d'évaluation de la condition physique ait été rediscutée au fil des ans, son concept de base fait toujours référence.

Dans les années 1970, deux chercheuses suédoises, Birgitta Essen et Karen Piehl (figure 0.9) ont été reconnues sur le plan international respectivement pour leurs travaux sur la typologie et la fonction musculaire chez l'homme. Essen, qui a collaboré avec Bengt Saltin, a joué un rôle décisif dans l'adaptation des méthodes biochimiques à l'étude des petits fragments musculaires obtenus par biopsie. C'est à partir de ses travaux, que d'autres scientifiques ont pu étudier l'utilisation des glucides et des lipides par le muscle et identifier les différents types de fibres musculaires. Piehl, quant à elle, a publié de nombreuses études sur le recrutement des différents types de fibres musculaires lors des exercices aérobies et anaérobies.

Puis, dans les années 1970 et 1980, c'est au tour de Bodil Nielsen, physiologiste suédoise, fille de Marius Nielsen, d'apporter une contribution majeure à l'étude de la réponse de l'homme à l'ambiance chaude et la déshydratation. À la même époque, à l'Université de Californie de Santa Barbara, une physiologiste de l'exercice, Barbara Drinkwater (figure 0.9c) travaillait sur ce même thème. Ses travaux étaient souvent réalisés en collaboration avec Steven Horvath, le gendre de D.B. Dill et directeur du laboratoire de physiologie environnementale. Sa contribution à la physiologie environnementale et aux problèmes physiologiques de la femme ath-

lète lui ont valu d'être reconnue mondialement. Par leur contribution scientifique et leur crédibilité, ces femmes ont joué un rôle majeur en attirant d'autres femmes plus jeunes dans le domaine de la physiologie et la médecine de l'exercice.

Le but de cette partie était de vous présenter une vue d'ensemble des personnalités et des technologies qui ont contribué à définir le champ de la physiologie de l'exercice et non pas d'en établir une liste exhaustive. En effet, pour les étudiants qui veulent creuser l'historique de ce domaine, il existe de bons ouvrages spécialisés. Après ces différents rappels historiques, voyons quels sont les objets de la physiologie du sport et de l'exercice physique.

4. La physiologie de l'exercice au XIX^e siècle

Le domaine de la physiologie de l'exercice évolue rapidement. Les constantes évolutions technologiques ou les nouvelles approches scientifiques ont des implications importantes pour la santé, la médecine et la recherche biomédicale. La physiologie de l'exercice et notre compréhension des processus physiologiques qui sous-tendent l'activité physique sont souvent à l'avant-garde de ce nouvel âge de la science.

4.1 Exercice et médecine personnalisée

En 2007, le congrès des États-Unis d'Amérique a voté pour l'introduction du projet de loi intitulé « Genomics and Personalized Medicine Act » dont le but est de tendre vers une médecine personnalisée basée sur l'étude du génome humain. Ce programme a pour objectif de mettre en œuvre et de soutenir la recherche pour aboutir à une prescription personnalisée. La finalité de ce projet est d'optimiser les stratégies de soin en proposant aux patients le traitement ou le dosage médicamenteux le plus effi-

Figure 0.9 Les femmes pionnières dans la physiologie de l'exercice

De gauche à droite : Birgitta Essen a collaboré avec Bengt Saltin et Phil Gollnick en publiant la première étude sur les fibres musculaires humaines. Karen Piehl a été parmi les premiers physiologistes à démontrer que le système nerveux recrute de façon sélective les fibres lentes et les fibres rapides lors d'un exercice de différentes intensités. Barbara Drinkwater, la première femme à présider l'« American College of Sport Medicine » a été parmi les premières à étudier la femme sportive et à aborder les questions spécifiques aux femmes athlètes. Elle est morte en octobre 2019.



cace et le mieux adapté à leur profil génétique et biologique^{15,16}. Ce concept de médecine personnalisée est issu de la pharmacogénomique, science dont l'objet est l'étude des effets des médicaments sur le génome humain et qui tente de comprendre pourquoi certaines personnes répondent favorablement à certains traitements médicamenteux et d'autres non.

Par exemple, des études ont mis en évidence que deux gènes influencent la capacité des individus à métaboliser la warfarine, un médicament très utilisé pour prévenir la formation de caillots dans les vaisseaux sanguins (thromboses) chez les personnes atteintes de troubles cardiovasculaires. Comme la quantité d'anticoagulant à administrer est primordiale, une dose trop importante est associée à un risque élevé d'hémorragies, alors qu'une dose trop faible rend le traitement sans effet. Connaître ces variations génétiques doit permettre ainsi d'identifier les personnes qui courent un risque de surdosage et donc d'hémorragie, afin d'ajuster au mieux la dose de warfarine à administrer à chaque patient²⁸.

On a aussi récemment souligné l'importance de l'individualisation dans la prescription d'exercice⁵. Il est bien connu que la pratique physique a des effets bénéfiques dans de nombreuses pathologies comme les maladies cardiovasculaires, l'ostéoporose, les maladies métaboliques (diabète, obésité), etc. Là encore, on retrouve une certaine hétérogénéité dans la capacité des personnes à pouvoir réaliser un exercice plus ou moins intense ou dans leurs possibilités d'adaptation en réponse à l'entraînement²¹ et d'autant plus si elles sont atteintes d'une des pathologies citées précédemment. Ces connaissances doivent permettre d'individualiser plus précisément la pratique physique afin que le programme d'entraînement ait les meilleurs effets sur l'état de santé. On commence tout juste à comprendre et à proposer des programmes d'entraînement personnalisés, en termes de types d'activité ou de modalités d'exercice.

Les protocoles expérimentaux cherchent à déterminer :

- 1) les mécanismes par lesquels l'exercice exerce ses effets (qu'ils soient positifs ou négatifs) au niveau cellulaire et systémique,
- 2) la « dose » optimale d'exercice qui produira des effets bénéfiques pour les populations souffrant de pathologies,
- 3) la meilleure façon d'évaluer les réponses à l'exercice, que ce soit pour une personne seule ou un groupe et,
- 4) s'il est justifié de proposer une prise en charge par l'activité physique en complément du traitement thérapeutique.

Un des grands défis que devra relever la médecine personnalisée est de comprendre les mécanismes génomiques et systémiques, responsables de la grande variabilité des réponses individuelles à l'entraînement. Il est probable que les

résultats à long terme de grands essais cliniques randomisés examinant la variabilité intra-individuelle dans les réponses à l'exercice chez l'homme, permettent d'élaborer des stratégies de soin de santé personnalisées⁵, incluant la prise en charge individualisée par l'exercice physique.

4.2 La révolution des sciences dites « omiques »

Dans le cadre du projet du génome humain, les scientifiques ont séquencé les 3,2 milliards de nucléotides qui composent notre génome. Cette étude a été réalisée en grande partie en 2003 (le dernier chromosome a été séquencé en 2006) pour un coût estimé à 2,7 milliards de dollars. De nos jours, l'ensemble du génome humain peut être séquencé pour moins de 1 000 dollars. Ces progrès dans le séquençage ont ouvert de nouveaux champs scientifiques, se terminant souvent par le suffixe « -omique ». S'appuyant sur les avancées des technologies de l'information et les technologies de pointe, les sciences dites « omiques » consistent à appréhender la complexité du vivant dans son ensemble en n'oubliant pas l'écosystème et l'environnement dans lesquels ces ensembles vivants sont exposés. Ces sciences dites « omiques » comprennent principalement l'étude des gènes (génomique), leur expression et leur régulation au niveau des ARN messagers (transcriptomique), l'analyse des protéines (protéomique) et des métabolites (métabolomique) produits²⁹ (figure 0.10). L'un des principaux intérêts de ces sciences est qu'un système très complexe (comme l'homme à l'exercice physique) peut être mieux compris s'il est examiné à chacun de

Vidéo 0.2

Jim Pawelczyk présente la médecine 4P (prédictive, préventive, personnalisée et participative) ainsi que le rôle primordial de l'exercice physique dans l'élaboration de stratégies de soin de santé personnalisées



www.lienmini.fr/8102vid0-2

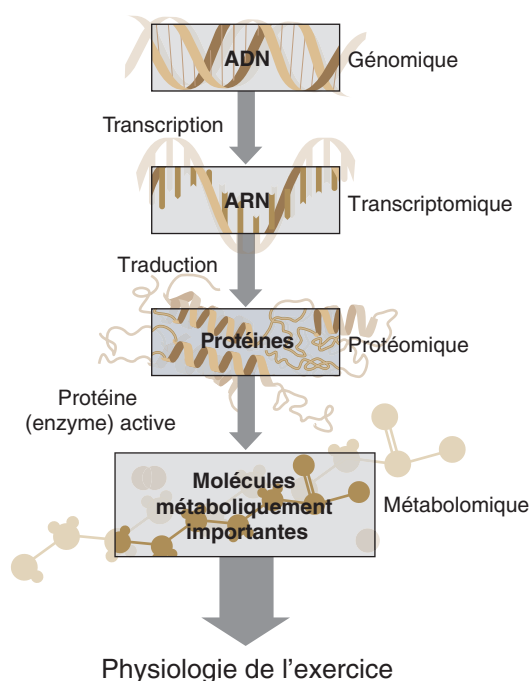


Figure 0.10 Liens entre génomique, transcriptomique, protéomique et métabolomique dans le contexte de la physiologie de l'exercice

ses niveaux les plus élémentaires. Appliquée à la physiologie de l'exercice, la recherche dans les sciences dites « omiques » vise à mieux comprendre les effets préventifs et les valeurs thérapeutiques de l'exercice⁴.

La **génomique** étudie le rôle de gènes individuels (ou groupes de gènes) susceptibles d'influer sur les réponses à l'entraînement, sur la santé et la condition physique. Il est désormais bien établi que la pratique régulière d'une activité physique améliore le bien-être et la santé notamment en prévention primaire de nombreuses pathologies. Il existe malgré tout d'importantes variations interindividuelles concernant la réponse à l'exercice physique que ce soit sur les performances physiques (endurance cardiorespiratoire par exemple) ou la prévention des risques (cardiovasculaire et métabolique par exemple)³. Ces variations interindividuelles sont liées à des mutations de certains gènes impliqués dans ces réponses à l'exercice ou à l'entraînement. L'identification des gènes et des mutations impliqués dans la réponse à l'exercice ou à l'entraînement est fondamentale pour la compréhension du rôle bénéfique de l'activité physique sur la santé et la performance physique. Ces mutations correspondent à ce que l'on appelle aujourd'hui le polymorphisme d'un seul nucléotide (PSN) (ou *single-nucleotide polymorphism* SNP en anglais). Ce sont ces variations mineures du génome (un seul nucléotide sur un ou plusieurs gènes) qui expliquent les différences interindividuelles des réponses physiologiques à l'exercice.

L'identification du gène en lui-même est assez peu utile, car le génome ne donne que 10 % de l'information nécessaire à la compréhension de la machinerie cellulaire. Il faut donc passer du gène à la cible en utilisant les outils d'une nouvelle discipline, la génomique « fonctionnelle ». Les technologies utilisées pour identifier un gène cible et définir sa fonction biologique sont de plus en plus sophistiquées et comprennent le séquençage de l'ADN et l'ARN, des recherches *in vitro* sur des cultures cellulaires, l'élevage sélectif d'animaux performants pour l'identification des gènes cibles et leurs variants.

La transcriptomique étudie l'ensemble des ARN messagers (ARNm) transcrits à partir d'un génome. En effet, selon sa spécialisation et en fonction de certaines conditions, tous les gènes d'une cellule ne sont pas tous forcément transcrits. L'information fournie par les ARNm est beaucoup plus spécifique et permet d'observer les évolutions selon les conditions physiologiques, comme l'exercice physique. En combinant alors la génomique et la transcriptomique, les chercheurs peuvent prédire certains traits et identifier des cibles génétiques pour de futures recherches. Ces nouvelles cibles peuvent alors être sondées pour rechercher les variations de leur séquence d'ADN et leur relation avec d'autres gènes pouvant contribuer à des différences dans le comportement à l'exercice. Cette révolution des sciences dites « omiques » ouvre la voie vers un nouveau type

de diagnostic et de prise en charge thérapeutique plus personnalisée au sein des structures de soin. Ces différentes techniques permettent d'élargir les connaissances en physiologie de l'exercice à un niveau de détail qui n'était pas possible par le passé notamment en identifiant des gènes candidats qui pourraient être impliqués dans les réponses à l'exercice physique³.

La protéomique de l'exercice, quant à elle, vise à étudier l'ensemble des protéines d'une cellule, d'un tissu ou d'un organe biologique en réponse à l'activité physique, après une séance de musculation ou après une période d'entraînement en endurance, par exemple. Cette technique permet aux chercheurs d'analyser les mécanismes moléculaires qui sous-tendent les adaptations physiologiques à l'exercice ou à l'entraînement²². La technique originale pour l'analyse protéomique est l'électrophorèse bidimensionnelle sur gel de polyacrylamide. D'autres techniques plus modernes basées sur le marquage des protéines, la fragmentation des peptides sont venues compléter cette dernière, tout comme la spectrométrie de masse qui permet de mettre en évidence leurs modifications post-traductionnelles. Les recherches combinant les données protéomiques avec les approches transcriptomiques et génomiques décrites précédemment nous permettent d'élargir notre compréhension et nos connaissances en physiologie de l'exercice. Nous avons ainsi une vue d'ensemble de la façon dont l'exercice affecte les différents organes et systèmes du corps pour améliorer nos fonctions physiologiques, nos performances physiques et notre santé en général.

4.3 L'épigénétique

Nous venons de le voir, l'entraînement modifie l'expression des gènes, de certains facteurs de transcription et celle de protéines régulatrices. Ces modifications ont des conséquences fonctionnelles à de nombreux niveaux, notamment sur le métabolisme, sur la régulation cardiovasculaire ainsi que sur l'état de santé et la forme physique, en général. Il semble toutefois que d'autres mécanismes soient impliqués dans la réponse intégrative à l'entraînement physique. L'**épigénétique** est l'étude des changements de l'expression des gènes qui surviennent sans modifier la séquence nucléotidique des gènes eux-mêmes. Les facteurs hérités influencent clairement la réponse d'un individu à l'activité physique. Des facteurs environnementaux supplémentaires peuvent cependant altérer ces gènes par des modifications épigénétiques. L'ADN, *via* nos gènes, est le support de l'information génétique que la cellule va pouvoir réguler *via* l'épigénétique. Cette dernière joue à la fois le rôle de censeur et de diffuseur en activant ou inhibant l'expression de certains gènes dans le corps humain, notamment à travers leur traduction en protéines. L'épigénétique repose principalement sur la façon dont est enroulé l'ADN autour des histones et sur la

présence de « groupements méthyle » qui vont pouvoir interdire l'expression de certains gènes. En réponse à certains stimuli et notamment en réponse à l'entraînement physique, les régions promotrices de certains gènes sont déméthylées les rendant accessibles aux enzymes chargées de la transcription. Ces fragments d'ADN peuvent désormais être lus et traduits en protéines. Les modifications épigénétiques comprennent la méthylation de l'ADN, la modification des histones et des ARN non codants²⁰. Sans modifier notre génome (séquence d'ADN), certains facteurs environnementaux peuvent provoquer des changements de conformation de la chromatine, modulant ainsi l'expression des gènes de manière transitoire ou permanente. Ces phénomènes étant dépendants de nombreux facteurs environnementaux (comme l'exposition aux polluants, l'alimentation, l'âge...), ils évoluent donc au cours de la vie. L'exercice physique peut donc modifier notre épigénome, car les cellules s'adaptent au changement d'activité métabolique. Plus l'activité physique est répétée de manière chronique, plus les marquages épigénétiques (profil de méthylation de l'ADN) associés à l'exercice physique régulier sont permanents. Dans certains cas, ces modifications épigénétiques peuvent être durables et transmises d'une génération à l'autre, même si le stress environnemental à l'origine de ces modifications a disparu (lors d'épisodes de famine par exemple). Par ailleurs, une personne peut naître avec des gènes qui la prédisposent à certaines pathologies, mais qui sont influencés par de nombreux facteurs extérieurs. En changeant notre mode de vie, notamment en pratiquant une activité physique, il est possible de lutter contre cette hérédité. Les modifications épigénétiques liées à l'exercice chronique permettent ainsi de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents expliquant les bienfaits de l'activité physique sur la santé. Le domaine de l'épigénétique de l'exercice n'en est qu'à ses débuts, mais il est évident qu'il apportera un éclairage nouveau sur les adaptations de l'homme en réponse à l'exercice.

4.4 La bioinformatique et les mégadonnées/données massives ou « big data »

Au fur et à mesure que les technologies se développent, les coûts diminuent, le volume de données disponibles ne cesse de croître nous faisant désormais entrer dans l'ère du « **big data** ». Ces mégadonnées ne peuvent être analysées qu'avec l'aide d'algorithmes sophistiqués permettant de mettre en évidence des modèles, des tendances et des associations, en particulier dans les domaines de la biologie et du comportement humain.

Le traitement de ces données massives nécessite l'acquisition de nouvelles compétences pour les appréhender et les comprendre. Analyse et

organisation des données, développement de logiciels, utilisation de ressources numériques, modélisation sont alors essentielles. Un nouveau champ de recherche a ainsi vu le jour dans les années 1990 : la **bioinformatique**. C'est une science qui gère les données à l'interface des sciences de la vie et des disciplines numériques. Pour la biologie c'est un système de gestion des informations à l'interface des données moléculaires et des approches mathématiques et statistiques avancées¹⁸.

Les techniques bioinformatiques nous permettent d'aborder des questions physiologiques qu'il aurait été impossible de résoudre avec les méthodes conventionnelles. En utilisant la robotique, des logiciels de traitement et de contrôle des données, des dispositifs de manipulation des liquides et des détecteurs, un criblage cellulaire à haut débit est désormais possible permettant aux chercheurs de réaliser rapidement des millions de tests chimiques, génétiques ou pharmacologiques en automatisant les expérimentations à grande échelle. Ce faisant, il devient possible de répéter les expériences des milliers de fois. En utilisant ce criblage à haut débit, les chercheurs peuvent identifier très rapidement parmi des milliers de molécules naturelles ou synthétiques celles qui possèdent une activité intéressante au niveau de la cellule, soit en modifiant une fonction cellulaire particulière, soit en agissant sur la cellule dans son ensemble.

Au cours de la dernière décennie, les connaissances en physiologie de l'exercice ont énormément progressé grâce aux sciences « omiques ». Tant que ce domaine continue de progresser, la bioinformatique continuera d'y jouer un rôle. Un exemple d'application potentielle serait le développement de logiciels basés sur des données qui prendraient en compte le profil génétique d'un individu afin de prédire ses réponses à certains types d'entraînement (aérobie par exemple). Comme de plus en plus de laboratoires de recherche en physiologie de l'exercice intègrent ces sciences « omiques », il est plus qu'évident que l'utilisation des outils de la bioinformatique ne fera qu'augmenter.

L'un des principaux objectifs de la physiologie de l'exercice du **xxi^e** siècle est l'identification des relations entre la **variabilité génétique** (la composition génétique d'un individu) et le **phénotype** (caractéristiques observables d'un individu résultant de l'interaction de son génotype avec l'environnement). L'exercice est par essence un puissant stimulus qui influence la transcription des gènes dans de nombreux tissus et donc module le phénotype. Il n'est pas impossible d'imaginer qu'un algorithme pourra dans quelque temps prédire les performances d'endurance, de vitesse, de force ou d'adaptabilité d'un individu à partir de son génotype ? Si tel était le cas, ces données permettraient d'établir une programmation d'entraînement individualisée et optimisée.

Même si les sciences « omiques » apportent des informations nouvelles et importantes sur les

gènes et sur les voies de régulation qui sous-tendent les réponses physiologiques à l'exercice, c'est la compréhension des interactions complexes entre les facteurs génétiques et épigénétiques qui permettra d'optimiser pleinement le recours à l'exercice physique comme thérapeutique non médicamenteuse.

5. La recherche : fondements de la compréhension

Les scientifiques du sport et de l'exercice se sont engagés activement à mieux comprendre les mécanismes qui régulent les réponses physiologiques du corps à l'exercice aigu et chronique ainsi que les réponses physiologiques au désentraînement. La plus grande partie de cette recherche, rigoureuse sur le plan scientifique et utilisant des outils appropriés, est réalisée dans de grandes Universités et les centres et instituts spécialisés.

5.1 La démarche scientifique

Les sciences et la recherche (procédé par lequel les sciences se développent) sont basées sur une démarche appelée « démarche scientifique ». Cette démarche illustrée par la figure 0.11, a pour origine l'observation et l'analyse des faits, qu'ils viennent du vivant ou des données de la littérature. Ceci donne naissance à une question dont le scientifique tentera d'y répondre en construisant une hypothèse qu'il validera ou non en mettant en place une expérimentation rigoureusement élaborée et contrôlée, dont il analysera soigneusement les données récoltées. L'issue de cette démarche débouche sur l'écriture d'un article scientifique qui sera soumis à un journal approprié. L'article sera relu et expertisé par des pairs et éventuellement publié. Les travaux de recherche publiés étant ensuite lus par

d'autres scientifiques, les données publiées peuvent ainsi donner naissance à de nouvelles questions qui donneront lieu à de nouvelles expérimentations faisant perdurer ce processus.

5.2 Les lieux de recherche

La recherche peut être conduite soit en laboratoire soit sur le terrain. Les tests de laboratoires sont habituellement considérés comme plus fiables car réalisés avec un équipement plus spécialisé et surtout dans des conditions mieux standardisées. C'est ainsi que la mesure de la consommation maximale d'oxygène en laboratoire ($\dot{V}O_{2max}$) est considérée comme le meilleur index de la capacité d'endurance cardiorespiratoire. Pourtant, certains tests de terrain sont utilisés pour prédire $\dot{V}O_{2max}$. Ces tests de terrain qui mesurent soit le temps nécessaire pour parcourir une distance donnée soit la distance parcourue en un temps donné ne sont pas totalement fiables mais ils apportent une estimation raisonnable de la valeur de $\dot{V}O_{2max}$, ils ne coûtent pas cher, sont pratiques et permettent de tester plusieurs sujets en un temps relativement court. Ces tests de terrain peuvent être réalisés sur le lieu de travail, sur une piste d'athlétisme ou même dans une piscine. Pour obtenir une mesure directe de $\dot{V}O_{2max}$ il est nécessaire de se rendre dans un laboratoire spécialisé.

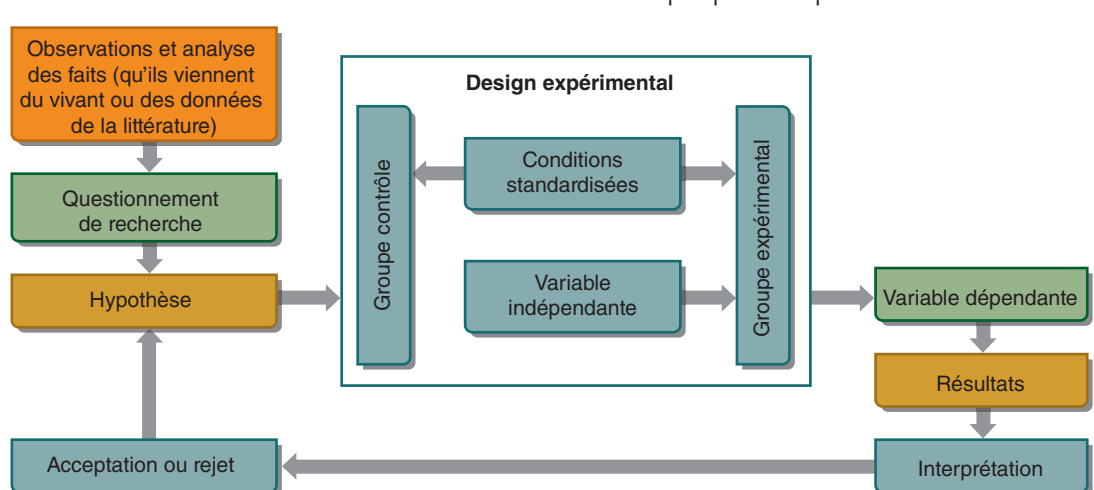
5.3 Outils de recherche : les ergomètres

Lorsque les réponses physiologiques à l'exercice sont évaluées en laboratoire, l'effort physique réalisé par le sujet doit être lui aussi standardisé. Ceci est en général obtenu grâce à l'utilisation d'ergomètres. Un **ergomètre** (*ergo* = travail, *mètre* = mesure) est un appareil qui permet de mesurer le travail physique réalisé par l'individu. Prenons quelques exemples.

Figure 0.11
Organigramme simplifié représentant les différentes étapes de la démarche scientifique



www.lienmini.fr/8102an0-11



5.3.1 Les tapis roulants

Les **tapis roulants** constituent les ergomètres de choix pour un nombre de plus en plus important de chercheurs et de cliniciens, en particulier aux États-Unis. Dans ce type d'appareils, un système associant moteur et poulie entraîne une bande de roulement sur laquelle on court ou on marche (figure 0.12). Il existe des tapis de longueur et de largeur variables selon la taille du sujet à tester et la longueur de la foulée. Si le tapis roulant est trop étroit ou trop court, il devient impossible d'évaluer les athlètes de très haut niveau.

Les tapis roulants offrent de nombreux avantages. La marche sur le tapis est une activité très naturelle et la plupart des individus s'adaptent à cette course particulière en moins d'une à deux minutes. C'est pourquoi, à l'exception des cyclistes, la plupart des sportifs atteignent leurs valeurs physiologiques les plus élevées (fréquence cardiaque, ventilation, consommation d'oxygène) sur tapis roulant.

L'utilisation des tapis roulants a aussi des inconvénients. À l'inverse de la plupart des cyclo-ergomètres le niveau de travail n'est pas connu de manière précise – même si on court obligatoirement à la vitesse imposée par le tapis. Ils sont généralement plus coûteux que les cyclo-ergomètres. Ils sont aussi plus volumineux, nécessitent une alimentation électrique et sont peu transportables. La mesure précise de la pression artérielle lors d'un exercice sur tapis roulant est particulièrement difficile en raison du bruit engendré par le tapis. Enfin, il est également plus délicat de réaliser des prélèvements sanguins dans ce type d'épreuve.

5.3.2 Les ergocycles

Pendant de nombreuses années l'**ergocycle**, ou cyclo-ergomètre, a été le seul appareil utilisé à l'exercice. On s'en sert encore largement aujourd'hui, dans les laboratoires cliniques ou de recherches, même si la tendance actuelle se fait davantage vers l'utilisation des tapis roulants. Le cyclo-ergomètre (ou ergocycle) peut être utilisé à la fois en position normale debout (figure 0.13) ou en position allongée.

Les ergocycles en recherche utilisent soit le freinage mécanique soit la résistance électrique. Les appareils à friction mécanique comportent une courroie passée autour du volant d'inertie, plus ou moins tendue, pour ajuster la résistance au pédalage. Dans ce cas, la puissance dépend de la vitesse de pédalage – plus vous pédalez vite plus la puissance développée est élevée. Pour maintenir la même puissance pendant tout le test il faut pédaler à la même vitesse. C'est pourquoi, il faut constamment enregistrer la vitesse de pédalage.

Sur les appareils à résistance électrique, encore appelés cyclo-ergomètres électromagnétiques, la résistance est assurée grâce à un conducteur électrique qui se déplace dans un champ magné-



Figure 0.12 Le tapis roulant



Figure 0.13 L'ergocycle

tique ou électromagnétique. La puissance du champ magnétique détermine la résistance contre laquelle le sujet pédale. La résistance augmente automatiquement dès que la vitesse de pédalage diminue et inversement, de manière à maintenir constante la puissance développée.

Les cyclo-ergomètres offrent de nombreux avantages. Le travail réalisé est indépendant du poids du corps. Ceci est important pour exprimer les réponses physiologiques en fonction d'une puissance donnée. Par exemple, si vous perdez 5 kilos, les résultats obtenus lors d'un test réalisé sur tapis roulant ne peuvent être comparés à ceux obtenus avant la perte de poids, car les réponses physiologiques lors de l'exercice sur tapis vont varier en fonction du poids du corps, pour une même vitesse et une même pente. Après la perte de poids, vous réalisez un exercice physique moins intense que précédemment, pour une même vitesse et une même pente. Sur un ergocycle la

perte de poids est sans aucun effet sur la réponse physiologique, lors d'un exercice réalisé contre une charge donnée et standardisée.

L'utilisation des cyclo-ergomètres a aussi des inconvénients. Si les sujets ne sont pas habitués à pédaler régulièrement, les muscles des jambes vont se fatiguer plus vite que le reste du corps et l'épuisement arrive avant que la consommation maximale d'oxygène ne soit réellement atteinte. On parle alors de consommation d'oxygène pic et non maximale. Cet épuisement précoce est attribué à une fatigue locale des membres inférieurs, à une accumulation sanguine dans les territoires inférieurs (diminution du retour veineux vers le cœur), ou bien à l'utilisation sur vélo d'une masse musculaire proportionnellement plus faible que sur tapis roulant. Les cyclistes très entraînés peuvent cependant atteindre leur valeur maximale sur cyclo-ergomètre.

5.3.3 Les autres ergomètres

D'autres ergomètres ont été construits dans le souci de proposer à l'athlète testé un exercice le plus proche possible de celui réalisé à l'entraînement ou en compétition. À titre d'exemple, le rameur est destiné à tester des athlètes qui pratiquent l'aviron et les ergomètres à bras sont faits pour tester les sujets qui utilisent préférentiellement leurs membres supérieurs ou leurs épaules dans leur pratique sportive (les nageurs, par exemple).

Des résultats également très intéressants ont été obtenus en enregistrant les variables physiologiques de nageurs, directement en piscine. Pourtant, les problèmes induits par les mouvements incessants et les virages du nageur ont conduit les opérateurs à imaginer un système de nage contre résistance qui empêche celui-ci d'avancer. Grâce aux poids qui peuvent être en permanence ajoutés, le nageur doit nager plus vite pour maintenir cette position.

Bien que des données importantes aient été obtenues grâce à ce système, il reste que la technique de nage n'est pas identique à celle utilisée normalement. Le système de nage contre-courant d'eau, permet au nageur de mieux reproduire son mouvement naturel de nage. Ici, des pompes à hélices produisent un courant d'eau qui s'oppose au sens de la nage. Le nageur essaie de maintenir stable sa position contre le courant. La circulation d'eau peut être augmentée ou diminuée de manière à faire varier la vitesse du nageur. Ce système malheureusement très onéreux a au moins contribué à résoudre partiellement les problèmes induits par le précédent, et a donné de nouvelles pistes d'exploration dans le domaine de la natation.

Lorsque l'on choisit un ergomètre, le concept de spécificité est particulièrement important surtout pour des sportifs de haut niveau. Plus le mouvement de l'ergomètre se rapproche de la spécialité sportive de l'athlète, plus les résultats obtenus seront fiables.

Résumé

➤ Pratiquement toutes les variables physiologiques (fréquence cardiaque, ventilation, consommation d'oxygène), atteignent des valeurs plus élevées sur tapis roulant que sur les autres ergomètres.

➤ Les cyclo-ergomètres constituent les appareils les plus appropriés pour évaluer toute évolution des fonctions physiologiques à l'exercice sous-maximal. En effet sur un cyclo-ergomètre la charge est indépendante du poids du corps tandis que le travail réalisé sur tapis roulant est directement fonction de celui-ci.

5.4 Les types de recherche

Deux types d'études sont classiquement proposés : les études transversales et les études longitudinales. Les **études transversales** consistent à tester à un moment donné, un grand échantillon de population et à utiliser les différences entre groupes pour juger de la variation éventuelle d'une variable physiologique, en fonction du temps. Lors d'une **étude longitudinale** ce sont les mêmes participants qui sont testés plusieurs fois.

Les différences entre ces deux approches seront mieux comprises à l'aide de l'exemple suivant. Considérons les effets éventuels de la course à pied sur la concentration des lipoprotéines de haute densité qui transportent le cholestérol dans le sang (HDL-C). Plus la concentration de HDL-C est importante plus le risque de maladie cardiovasculaire est restreint. Il s'agit donc de la « bonne » forme du cholestérol. Si l'on veut utiliser une approche transversale, il faut tester un grand nombre d'individus qui seront répartis en plusieurs groupes :

- le premier groupe ne pratique aucune activité physique régulière (groupe contrôle);
- le deuxième groupe court 24 km par semaine;
- le troisième groupe court 48 km par semaine;
- le quatrième groupe court 72 km par semaine;
- le cinquième groupe court 96 km par semaine.

Il faut ensuite comparer les résultats d'un groupe à l'autre pour tirer des conclusions significatives. Dans le cas qui nous intéresse, cette méthode a permis de montrer que la concentration de HDL-C augmente avec la distance de course hebdomadaire, suggérant que la pratique régulière de la course à pied exerce un effet bénéfique pour la santé. Comme l'illustre la figure 0.14, il existe de surcroît une **relation dose-réponse** entre ces deux variables, l'intensité d'exercice la plus forte entraînant la plus forte concentration en HDL-C. Il est important de rappeler ici qu'avec ce type d'étude transversale, on étudie différents groupes de coureurs et non un même coureur soumis à des quantités d'entraînement différentes.

Pour étudier cette même question par une approche longitudinale, il faut recruter des sujets volontaires, non entraînés, acceptant de courir pen-

dant une période de 12 mois de manière régulière. Si vous choisissez 40 sujets, il faut néanmoins les répartir en deux groupes, la moitié participant au programme d'entraînement, les 20 autres constituant un **groupe témoin**. Les deux groupes seront suivis pendant les 12 mois. Les échantillons sanguins sont dosés au début de l'étude, puis de trois mois en trois mois jusqu'à la fin du programme annuel.

Dans ce type d'étude, le groupe expérimental et le groupe contrôle sont suivis simultanément pendant toute la période d'étude. Le groupe contrôle est important car il permet de s'assurer que toute variation observée dans le groupe expérimental est due exclusivement au programme d'entraînement et non pas à l'influence d'autres facteurs intercurrents, comme la période de l'année ou l'âge. En ce qui concerne les effets de la pratique régulière sur le niveau de HDL-C, les résultats obtenus lors des études longitudinales sont nettement moins clairs que ceux obtenus lors des études transversales. La figure 0.15 en est un exemple. À l'inverse de la figure 0.14 elle objective seulement une petite augmentation du HDL-C chez les sujets qui se sont entraînés 12 mois. Dans le groupe contrôle les fluctuations trimestrielles d'HDL-C sont très faibles.

L'approche longitudinale constitue pourtant la méthode la plus fiable et la plus rigoureuse pour étudier ce problème. En effet, de nombreux facteurs peuvent influencer les résultats obtenus lors des études transversales. À titre d'exemple, les facteurs génétiques peuvent interagir : les sujets qui acceptent de courir des distances relativement importantes sont peut-être aussi ceux dont les niveaux de HDL-C sont les plus élevés. Le régime alimentaire peut aussi différer selon les populations alors que dans des études longitudinales le régime et les autres variables sont plus facilement contrôlables. Les études longitudinales ne sont toutefois pas toujours faciles et possibles à réaliser. Les études transversales permettent alors d'apporter un début de solution aux problèmes posés.

5.5 La rigueur scientifique

Lorsqu'une recherche est menée, il est important d'être le plus rigoureux possible dans la conception du protocole ainsi que dans le recueil des données. Comme vous pouvez le voir sur la figure 0.15, les changements d'une variable dans le temps en réponse à une situation comme l'exercice chronique peuvent être minimes. Pourtant, des changements, même minimes, dans une variable comme le HDL-C, peuvent entraîner une diminution importante du risque des maladies cardiovasculaires. Sachant cela, les

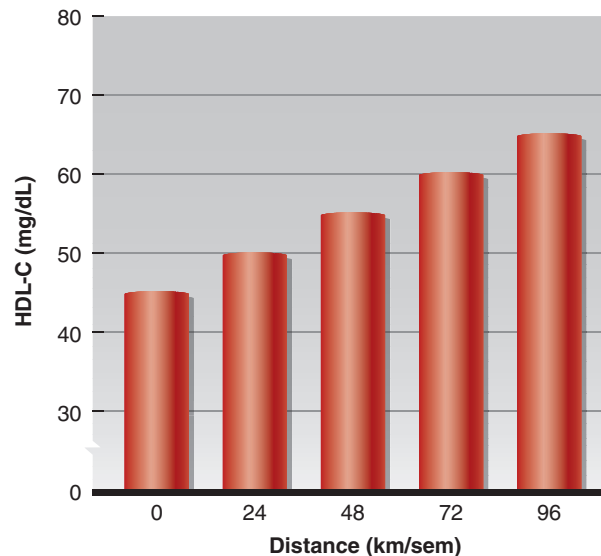


Figure 0.14 Exemple type d'un histogramme

Relation entre la distance de course hebdomadaire et les concentrations moyennes en HDL-C dans 5 groupes de sujets : des sujets témoins sédentaires (0 km/semaine), et différents groupes de sujets entraînés : 24 km/semaine, 48 km/semaine, 72 km/semaine et 96 km/semaine. Il s'agit ici d'une étude transversale.



www.lienmini.fr/8102aud0-14

scientifiques conçoivent des études qui essayent de donner des résultats qui sont à la fois précis et reproductibles ; ceci nécessite que les études soient soigneusement contrôlées. Qu'est-ce que cela signifie ?

La rigueur scientifique s'applique à plusieurs niveaux. Dans le premier niveau qui est la conception du projet de recherche, les scientifiques doivent déterminer comment contrôler l'hétérogénéité des sujets de l'étude. C'est à eux de juger de l'importance des facteurs comme le sexe, l'âge, la taille. Prenons l'exemple de l'âge. Pour certaines variables, la réponse à un programme d'entraînement peut être différente pour un enfant ou une personne âgée comparée à un jeune ou une personne d'âge moyen. De la même façon, est-il important de contrôler les habitudes alimentaires ou le tabagisme des sujets ? De nombreuses réflexions et discussions sont nécessaires pour s'assurer que les sujets retenus n'entraînent pas de biais à l'étude et permettent de répondre précisément à la question posée. En effet,

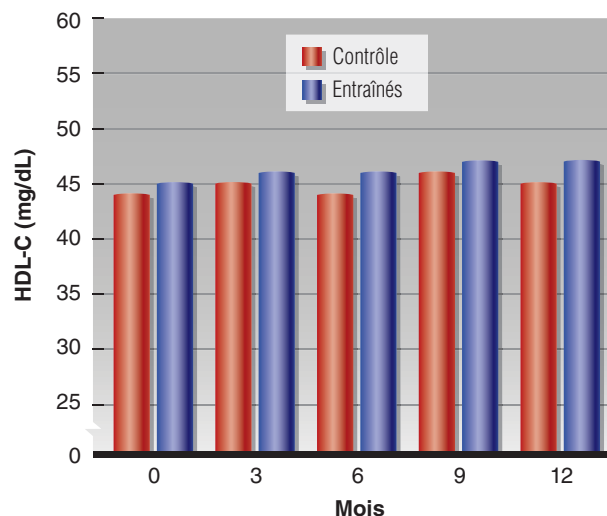


Figure 0.15 Exemple type d'un histogramme groupé

Relation entre le nombre de mois d'entraînement et les concentrations moyennes en HDL-C dans un groupe expérimental de 20 sujets entraînés et un groupe de 20 sujets témoins sédentaires. Il s'agit ici d'une étude longitudinale.



www.lienmini.fr/8102aud0-15

les résultats de quelques études antérieures ne sont pas fiables car les chercheurs n'ont pas contrôlé correctement toutes les variables.

Pour la plupart des études, il est important d'avoir un **groupe contrôle**. Il peut être également nécessaire pour certaines études d'avoir un **groupe placebo**. Ainsi, pour une étude dans laquelle un sujet peut tirer un bénéfice éventuel d'une intervention comme l'utilisation d'un aliment particulier ou d'une drogue, un scientifique devrait utiliser trois groupes : un groupe « test » qui reçoit la substance à tester, un groupe placebo qui reçoit une substance inactive connue pour n'avoir aucun effet physiologique, et un groupe contrôle qui ne reçoit rien. Ce dernier sert à déterminer l'effet de la durée de l'expérimentation sur les paramètres mesurés. Si le groupe test et le groupe placebo augmentent leurs performances de façon comparable et que le groupe contrôle ne progresse pas, dans ce cas, l'amélioration serait le résultat de l'effet placebo. Si le groupe test augmente sa performance et que le groupe placebo et contrôle ne l'augmentent pas, dans ce cas, nous pouvons en conclure que l'amélioration de la performance est le résultat du produit testé.

Un autre moyen de contrôler l'effet placebo est de réaliser une étude qui utilise un **plan d'étude croisé** (*cross-over study design* en anglais). Deux groupes sont nécessaires. Le premier reçoit le produit à tester pendant la première moitié de l'étude (six mois pour une étude de 12 mois) et sert de groupe contrôle la deuxième moitié. Le second groupe sert de groupe contrôle pendant la première moitié de l'étude et reçoit le produit à tester pendant la deuxième moitié. Dans certains cas, un placebo peut être utilisé pour les contrôles. Vous trouverez une discussion supplémentaire concernant les groupes placebo dans le chapitre 18.

Il est également important de contrôler le recueil des données. Le matériel doit être calibré et le recueil des données doit être standardisé. Par exemple, lorsque l'on utilise une balance pour peser les sujets, vous devez la calibrer en utilisant des poids calibrés (10, 20, 30 et 40 kg) qui ont été préalablement pesés sur une balance de précision. Pour que la mesure soit fiable, la calibration doit être réalisée au moins une fois par semaine en utilisant les poids de façon individuelle et combinée. De la même façon, les analyseurs électroniques utilisés pour la mesure des échanges gazeux doivent être calibrés fréquemment en utilisant des gaz de concentration connue.

Finalement, il est important de savoir si tous les résultats obtenus sont reproductibles. Reprenons l'exemple de la figure 0.15. Cette figure rapporte, tous les 3 mois, les concentrations d'HDL-C d'une personne qui suit un entraînement de 12 mois. Si vous testez une même personne, 5 jours consécutifs, avant le début du programme d'entraînement, vous vous attendriez à ce que les concentrations d'HDL-C soient les mêmes, à condition que l'alimentation, la

quantité d'activité physique, le sommeil et le moment du prélèvement soient, à peu de choses près, identiques. Sur la figure 0.15, les valeurs d'HDL-C du groupe contrôle et du groupe entraîné varient sur les 12 mois d'étude respectivement de 44 à 45 mg / dl et de 45 à 47 mg / dl. Pendant 5 jours consécutifs, les mesures ne doivent pas varier de plus de 1 mg / dl pour tous les sujets si vous voulez prendre en compte cette variation mineure tout le temps. Pour contrôler la reproductibilité des résultats, les scientifiques prennent généralement plusieurs mesures, sur différentes journées, puis en font une moyenne, que ce soit avant pendant et après l'étude.

5.6 Les facteurs à enregistrer

De nombreux facteurs peuvent modifier la réponse de notre corps à un exercice isolé en particulier les conditions environnementales qui doivent être parfaitement contrôlées. Des facteurs comme la température et l'humidité du laboratoire, la lumière ou le bruit, peuvent manifestement modifier notre réponse à la fois au repos ou lors de l'exercice. Il est même conseillé de noter l'heure et la nature du dernier repas ainsi que la quantité et la qualité du sommeil avant l'examen.

Pour illustrer ceci, le tableau 0.1 montre comment différents facteurs environnementaux peuvent perturber la fréquence cardiaque au repos ou lors d'un exercice de course sur tapis roulant à 14 km.h⁻¹. Ainsi, la fréquence cardiaque du sujet testé à l'exercice varie de 25 battements par minute (bpm), lorsque la température augmente de 21 °C à 35 °C. Pratiquement toutes les variables physiologiques enregistrées à l'exercice peuvent être influencées de manière similaire par des fluctuations de l'environnement. Il apparaît alors essentiel de contrôler parfaitement ces facteurs si l'on veut comparer les différents résultats obtenus par un individu ou des individus entre eux.

D'autre part les réponses physiologiques, que ce soit au repos ou à l'exercice, peuvent varier en fonction du moment de la journée. Ceci constitue ce que l'on appelle les **variations circadiennes** qui peuvent être observées tout au long d'une journée normale de 24 h. Des variables comme la température corporelle ou la fréquence cardiaque évoluant continuellement au cours de la journée, des tests réalisés sur une même personne, le matin ou l'après-midi, peuvent donner des résultats tout à fait différents. Il faut donc en tenir compte pour évaluer l'influence des variations circadiennes.

Un autre cycle doit être considéré. Il s'agit du cycle menstruel normal, d'environ 28 jours, chez la femme. Il peut entraîner des variations considérables :

- du poids corporel ;
- du contenu en eau totale du corps et volume sanguin ;
- de la température centrale ;

- du niveau métabolique;
- de la fréquence cardiaque et du volume d'éjection systolique (quantité de sang qui quitte le cœur à chaque contraction).

Ces variables doivent être contrôlées lorsque l'on s'intéresse aux adaptations spécifiques de la femme à l'exercice. Il faut donc, si possible, tester ces sujets au même moment du cycle menstruel et contrôler la prise ou non de contraceptif oral. Pour les femmes plus âgées, il faut prendre en compte l'arrivée ou non de la ménopause ainsi que la prise de traitement hormonaux substitutifs.

Les principes de validité et de fiabilité sont les pierres angulaires de la méthode scientifique. Une mesure est fiable lorsqu'elle est reproductible, c'est-à-dire lorsque l'on peut répéter cette mesure dans le temps et dans les mêmes conditions et obtenir le même résultat. Elle est valide lorsque le test utilisé apporte des résultats conformes à ce que l'étude était censée mesurer. Par exemple, un clinicien qui soupçonne qu'un patient a de la fièvre va mesurer sa température centrale en plaçant un thermomètre sous la langue. Or, ce qui intéresse le clinicien ce n'est pas la température de la langue mais celle du cerveau (température centrale) mais comme au repos ces 2 mesures sont identiques, la température sublinguale peut servir de substitut à la température cérébrale. Dans ce cas, il s'agit d'une mesure valide, comme le prouvent des décennies de recherche scientifique.

En résumé, les conditions dans lesquelles les sujets sont testés, que ce soit au repos ou à l'exercice, doivent être rigoureusement contrôlées. Les facteurs environnementaux comme la température, l'humidité, l'altitude et le bruit peuvent modifier l'amplitude des réponses de tous les principaux systèmes physiologiques. De même les rythmes circadiens et menstruels doivent être pris en compte.

5.7 Unités et symboles scientifiques

Le Système International d'Unités (SI) est constitué de sept unités de base qui ont chacune un symbole bien précis. Ces unités sont utilisées pour les différentes mesures effectuées en physiologie du sport et/ou de l'exercice. Dans cet ouvrage, vous trouverez également des unités qui ne font pas partie de ce système international, comme le Pound qui est une unité de poids utilisée dans les pays anglo-saxons. La plupart de ces unités et les conversions entre les différents systèmes d'unités se trouvent à la fin de ce livre.

Environnement	Fréquence cardiaque (bpm)	
	Repos	Exercice
Température (50 % d'humidité)		
21 °C	60	165
35 °C	70	190
Humidité (21 °C)		
50 %	60	165
90 %	65	175
Niveau de bruit (21 °C; 50 % d'humidité)		
Léger	60	165
Fort	70	165
Prise alimentaire (21 °C; 50 % d'humidité)		
Repas léger 3 h avant l'exercice	60	165
Repas important 30 min avant l'exercice	70	175
Sommeil (21 °C; 50 % d'humidité)		
8 h ou plus	60	165
6 h ou moins	65	175

Tableau 0.1 Les réponses cardiaques

Variations de la fréquence cardiaque en fonction de l'environnement, lors d'une course à 14 km/h. D'après Reilly et Brooks (1990).

De façon courante et dans le domaine des mathématiques, le rapport entre deux nombres s'écrit avec une barre oblique ou « slash » en anglais (/). Par exemple, la vitesse du son dans un air sec de 20 °C, est de 343 m/s. Cette notation s'applique également aux fractions ou aux rapports simples (une division). Toutefois, lorsque les divisions se répètent (plus de deux), la notation qui en découle peut paraître complexe et prêter à confusion. Prenons l'exemple de l'expression de la consommation maximale d'oxygène ou $\dot{V}O_{2max}$, largement utilisée en physiologie de l'exercice. Ce paramètre physiologique majeur représente la quantité maximale d'oxygène qu'un individu peut consommer lors d'un effort aérobie maximal. Il est mesuré en litre par minutes soit L/min. Or comme une personne d'un grand gabarit utilise plus d'oxygène qu'une personne d'un gabarit plus modeste sans pour autant être plus entraînée, cette valeur est normalisée par le poids du sujet exprimé en kilogrammes. L'unité devient alors des millilitres par kilogramme par minute et s'écrit donc ml/kg/min, ce qui est complexe. Mais qui est divisé par quoi dans cette façon de noter ? Souvenez-vous que L/min peut également s'écrire $L \cdot min^{-1}$ tout comme la fraction $\frac{1}{4}$ peut s'écrire $1 \cdot 4^{-1}$. Pour éviter toute erreur et ambiguïté, dès qu'une variable est divisée plus d'une fois, les physiologistes de l'exercice utilisent la notation avec les exposants. Par conséquent, il est préférable d'écrire les millilitres par kilogrammes et par minutes de la façon suivante $ml \cdot kg^{-1} \cdot min^{-1}$ plutôt que ml/kg/min.

5.8 Lecture et interprétation des tableaux et figures

Dans ce livre, vous trouverez la plupart des publications qui ont eu un impact majeur dans le

domaine de la physiologie de l'exercice et du sport. Lorsqu'une expérimentation est terminée, les scientifiques soumettent les résultats de leur étude à l'un des nombreux journaux dans le domaine du sport et de la physiologie de l'exercice.

Comme pour les autres disciplines scientifiques, la plupart des résultats de recherche publiés dans ces journaux sont présentés sous forme de tableaux et de figures.

Les tableaux et les figures constituent un moyen performant utilisé par les chercheurs pour communiquer les résultats de leurs études à d'autres scientifiques. Il est donc important que les étudiants en physiologie du sport et de l'exercice sachent les lire et les interpréter correctement. C'est ce que nous allons faire dans ce paragraphe. Les tableaux sont généralement utilisés pour présenter soit un grand nombre de paramètres différents, soit un paramètre qui évolue en fonction de nombreux facteurs. Prenons le numéro 0.1 en exemple. Il est important de regarder d'abord le titre qui vous donne des informations sur son contenu. Dans notre exemple, le tableau 0.1 présente différents paramètres influençant la fréquence cardiaque que ce soit au repos, pendant ou après un exercice. La colonne de gauche et la ligne supérieure (comme humidité, [21 °C]) précise les conditions de mesure de la fréquence cardiaque. Les colonnes 2 et 3 nous renseignent sur la fréquence cardiaque moyenne dans chaque condition (repos pour la colonne 2 et exercice pour la colonne 3). Dans tous les tableaux et toutes les figures, les unités doivent être présentées clairement. Dans ce tableau, la fréquence cardiaque est exprimée en « battement/min » (ou en battement par minute). Lors de l'interprétation d'un tableau ou d'une figure, il est important de connaître les unités de mesure utilisées. À partir de cet exemple, nous voyons que la fréquence cardiaque de repos et d'exercice est augmentée par la température ambiante et l'humidité alors que le bruit n'affecte

que la fréquence de repos. De la même façon, consommer un repas ou dormir moins de 6 heures augmente la fréquence de repos. Ces données seraient plus dures à présenter sous forme de figure.

Les figures ou graphiques sont plus adaptées lorsqu'il s'agit d'avoir un aperçu général de données qui seraient « rebutantes » et/ou peu compréhensibles présentées sous forme de tableau ou présentées dans le texte. Le graphique est une représentation visuelle de données permettant de comparer aisément plusieurs groupes ou de mettre en avant l'évolution ou la tendance d'un paramètre. Mais pour certains étudiants, les figures peuvent être plus difficiles à lire et à interpréter. Tout d'abord, toutes les figures ont un axe horizontal (axe des x ou abscisses) qui représente la **variable indépendante** et un ou deux axes verticaux (axe des y ou ordonnées) pour les **variables dépendantes**. Sur la figure 0.16, l'heure du jour est la variable indépendante et est donc placée sur l'abscisse, et la fréquence cardiaque qui est la variable dépendante (en effet, la fréquence cardiaque varie selon l'heure de la journée) est placée sur l'axe des ordonnées. Les unités de mesure de chaque variable figurent sur le graphique. La figure 0.16 est représentée sous forme de graphique linéaire. Les graphiques linéaires (appelés également graphiques à courbes ou graphiques en ligne brisée), généralement utilisés pour illustrer l'évolution ou la tendance d'un paramètre, doivent être utilisés seulement si les variables dépendantes (deux au maximum) et indépendantes sont des variables quantitatives (nombres).

Dans un graphique linéaire, si la variable dépendante monte ou descend de manière constante en fonction de la variable indépendante, le résultat obtenu est une ligne droite. Or, en physiologie, il est rare que l'évolution d'un paramètre en fonction d'un autre soit une ligne droite. Il est plus fréquent d'observer un graphique en forme de courbe. Dans ce type de graphique, il est important de repérer les changements de pente. Si l'on prend l'exemple de la figure 0.17 illustrant l'évolution de la lactatémie en fonction de l'intensité de l'exercice (ici la vitesse du tapis exprimée en km/h), nous pouvons voir que pour les faibles vitesses (de 4 à 8 km/h), l'augmentation de la lactatémie est très faible. Par contre, lorsque la vitesse dépasse 8,5 km/h environ, l'augmentation de la lactatémie est proportionnellement plus importante qu'avant. Cette augmentation importante est appelée « seuil ». Dans de nombreuses réponses physiologiques, les seuils et les pentes sont des paramètres importants à considérer.

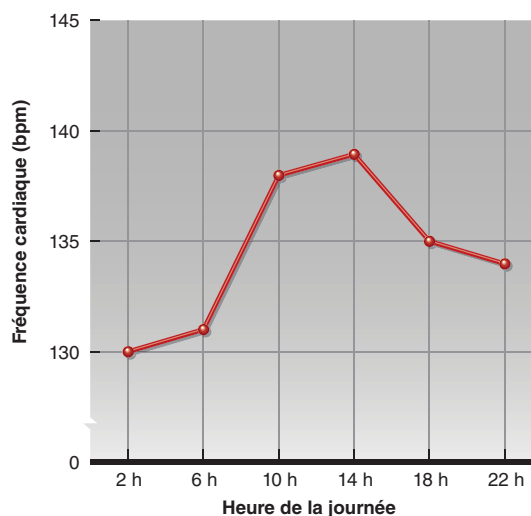
Les données peuvent également être représentées sous forme d'histogrammes. Ces derniers sont généralement utilisés lorsque la variable dépendante est une donnée quantitative (nombre) et lorsque la variable indépendante est une donnée qualitative (catégorie). On utilise les histogrammes pour mettre en avant l'effet de différents traitements (intervention) comme discuté pour la figure 0.12 qui représente

Figure 0.16 Graphique linéaire illustrant la relation entre l'heure de la journée (en abscisse – variable indépendante) et la fréquence cardiaque lors d'un exercice d'intensité modérée (en ordonnée – variable dépendante)

La fréquence cardiaque est mesurée aux heures indiquées sur le graphique lors de l'exercice qui est réalisé toujours à la même intensité.



www.lienmini.fr/8102aud0-16



l'effet de la distance de course parcourue par semaine (catégorie ou donnée qualitative) sur la concentration d'HDL-C (nombre ou donnée quantitative).

5.9 Publication des articles de recherche dans des revues scientifiques

Dans les paragraphes précédents, nous avons décrit les différentes étapes suivies par les physiologistes de l'exercice physique et du sport pour mener une recherche de qualité. La diffusion des résultats de leur recherche que ce soit à destination d'autres scientifiques mais également du public constitue une autre étape importante du processus de recherche. Les résultats sont publiés sous forme d'articles scientifiques dans des journaux spécifiques au domaine de recherche, afin d'enrichir ce que l'on appelle communément *la littérature*.

Les articles de recherche se situent le plus souvent dans deux grands groupes. Les **articles de recherche primaire** sont le plus souvent des études originales (articles scientifiques, articles de revue, autres types d'articles) dans lesquelles les chercheurs décrivent en détail la méthodologie utilisée et les résultats obtenus. Les articles méthodologiques qui décrivent l'utilisation d'outils et de techniques de recherche innovantes sont également considérés comme de la recherche primaire. Les **revues de questions** (ou review) ou articles de synthèse ont pour but de dresser un état de l'art en réalisant un bilan sur les recherches et connaissances déjà acquises à partir des articles de recherche primaire. Contrairement à ces derniers, ces revues bibliographiques ne proposent pas de nouvelles avancées mais constituent un excellent point de départ pour les chercheurs qui commencent à explorer un nouveau domaine. En effet, elles résument la recherche actuelle sur un sujet donné et mettent en évidence les champs encore non explorés. Ce type d'article se démarque des autres par une bibliographie souvent longue et variée (plus de 100 références). Certaines revues scientifiques se sont spécialisées dans la publication de ce type d'articles. Les plus connues en physiologie de l'exercice sont : *Exercise and Sport Sciences Reviews* et *Sports Medicine*.

Avant d'être publiés, les articles scientifiques suivent un processus rigoureux d'évaluation par les pairs. Les experts sont sélectionnés de manière anonyme par un des éditeurs associés à la revue selon leurs compétences au regard de la thématique de l'article. L'objectif de cette évaluation par les pairs est de s'assurer de la qualité globale de l'article (1) en vérifiant que ce dernier apporte des connaissances nouvelles dans le domaine d'étude concerné, (2) en évaluant la rigueur et la validité de l'étude (3) en vérifiant que les conclusions tirées par les auteurs sont bien basées sur les résultats obtenus et discutées

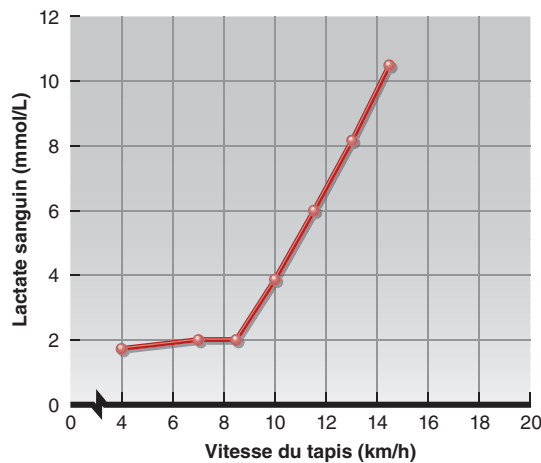


Figure 0.17 Graphique linéaire illustrant les relations non linéaires de nombreuses réponses physiologiques

Ce graphique montre, qu'au-delà d'un certain seuil (ici observé à 8,5 km/h), la lactatémie augmente très brusquement.



www.lienmini.fr/8102aud0-17

au regard de la littérature existante. Les experts suggèrent souvent des révisions au manuscrit soumis. S'ils estiment que l'article n'est pas assez rigoureux méthodologiquement ou s'il n'apporte pas de connaissance nouvelle, ils peuvent le rejeter.

Les sections appelées «Perspective de recherche» qui figurent dans chaque chapitre de cet ouvrage présentent un résumé d'articles tirés de la recherche dite primaire comme vu précédemment. Les étudiants sont encouragés à lire l'intégralité des articles publiés qui ont servi à élaborer ces sections. Les «Perspectives de recherche» ont été choisies non pas pour être exhaustives, mais pour stimuler la curiosité et ont été sélectionnées dans des revues prestigieuses du domaine des sciences de l'exercice et du sport notamment :

- Medicine and Science in Sports and Exercise
- Journal of Applied Physiology
- American Journal of Physiology
- European Journal of Applied Physiology
- British Journal of Sports Medicine
- Journal of Physiology
- Experimental Physiology

Résumé

➤ Les physiologistes de l'exercice utilisent deux types d'étude : les études transversales (étude des différences entre des groupes à un moment donné) et les études longitudinales (mêmes participants testés plusieurs fois).

➤ Les études scientifiques rigoureuses doivent comprendre un groupe contrôle (groupe qui ne reçoit rien) et un groupe expérimental (groupe qui reçoit le traitement). Pour encore plus de rigueur, notamment pour les études dans lesquelles les sujets peuvent tirer un bénéfice éventuel d'une intervention, les scientifiques devraient utiliser un troisième groupe : le groupe placebo (qui reçoit une substance inactive connue pour n'avoir aucun effet physiologique).

➤ Les physiologistes de l'exercice utilisent les unités de mesures et les abréviations du système international.

6. Conclusion

Dans cette introduction nous avons rappelé les origines de la physiologie du sport et de l'exercice physique. Nous avons vu que nos connaissances actuelles en ce domaine reposent sur des données déjà anciennes, mais qu'elles constituent, en quelque sorte, un tremplin pour les recherches futures – de nombreuses questions restant encore sans réponse. De nouvelles approches et techniques innovantes sont continuellement développées. Si les approches réductionnistes (par exemple, la génomique) gagnent en popularité, il faut garder à l'esprit d'intégrer ces résultats dans une perspective systémique et globale. La physiologie de l'exercice et du sport est une partie importante de la physiologie intégrative et translationnelle. Nous avons présenté les deux points essentiels qui intéressent le chercheur d'aujourd'hui, les réponses aiguës à l'exercice et les adaptations chroniques à un entraînement de longue durée. Nous avons défini les principes fondamentaux de l'entraînement, exposé les méthodes de recherche généralement utilisées et avons conclu avec l'interprétation des graphiques avec leur terminologie et unités de mesures appropriées.

Dans la première partie de cet ouvrage nous examinerons l'activité physique telle qu'elle peut être explorée par les physiologistes de l'exercice. Ainsi, dans le chapitre suivant nous étudierons la structure et la fonction du muscle squelettique, en montrant comment il est capable de produire le mouvement et comment il répond à l'exercice.

Mots-clés

adaptation chronique
article de recherche primaire
big data
bioinformatique
effet de l'entraînement
épigénétique
ergocycle ou cyclo-ergomètre
ergomètre
étude longitudinale
étude transversale
exercice aigu
fiabilité
génomique
génomique
groupe contrôle
groupe placebo
homéostasie
phénotype
physiologie
physiologie de l'exercice

physiologie du sport
physiologie environnementale
physiologie intégrative
physiologie translationnelle
plan d'étude croisé
relation dose-réponse
revue par les pairs
revue de question
tapis roulant
validité
variable dépendante
variable indépendante
variation circadienne

Questions

1. Qu'est-ce que la physiologie de l'exercice ? Quelle(s) différence(s) y a-t-il avec la physiologie du sport ?
2. Que signifie « étudier les adaptations à l'exercice aigu » ?
3. Que signifie « étudier les adaptations à l'exercice chronique » ?
4. La physiologie de l'exercice a évolué notamment depuis les premières études anatomiques. Citez quelques-unes des grandes figures qui ont participé au développement dans ce domaine.
5. Qu'est-ce qu'un ergomètre ? Quels sont les deux principaux ergomètres utilisés ? Quels en sont leurs avantages et inconvénients ?
6. Quels sont les facteurs à prendre en compte dans l'élaboration d'un protocole de recherche pour s'assurer de la reproductibilité des résultats ?
7. Qu'est-ce que la physiologie translationnelle ?
8. Définissez les termes suivants et discutez de leur pertinence en physiologie de l'exercice : génomique, métabolomiques et épigénétique.
9. Quels facteurs environnementaux peuvent perturber les réponses à un exercice aigu ?
10. Quels sont les avantages et les inconvénients des études transversales par rapport aux études longitudinales ?
11. Dans quel cas doit-on utiliser l'histogramme plutôt que le graphique linéaire pour représenter les données ? Quel est le but principal des graphiques linéaires ?
12. Quelles sont les différences entre « fiabilité » et « validité » d'une méthode de mesure ?

PREMIÈRE PARTIE

L'exercice musculaire

Dans le chapitre introductif nous avons précisé les origines de la physiologie du sport et de l'exercice. Nous avons défini ces deux domaines en les situant d'un point de vue historique et en donnant les concepts fondamentaux qui vont nous guider dans tout cet ouvrage. Il nous faut maintenant expliquer comment le corps humain exécute le mouvement. Pour cela le chapitre 1, intitulé « Structure et fonction du muscle à l'exercice », explorera la structure et la fonction des fibres musculaires et montrera comment celles-ci génèrent le mouvement. Nous verrons aussi comment les fibres musculaires se différencient pour mieux s'adapter à leur fonction spécifique. Dans le chapitre 2, « Énergétique musculaire : métabolisme et contrôle hormonal », nous étudierons les bases du métabolisme et nous nous intéresserons particulièrement aux trois sources d'énergie d'adénosine triphosphate (ATP) et le rôle de l'alimentation. Nous verrons aussi comment les sécrétions hormonales contrôlent ces trois sources énergétiques. Dans le chapitre 3 « Contrôle nerveux du mouvement » nous expliquerons comment le système nerveux coordonne l'activité musculaire en intégrant l'ensemble des informations sensorielles et en sélectionnant les muscles nécessaires au mouvement. Le chapitre 4 intitulé « Régulation hormonale de l'exercice » présente une vue globale d'un système très complexe, le système endocrinien, tout en mettant l'accent sur le contrôle hormonal du métabolisme énergétique, de l'équilibre hydro-électrolytique et de l'apport calorique. Pour finir, le chapitre 5 « Dépense énergétique et fatigue » aborde les différentes façons de mesurer la dépense énergétique et ses variations lorsque l'on passe du repos à l'exercice. Dans ce chapitre, les différents facteurs responsables de la fatigue, des douleurs musculaires retardées (courbatures) et des crampes seront également traités.

Chapitre 1 : Structure et fonctionnement musculaire
Chapitre 2 : Métabolisme et bioénergétique musculaire
Chapitre 3 : Le contrôle nerveux du mouvement
Chapitre 4 : Régulation hormonale de l'exercice
Chapitre 5 : La dépense énergétique

Structure et fonctionnement musculaire

Liam Hoekstra possède une morphologie et des qualités physiques comme de nombreux athlètes : une sangle abdominale solide et dessinée, une force herculéenne ainsi qu'une incroyable vitesse et agilité. Toutefois, Liam n'est âgé que de 19 mois et ne pèse que 10 kg (22 livres) ! Liam est atteint d'une mutation génétique très rare liée à un dysfonctionnement de la myostatine, protéine qui régule l'hypertrophie musculaire. Cette particularité a été décrite pour la première fois, vers la fin des années 1990, sur une race bovine qui la développe naturellement, la « Blanc, Bleu, Belge ». La myostatine limite naturellement la croissance du muscle. Les mécanismes à l'origine de ce phénomène ne sont pas tous élucidés mais la myostatine induirait l'expression de molécules inhibant la prolifération cellulaire. La mutation de ce gène induit alors une croissance et un développement très rapide des muscles squelettiques.

Le cas Liam est extrêmement rare chez les humains, avec moins de 100 cas décrits à ce jour. Néanmoins, étudier ce phénomène génétique a permis d'aider les scientifiques à mieux comprendre comment le muscle squelettique s'hypertrophie et s'atrophie et a aidé à mettre en place des traitements contre certaines maladies musculaires comme la dystrophie. Du côté sombre, ceci pourrait ouvrir la porte à certains abus comme par exemple dans le domaine sportif où les athlètes en quête de développement musculaire et de la force feraient l'usage illicite et dangereux des stéroïdes anabolisants.

Plan du chapitre

1. Anatomie du muscle squelettique	29
2. Contraction de la fibre musculaire	35
3. Type de fibres musculaires	39
4. Le muscle squelettique et l'exercice	43
5. Conclusion	49

Quand le cœur bat, quand on digère ou quand on bouge une partie quelconque de notre corps, les muscles interviennent. Seuls trois types de muscles permettent d'assumer les multiples fonctions de notre système musculaire (figure 1.1) : les muscles squelettiques; le muscle cardiaque; les muscles lisses.

Les muscles lisses sont aussi, parfois, appelés muscles à contraction involontaire, car leur stimulation est inconsciente et n'est pas sous un contrôle direct. On les trouve dans les parois des vaisseaux. En se contractant (constriction) ou en se relâchant (dilatation) ils régulent le diamètre des vaisseaux et donc le flux sanguin. On les trouve également dans les parois de la plupart des organes internes, permettant leur contraction et leur relâchement. Ils interviennent dans le transport digestif, l'émission de l'urine et lors de l'accouchement.

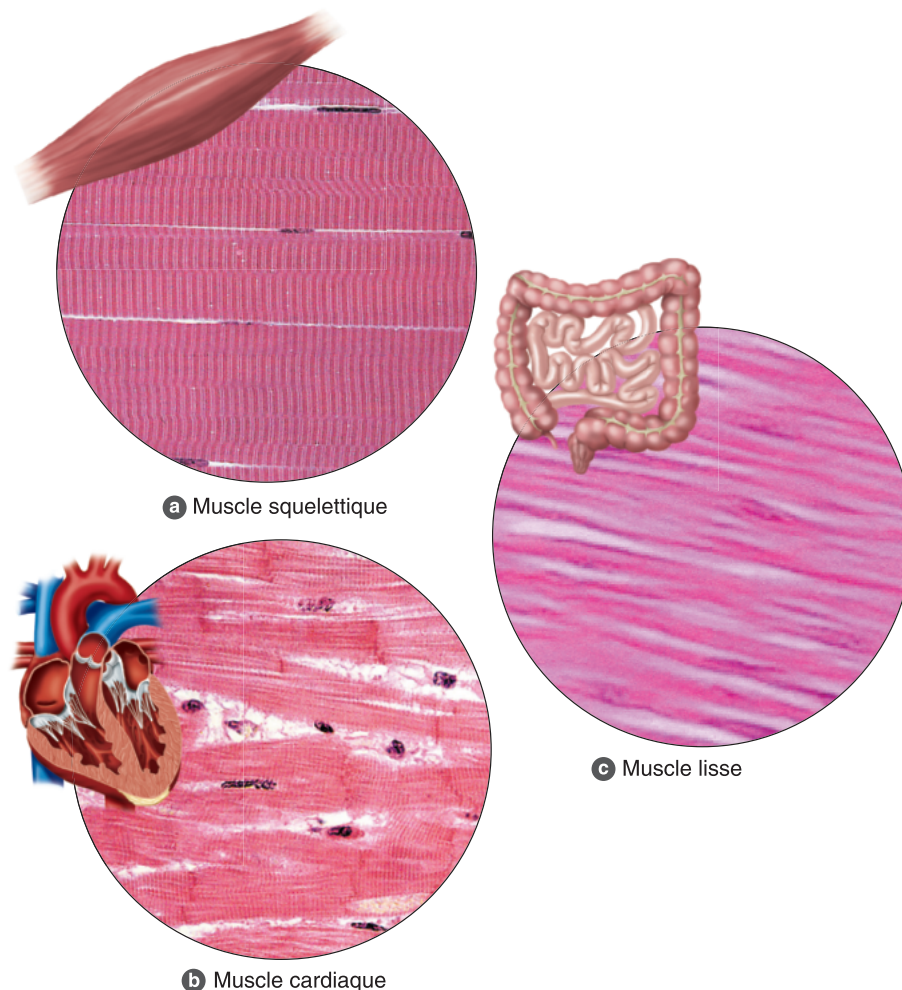
Le muscle cardiaque constitue la majeure partie du cœur. Il partage quelques caractéristiques avec le muscle squelettique mais, comme le muscle lisse, il échappe au contrôle volontaire. Le muscle cardiaque contient son propre système de contrôle,

régulé en permanence par les systèmes nerveux et endocrinien. Le muscle cardiaque sera étudié plus en détail au chapitre 7.

Nous ne portons attention ici qu'aux muscles que nous contrôlons consciemment. Ce sont les muscles squelettiques ou muscles du mouvement volontaire, ainsi nommés car ils s'insèrent sur les pièces osseuses qu'ils mettent en mouvement. On parle alors de **système musculo-squelettique**. Nous en connaissons quelques-uns par leur nom – deltoïde, pectoral, biceps – mais le corps humain contient plus de 600 muscles squelettiques. Rien que le pouce est contrôlé par neuf muscles différents !

L'exercice implique le mouvement du corps qui s'accomplit grâce à l'action des muscles squelettiques. Dans cet ouvrage de physiologie du sport, notre intérêt premier va bien sûr à la structure et à la fonction du muscle squelettique. Bien que les structures des muscles lisses, cardiaque et squelettiques diffèrent quelque peu, leurs principes d'action – par exemple, créer de la tension, se raccourcir et s'allonger – sont semblables.

Figure 1.1 Vues au microscope d'un muscle squelettique (a), cardiaque (b) et lisse (c)



1. Anatomie du muscle squelettique

Quand nous pensons aux muscles, nous avons tendance à considérer chacun d'eux comme une unité à part. Ceci est normal dans la mesure où un muscle squelettique donne l'impression d'agir comme une entité individuelle. Mais le système squelettique est beaucoup plus complexe que cela (figure 1.2).

Si vous disséquez un muscle, vous devez d'abord couper le tissu conjonctif qui le recouvre. C'est l'**épimysium**. Il enveloppe tout le muscle, l'enfermant totalement. Dès que vous incisez l'épimysium vous apercevez des petits paquets de fibres enveloppés, comme dans une gaine, par du tissu conjonctif. Ces paquets sont appelés faisceaux de fibres musculaires. Le tissu conjonctif qui entoure chaque **faisceau** de fibres est le **pérимysium**.

Enfin, si on examine à la loupe une coupe de pérимysium on aperçoit les **fibres musculaires** qui

sont autant de cellules. La cellule musculaire possède plusieurs noyaux, contrairement à la majorité des cellules de l'organisme qui n'en possèdent qu'un seul. Chaque fibre musculaire est elle-même entourée de tissu conjonctif appelé **endomysium**. On admet classiquement que les fibres musculaires s'étendent d'une extrémité à l'autre du muscle. En fait, au microscope, le corps musculaire apparaît divisé en compartiments par une ou plusieurs bandes fibreuses transversales. En conséquence, les fibres musculaires les plus longues, chez l'homme, atteignent environ 12 cm, ce qui correspond à près de 500 000 sarcomères, unités fonctionnelles de la myofibrille. Le nombre de fibres par muscle varie dans de larges proportions. De l'ordre de 10 000 au niveau du muscle premier lombical de la main, il atteint un million au niveau des muscles jumeaux du triceps sural⁹.

Regardons plus précisément ces fibres musculaires.

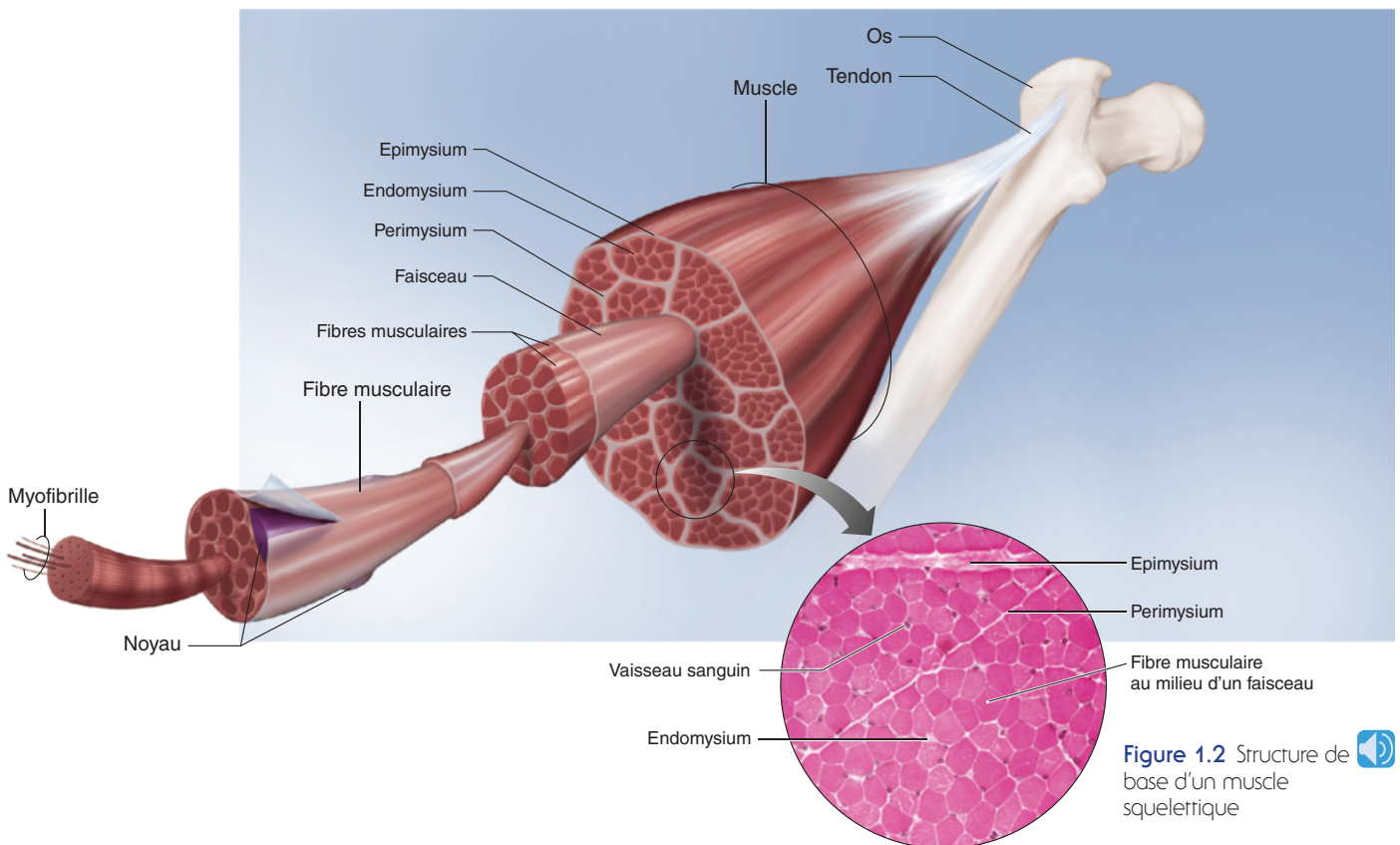


Figure 1.2 Structure de base d'un muscle squelettique



www.lienmini.fr/8102aud1-2

1.1 Les fibres musculaires

Les fibres musculaires ont un diamètre de 10 à 120 micromètres (μm), et sont pratiquement invisibles à l'œil nu. Elles sont constituées de diverses structures.

1.1.1 Le plasmalemme

La fibre musculaire est entourée d'une membrane plasmique appelée **plasmalemme** (figure 1.3). Le plasmalemme fait partie d'une unité plus large

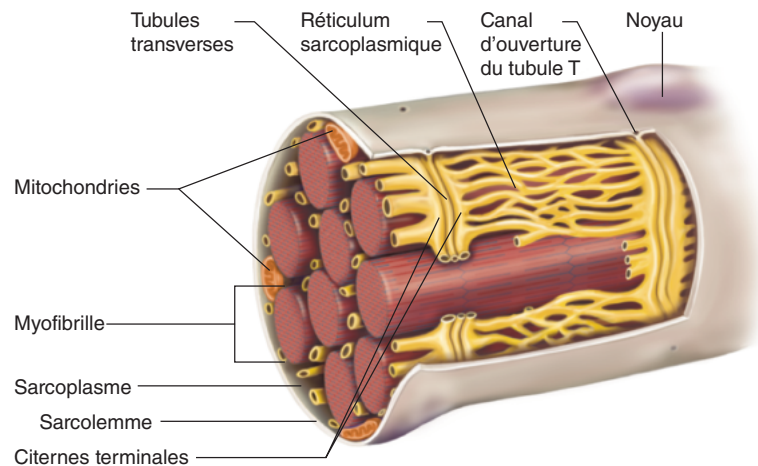
connue sous le nom de **sarcolemmme**. Le sarcolemmme est composé du plasmalemme et de la lame basale. Dans certains ouvrages, le terme « sarcolemmme » désigne seulement le plasmalemme⁹. À chaque extrémité de la fibre, le plasmalemme fusionne avec le tendon, lequel s'insère sur l'os. Les tendons sont faits de fibres de tissu conjonctif qui transmettent les forces générées par les fibres musculaires à l'os, créant ainsi le mouvement. Ainsi, chaque fibre musculaire se trouve finalement attachée à l'os, via le tendon.

Le plasmalemme présente plusieurs caractéristiques uniques qui sont très importantes pour le

Figure 1.3 Coupe d'une fibre musculaire



www.lienmini.fr/8102aud1-3



PERSPECTIVES DE RECHERCHE 1.1

L'importance des fibres musculaires hybrides

Les isoformes de la chaîne lourde de myosine (CLH) sont la caractéristique déterminante des types de fibres musculaires. Quatre gènes de CLH sont couramment exprimés dans les muscles des membres des humains adultes, et ces isoformes sont responsables des caractéristiques des propriétés contractiles requises pour le mouvement. Cependant, il devient de plus en plus évident que de nombreuses fibres sont des hybrides qui co-expriment deux ou plusieurs types de CLH. On pense que ces types de fibres hybrides intermédiaires permettent au muscle d'atteindre une des plus grandes fonctions contractiles et contribuent également aux transitions de types de fibres qui se produisent au cours du développement et du vieillissement (Medler, 2019).

Il semble que la proportion précise de fibres hybrides dépend essentiellement de la spécificité du muscle. En effet, les muscles spécialisés soit pour la production de puissance explosive, soit pour la production de force lente et soutenue, possèdent souvent moins de fibres hybrides que les muscles ayant des rôles fonctionnels plus variables. Par exemple, le muscle plantaire contient de nombreuses fibres hybrides, lui permettant de générer des schémas contractiles plus intermédiaires que les muscles blancs rapides ou le soléaire lent.

On pense souvent que la présence de fibres hybrides représente un état de transition au sein des muscles squelettiques, par exemple pendant le développement, ou le processus normal de vieillissement ou encore en réponse à un entraînement physique. Par exemple, l'exercice est un déterminant majeur du phénotype des muscles squelettiques. Presque tous les types d'exercices favorisent le développement de types de fibres plus lents. De nombreuses études ont démontré qu'une intervention d'entraînement physique peut également influencer la prévalence des fibres hybrides. Chez les jeunes hommes et femmes non entraînés, l'entraînement de musculation a réduit le nombre de fibres hybrides dans le vaste latéral ou externe. Cette réduction était associée à une forte augmentation des fibres de type IIa. De plus, l'entraînement pour un marathon a également réduit la proportion de fibres hybrides, mais au lieu d'un déplacement vers les fibres de type IIa, la prévalence des fibres de type I, plus lentes, a augmenté. Cependant, un certain nombre d'études n'ont pas non plus réussi à détecter d'altérations des fibres hybrides liées à l'entraînement physique, ce qui suggère que le paradigme d'entraînement doit peut-être inclure un volume et une intensité critiques d'exercices afin de faciliter la transition des types de fibres. Cela reste un domaine passionnant de recherche scientifique.

Medler, S. (2019). Mixing it up : The biological significance of hybrid skeletal muscle fibers. *Journal of Experimental Biology*, **222**, jeb200832.

fonctionnement de la fibre musculaire. Il présente des invaginations peu profondes tout le long de la surface de la fibre qui sont visibles lorsque cette dernière est au repos ou contractée. Par contre, ces invaginations disparaissent lorsque la fibre est étirée. Elles permettent à la fibre musculaire de s'allonger sans que le plasmalemm ne se rompe. Le plasmalemm possède aussi des jonctions avec la zone nerveuse au niveau de la plaque motrice terminale ce qui permet une assistance à la transmission du potentiel d'action du neurone moteur vers la fibre musculaire. Cela sera discuté ultérieurement dans ce chapitre. Finalement, le plasmalemm aide à maintenir la balance acide-base, ainsi que le transport des métabolites des capillaires sanguins vers la fibre musculaire⁹.

Les **cellules satellites** sont situées entre le plasmalemm et la lame basale. Ces cellules sont impliquées dans la croissance et le développement du muscle squelettique, ainsi que dans les adaptations aux blessures, aux immobilisations et à l'entraînement. Ceci sera détaillé dans les chapitres suivants.

1.1.2 Le sarcoplasme

Lors d'une observation microscopique, on observe que l'intérieur de la cellule musculaire renferme un certain nombre d'inclusions (figure 1.3). La plus importante est constituée par les myofibrilles, qui seront étudiées séparément. Pour l'instant, considérons les myofibrilles comme des tiges parcourant toute la longueur de la fibre musculaire. Une substance gélatineuse remplit les espaces entre les myofibrilles. C'est le **sarcoplasme** (figure 1.3). C'est la partie fluide de la cellule musculaire – le cytoplasme. Le sarcoplasme contient essentiellement des protéines, des minéraux, du glycogène et des graisses en solution, ainsi que les différents organites nécessaires à la vie cellulaire. Il diffère du cytoplasme de la plupart des cellules parce qu'il renferme une grande quantité de glycogène ainsi que le composé qui fixe l'oxygène, la myoglobine, dont sa structure chimique ainsi que sa fonction sont proches de celles de l'hémoglobine.

1.1.2.1 Les tubules transverses

À l'intérieur du sarcoplasme s'étend un réseau composé des **tubules transverses (système T)** qui sont des extensions du sarcolemme (la membrane plasmique) et qui pénètrent transversalement la fibre musculaire. Ces tubules sont interconnectés au voisinage des myofibrilles, permettant aux impulsions nerveuses, reçues par le sarcolemme, d'être transmises rapidement à chaque myofibrille. Les tubules constituent également une voie de communication interne permettant aux différentes substances d'entrer dans la fibre musculaire et de la quitter.

1.1.2.2 Le réticulum sarcoplasmique

Un réseau de tubules longitudinaux, connu sous le nom de **réticulum sarcoplasmique (RS)**, existe également dans la cellule musculaire. Ces canaux membranaires sont parallèles aux myofibrilles et les entourent. Le réticulum sarcoplasmique est le lieu de stockage du calcium, essentiel à la contraction musculaire. Ce système longitudinal et le système transverse forment les triades musculaires au voisinage des stries Z des myofibrilles. La figure 1.3 représente les tubules T et le réticulum sarcoplasmique. Nous regarderons leurs fonctions plus en détails lorsque nous étudierons le fonctionnement musculaire.

1.2 Les myofibrilles

Chaque fibre musculaire contient quelques centaines, voire quelques milliers, de **myofibrilles**. Ce sont les éléments contractiles du muscle squelettique. Les myofibrilles apparaissent comme de longs fils, faits de sous-unités plus petites – les **sarcomères**.

1.2.1 Les sarcomères

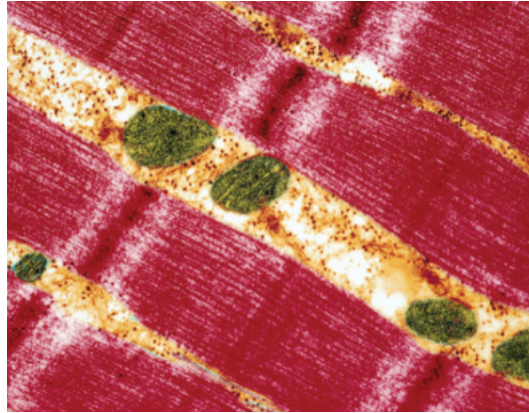
Sous microscopie optique, les fibres du muscle squelettique ont une apparence striée régulière et très particulière. Pour cette raison le muscle squelettique est aussi appelé muscle strié. Ces stries existent aussi dans le muscle cardiaque qui peut aussi être considéré comme un muscle strié.

Regardons la figure 1.4 qui nous montre les myofibrilles. On y distingue nettement les striations. Notons que des zones sombres, appelées bandes A, alternent avec des zones claires, appelées bandes I. Chaque bande A, sombre, est traversée en son centre



Figure 1.4 Vue de myofibrilles au microscope électronique

Notez le caractère strié. Les régions vertes correspondent à la bande A et les régions roses à la bande I.



par une région plus claire, la bande H, seulement visible lorsque les myofibrilles sont relâchées. Regardons maintenant les bandes I, claires. Elles sont interrompues par une strie noire appelée strie Z.

Le **sarcomère** est l'unité fonctionnelle, fondamentale de la myofibrille. Chaque myofibrille est composée de nombreux sarcomères accolés entre eux par les stries Z. Un sarcomère est la région comprise entre deux stries Z, comprenant dans l'ordre :

- une bande I (zone claire);
- une bande A (zone sombre);
- une bande H (dans le milieu de la bande A);
- une bande M au milieu de la zone H;
- l'autre partie de la bande A;
- une seconde bande I.

Si on observe une myofibrille à l'aide d'un microscope électronique, on peut distinguer deux types de filaments protéiques qui sont responsables de la contraction musculaire. Les filaments fins sont

faits d'**actine** et les filaments épais de **myosine**. Les stries visibles au niveau des fibres musculaires sont dues à l'alignement de ces filaments, comme cela est représenté par la figure 1.4. La bande claire I correspond à la partie du sarcomère qui ne renferme que des filaments fins d'actine. La bande sombre comprend à la fois des filaments d'actine et des filaments épais de myosine. La zone H est la portion centrale de la bande A, visible seulement au repos. Elle n'est occupée que par des filaments épais. On distingue alors la bande H qui apparaît comme une région plus claire au sein de la bande A, en raison de l'absence de filaments d'actine à ce niveau. La zone H n'est visible que lorsque le sarcomère est relâché, car lors de la contraction, donc du raccourcissement du sarcomère, les filaments fins arrivent dans cette zone lui donnant la même apparence que le reste de la bande A. Au milieu de la zone H on retrouve la ligne M, composée de protéines, qui sert de site d'attachement des filaments épais de myosine et aide la stabilité de la structure du sarcomère.

Les stries Z, composées de protéines, apparaissent à chaque extrémité du sarcomère et avec deux autres protéines, la titine et la nébuline, elles servent de points d'attachement et de stabilité des filaments fins d'actine.

1.2.2 Les filaments épais

Les deux tiers des protéines musculaires sont en fait constitués de myosine. Rappelons que ces filaments de myosine sont épais. Chaque filament est typiquement formé d'environ 200 molécules de myosine mises bout à bout et côte à côte.

Chaque molécule de myosine est composée de deux protéines entrelacées (figure 1.5). L'extrémité de chaque filament est repliée en une tête globuleuse, appelée tête de myosine. Chaque filament contient ainsi plusieurs têtes qui sont autant de protubérances le long du filament de myosine. Elles formeront les ponts d'union qui interagissent lors de la contraction musculaire, avec les sites actifs des filaments d'actine. Les filaments de myosine sont stabilisés selon l'axe longitudinal par de la **titine**, disposée comme l'indique la figure 1.5 et qui s'étend de la strie Z à la ligne M.

1.2.3 Les filaments fins

Chaque filament fin, appelé souvent filament d'actine, est en fait composé de trois protéines différentes : actine, **tropomyosine** et **troponine**.

Chaque filament fin s'attache par une extrémité sur une strie Z, l'autre extrémité s'étendant vers le centre du sarcomère entre les filaments de myosine.

La **nébuline**, protéine adjacente à l'actine et s'étendant le long de cette dernière, semble jouer un rôle dans la régulation des interactions entre l'actine

Résumé

› Une cellule musculaire isolée est aussi appelée fibre musculaire.

› Les fibres musculaires ont une membrane cellulaire et des organites – mitochondries, lysosomes etc. – comme les autres types de cellules, à l'exception qu'elles sont multinucléées.

› Une fibre musculaire est entourée d'une membrane plasmique appelée sarcolemme.

› Le cytoplasme d'une fibre musculaire est appelé sarcoplasme.

› Les tubules transverses intrasarcoplasmiques (système T) assurent la communication et le transfert des substances à travers la cellule musculaire et le réticulum sarcoplasmique qui stocke le calcium.

› Le sarcomère est la plus petite unité fonctionnelle d'un muscle.

et la myosine (figure 1.5). Ces filaments mesurent approximativement 5 nm de diamètre et 1 μm de longueur. Chaque filament d'actine contient des sites actifs sur lesquels peut venir s'attacher une tête de myosine.

L'actine forme l'ossature du filament. Les molécules d'actine sont globuleuses. Réunies, elles forment une chaîne de molécules d'actine. Deux chaînes, comme deux rangées de perles, sont alors torsadées.

La tropomyosine est une protéine fibrillaire qui entoure les filaments d'actine et qui vient s'ajuster dans la rainure qui les sépare. La troponine est une protéine plus complexe qui est attachée à intervalles réguliers, à la fois sur les filaments d'actine et de tropomyosine. Cet arrangement est illustré par la figure 1.5. La tropomyosine et la troponine sont toutes deux impliquées, avec les ions calcium, dans le relâchement ou la contraction de la myofibrille. Ceci sera discuté plus loin dans ce chapitre.

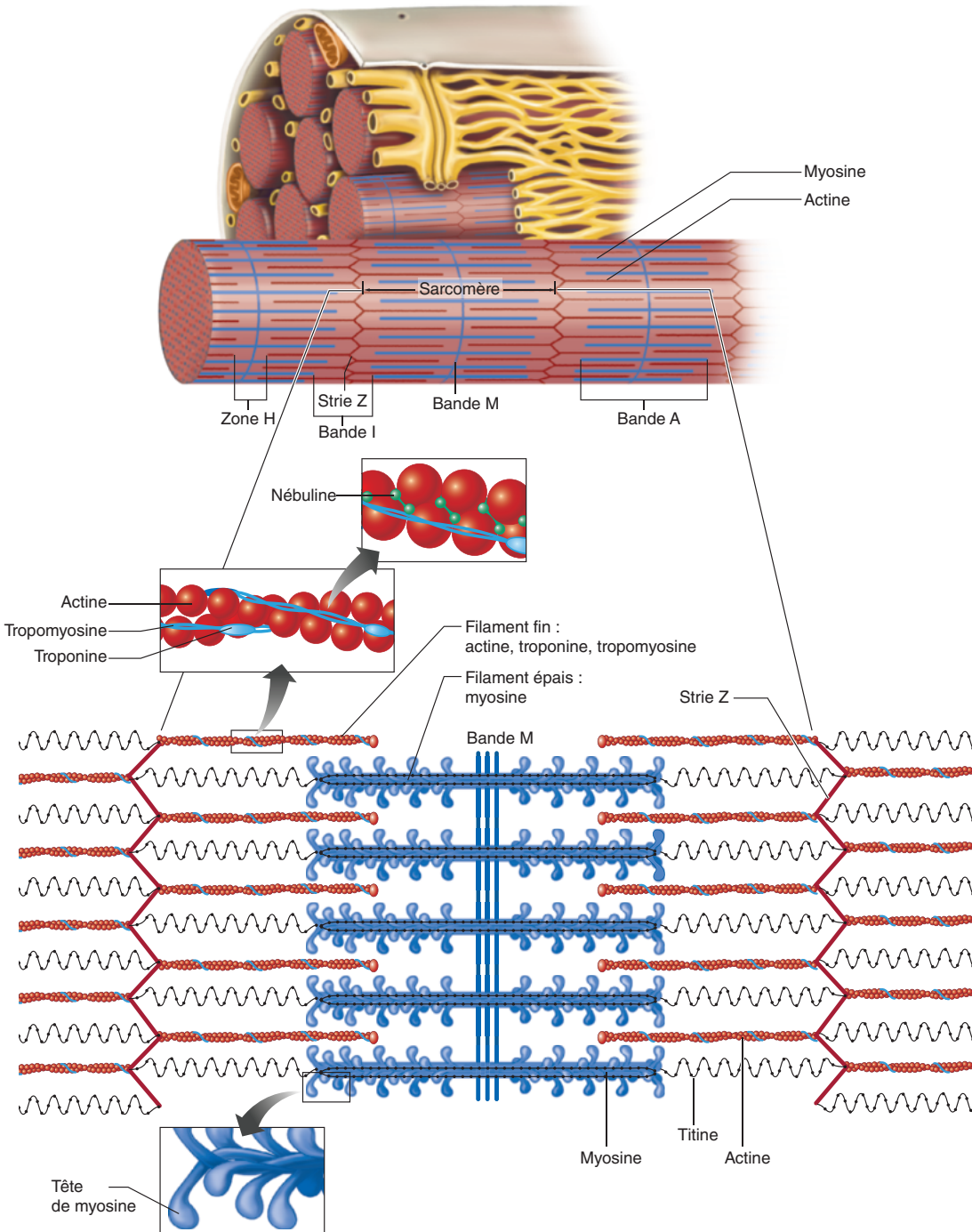


Figure 1.5

Le sarcomère contient un arrangement spécialisé de filaments fins d'actine et épais de myosine. Le rôle de la titine est de positionner le filament de myosine pour maintenir un espacement égal entre les filaments d'actine. La nébuline est souvent appelée protéine d'ancrage car elle permet de stabiliser la position de l'actine



www.lienmini.fr/8102aud1-5



1.2.4 La titine : le troisième myofilament

La titine (ou connectine) n'a été découverte que vers la fin des années 1970, aussi elle n'avait pas été encore identifiée lorsque la théorie du filament glissant a été proposée. La théorie du filament glissant décrit fidèlement la majorité des fonctions du muscle lorsqu'il se contracte en se raccourcissant (concentrique) ou lorsqu'il garde une longueur constante (isométrique). Toutefois, la théorie classique des ponts acto-myosine ne peut expliquer pourquoi les muscles se comportent comme s'ils possédaient un ressort leur permettant de générer plus de force lorsqu'ils sont préalablement étirés (contraction excentrique). Ce mécanisme est souvent appelé « augmentation de la force (ou tension) passive »⁶. Des travaux récents ont montré que la rigidité de la titine augmente avec l'activation musculaire et le développement de la force agissant comme un ressort au sein des muscles actifs^{6, 10, 13}.

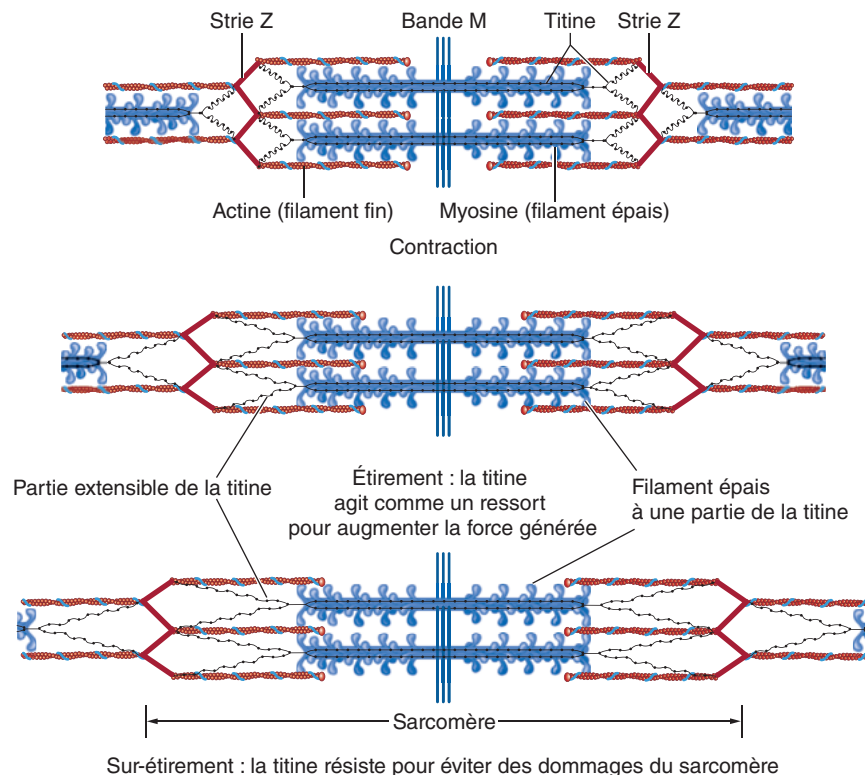
Au sein du sarcomère, la titine s'étend de la strie Z à la ligne M (figure 1.5). Elle est attachée à la myosine au niveau de la bande A mais s'étend librement au niveau de la bande I où elle agit comme un ressort. Pendant plusieurs décennies, la titine a été considérée comme jouant un rôle structural, comme par exemple maintenir la myosine alignée lors de la contraction et stabiliser le sarcomère adjacent (figure 1.6). Toutefois, il est actuellement connu que lorsque les muscles

squelettiques sont activés *via* le largage du calcium (Ca^{2+}), certaines molécules de ce Ca^{2+} se lient à la titine, modifiant ainsi sa rigidité. Ceci permet de mieux comprendre pourquoi les muscles génèrent plus de force lorsqu'ils sont étirés préalablement, ce qui n'a pas été pris en considération par la théorie classique des ponts acto-myosine.

Plus récemment, lorsque le sarcomère est représenté en trois dimensions et la titine considérée comme troisième filament, il apparaît clairement que les filaments, non seulement glissent, mais aussi tournent en interaction avec chaque pont. Ceci a conduit à cette nouvelle théorie appelée « théorie du filament enroulé » qui explique mieux comment la titine contribue à la production de force par les sarcomères à différentes longueurs¹¹. Dans cette théorie adaptée, la titine est activée par l'afflux du Ca^{2+} et s'enroule autour des filaments fins en les retournant.

Ce nouveau rôle joué par la titine dans la régulation de la force contractile du muscle squelettique permet d'expliquer la production de force supplémentaire observée lorsque les muscles sont étirés activement au préalable⁷. Ainsi, la titine est de plus en plus reconnue comme le troisième filament activement impliqué dans la régulation de la génération de force par le muscle squelettique. Parmi ses rôles, on trouve : (1) la stabilisation des sarcomères et le centrage des filaments de myosine, (2) la production d'une force supplémentaire lorsque

Figure 1.6 Mécanismes expliquant le rôle de la titine lors de la contraction musculaire. La titine agit comme un ressort pour augmenter la force générée et résiste au sur-étirement pour éviter des dommages du sarcomère.



les muscles sont préalablement étirés et (3) la prévention du sur-étirement et des dommages des sarcomères en résistant à l'étirement^{6,7}.

Résumé

- Les myofibrilles sont faites d'une succession de sarcomères qui représentent les unités fonctionnelles fondamentales du muscle.
- Un sarcomère renferme deux types de filaments protéiques responsables de la contraction musculaire, la myosine et l'actine.
- La myosine est un filament épais qui se termine par une tête globuleuse.
- Le filament fin est composé d'actine, de tropomyosine et de troponine. Une de ses extrémités s'insère sur une strie Z.
- Un troisième myofilament, la titine, aide à stabiliser les sarcomères, fournit une force accrue lorsque les muscles sont étirés et prévient les sur-étirements et les dommages au sarcomère.

2. Contraction de la fibre musculaire

L'initiation de la contraction du muscle squelettique survient en réponse au signal provenant du système nerveux.

Un **motoneurone-α** peut innervé plusieurs fibres musculaires. L'ensemble des fibres musculaires innervées par les ramifications d'un même motoneurone constitue une **unité motrice** (figure 1.7). La synapse entre un motoneurone et une fibre musculaire est dite jonction neuromusculaire. C'est le lieu de communication entre les systèmes nerveux et musculaire. Examinons ce processus.

2.1 Le couplage excitation-contraction

Les événements qui déclenchent la contraction musculaire sont complexes. Ce processus, appelé aussi **couplage excitation-contraction** décrit à la figure 1.8, est initié par une stimulation nerveuse ou **potentiel d'action**, provenant du cerveau ou de la moelle épinière. L'impulsion nerveuse arrive aux extrémités du nerf, formant l'arborisation terminale de l'axone, contiguës au sarcolemme. Quand la stimulation arrive au niveau du bouton synaptique, il y a sécrétion d'un neurotransmetteur, l'acétylcholine (ACh), qui se fixe sur les récepteurs spécifiques du sarcolemme (figure 1.8a). Si une quantité suffisante d'ACh se fixe sur les récepteurs, un signal électrique apparaît qui peut se transmettre à l'ensemble de la fibre musculaire grâce à l'ouverture de canaux ioniques membranaires

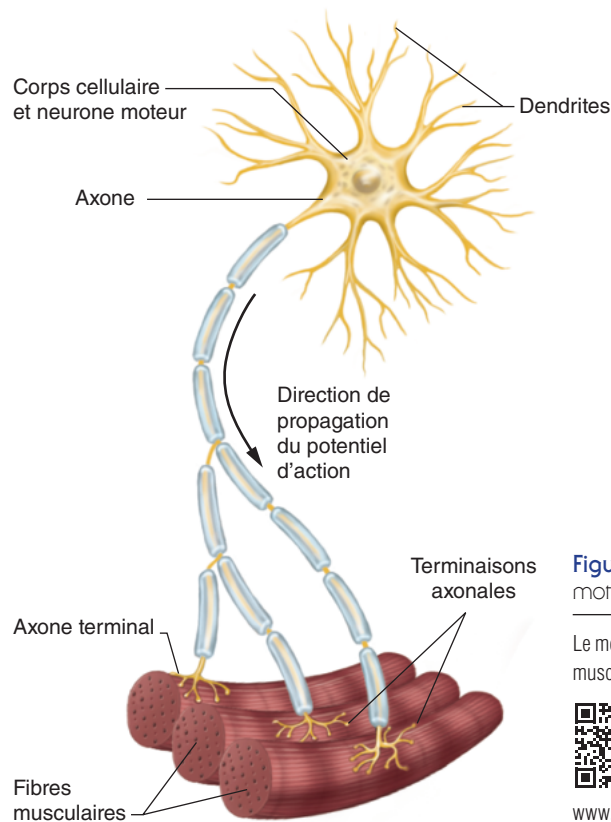


Figure 1.7 Unité motrice

Le motoneurone et les fibres musculaires innervées par celui-ci.



www.lienmini.fr/8102aud1-7

permettant l'entrée du sodium dans la cellule. Ce phénomène, appelé **dépolarisation**, est à l'origine du **potentiel d'action**, indispensable pour qu'apparaisse la contraction musculaire. Ces événements nerveux seront approfondis au chapitre 3.

2.2 Le rôle du calcium

Après la dépolarisation du sarcolemme, l'impulsion électrique se propage à l'intérieur de la cellule par le réseau des tubules transverses (tubules T) et le réticulum sarcoplasmique. L'arrivée du potentiel d'action entraîne la libération des ions calcium (Ca^{2+}) stockés dans le réticulum sarcoplasmique (figure 1.8b).

À l'état de repos les molécules de tropomyosine masquent les sites actifs des filaments d'actine, empêchant la fixation des têtes de myosine. Lorsque les ions calcium sont libérés par le réticulum sarcoplasmique, ils viennent s'attacher sur la troponine du filament d'actine. La troponine, en raison de sa grande affinité pour les ions calcium, va alors initier le processus de contraction en faisant basculer les molécules de tropomyosine, libérant ainsi les sites actifs du filament d'actine. Ceci est indiqué sur la figure 1.8c. C'est parce que la tropomyosine masque normalement chaque site actif

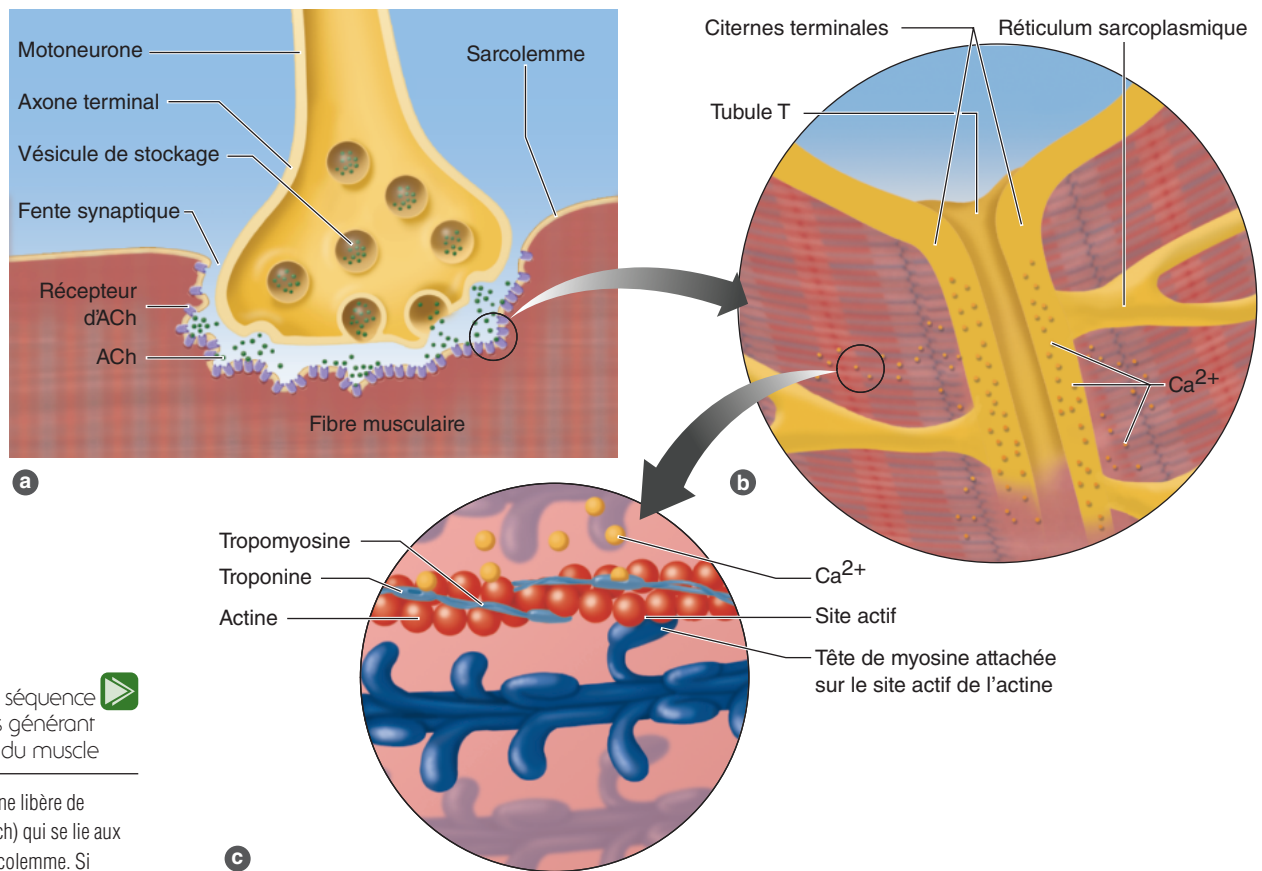


Figure 1.8 La séquence d'événements générant la contraction du muscle

(a) Un motoneurone libère de l'acétylcholine (ACh) qui se lie aux récepteurs du sarcolemme. Si une quantité suffisante d'ACh est liée, ceci entraîne l'apparition d'un potentiel d'action au niveau de la fibre musculaire. (b) Le potentiel d'action déclenche la libération du Ca^{2+} des citernes du réticulum dans le sarcoplasme. (c) Le Ca^{2+} se fixe sur la troponine du filament d'actine, ce qui détache la tropomyosine des sites actifs et permet aux têtes de myosine de s'attacher aux filaments d'actine.



www.lienmini.fr/8102an1-8

2.3 La théorie du filament glissant : Comment les muscles produisent du mouvement

Comment le muscle se raccourcit-il ? L'explication de ce phénomène est appelée la **théorie des filaments glissants**. Lorsqu'une tête de myosine s'attache à un filament d'actine, formant un pont d'acto-myosine, les deux filaments glissent l'un sur l'autre. Les têtes de myosine et les ponts ainsi formés subissent un changement de configuration spatiale, dès l'instant où les têtes de myosine s'attachent sur les sites actifs des filaments d'actine. Le bras du pont ainsi établi et la tête de myosine exercent une attraction moléculaire très forte qui amène la tête de myosine à basculer vers le centre du sarcomère, entraînant ainsi le filament d'actine (figures 1.9 et 1.10). Cette bascule est à l'origine de la génération de **force produite par le muscle**.

Lorsque les fibres musculaires sont au repos, la tête de myosine reste à proximité d'un site actif de l'actine, mais la liaison moléculaire est inhibée par la tropomyosine.

Immédiatement après la bascule de la tête de myosine, celle-ci quitte le site actif, retourne à sa position originale et s'attache au site actif suivant sur le filament d'actine. Ces liaisons successives et la puissance générée permettent le glissement des filaments l'un sur l'autre, d'où le nom de « *théorie des filaments glissants* ». Ce processus se poursuit jusqu'à ce que les extrémités distales des filaments de myosine atteignent les stries Z ou jusqu'à ce que le calcium soit repompé par le réticulum sarcoplasmique. Pendant cette phase de glissement et contraction, les filaments d'actine opposés d'un même sarcomère se rapprochent l'un de l'autre et pénètrent dans la zone H jusqu'à se chevaucher au stade ultime. Lorsque ceci se produit, la zone H n'est plus visible.

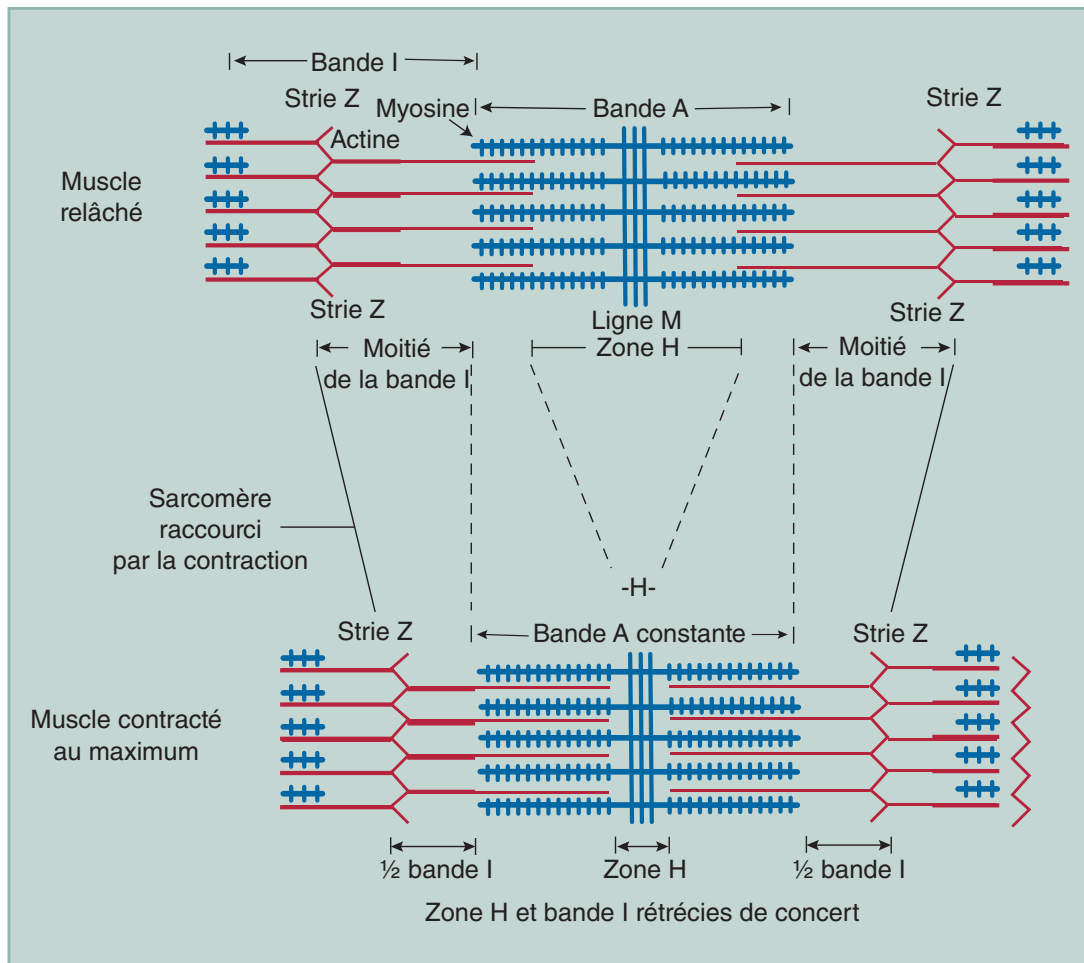
Rappelez-vous que le sarcomère est la région comprise entre deux stries Z au sein même de la myofibrille. Du fait de cette disposition anatomique, lorsque le sarcomère se raccourcit, la myofibrille fait de même ainsi que les fibres qui composent le faisceau musculaire. Le résultat final de ce raccourcissement constitue une contraction musculaire organisée.

Figure 1.9 Sarcomère

Un sarcomère en état de relâchement et de contraction, illustrant le glissement des filaments d'actine et de myosine lors de la contraction.



www.lienmini.fr/8102an1-9



Résumé

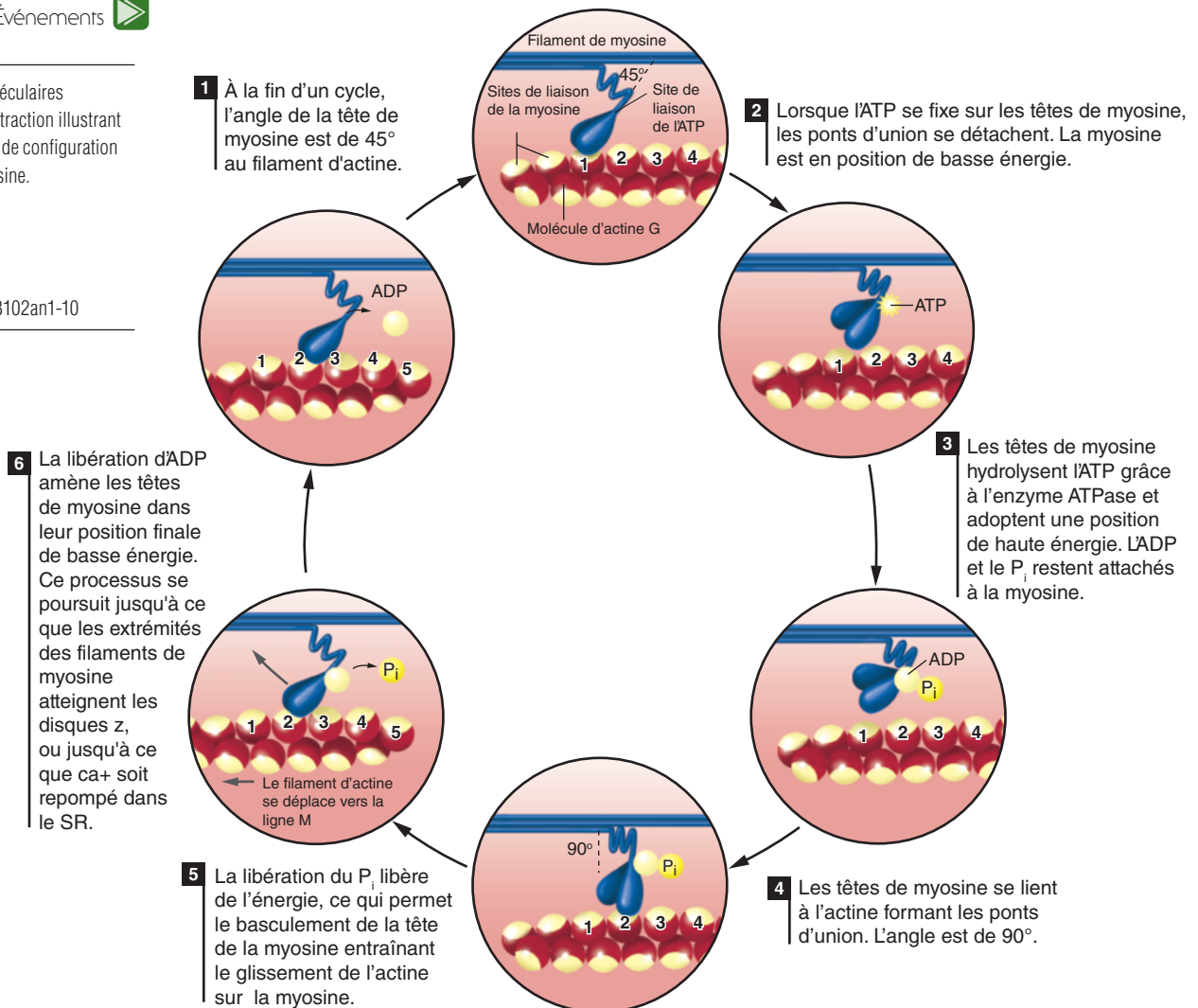
- Le processus regroupant la stimulation du nerf moteur et la contraction musculaire représente le couplage excitation-contraction.
- La contraction musculaire est déclenchée par le potentiel d'action propagé par le nerf moteur. Le nerf moteur libère l'ACh laquelle ouvre les canaux ioniques de la membrane musculaire permettant l'entrée du sodium dans la fibre musculaire (dépolérisation). Si la fibre est suffisamment dépolérisée, un potentiel action apparaît et déclenche la contraction musculaire.
- Lorsqu'un neurone moteur est activé, toutes les fibres musculaires de son unité motrice sont stimulées et se contractent.
- Le potentiel d'action se propage sur le sarcolemme, gagne le système tubulaire et déclenche la sortie du calcium stocké dans le réticulum sarcoplasmique.
- Les ions calcium se lient avec la troponine. La troponine libère les sites actifs du filament d'actine occupés par les molécules de tropomyosine, ce qui rend ces sites alors disponibles pour une liaison avec la tête de myosine.
- Une fois fixée sur le site actif de l'actine, la tête de myosine s'incline et tire sur le filament d'actine, de sorte que les 2 extrémités de l'actine se rapprochent l'une de l'autre. C'est la flexion de la tête de myosine qui génère la puissance mécanique.
- L'énergie est nécessaire bien avant que s'effectue la contraction musculaire proprement dite. Les têtes de myosine se lient à l'ATP, et l'ATPase présente à ce niveau hydrolyse l'ATP en ADP et P_i , libérant l'énergie nécessaire à la contraction.
- La contraction musculaire cesse lorsque l'activité nerveuse au niveau de la jonction neuromusculaire est arrêtée. Le calcium est alors activement repompé dans les citernes terminales du réticulum sarcoplasmique. La concentration en calcium diminuant, il se dissocie de la troponine C et la tropomyosine recouvre à nouveau les sites actifs de l'actine empêchant la liaison actine-myosine.
- Comme pour la contraction, le processus qui conduit au relâchement nécessite, lui aussi, de l'énergie apportée par l'ATP.

Figure 1.10 Événements moléculaires

Mécanismes moléculaires d'un cycle de contraction illustrant les changements de configuration de la tête de myosine.



www.lienmini.fr/8102an1-10



2.4 L'énergie de la contraction musculaire

La contraction musculaire est un processus actif qui nécessite de l'énergie. En plus de son site de liaison vis-à-vis de l'actine, la tête de myosine possède un site de liaison pour l'**adénosine triphosphate (ATP)**. C'est l'ATP qui fournit l'énergie nécessaire à la contraction. La molécule de myosine doit donc se lier à l'ATP pour que la contraction musculaire puisse se produire.

L'**ATPase**, enzyme située sur la tête de myosine, catalyse la transformation de l'ATP en ADP (adénosine diphosphate) et P_i , ce qui libère de l'énergie. Cette énergie issue de la dégradation de l'ATP, est utilisée pour lier la tête de myosine au filament d'actine. L'ATP est ainsi la source d'énergie chimique de la contraction musculaire. Ceci sera détaillé au chapitre 2.

2.5 Arrêt de la contraction musculaire

La contraction musculaire se poursuit tant que le calcium est présent dans le cytoplasme de la fibre musculaire. À la fin d'une contraction musculaire, celui-ci est repompé par le réticulum sarcoplasmique où il sera stocké jusqu'à l'arrivée de l'influx nerveux suivant. Le calcium regagne le réticulum sarcoplasmique grâce à des pompes calciques qui sont ATP dépendantes. Les deux phases (contraction et relâchement) nécessitent donc de l'énergie.

Lorsque le calcium est repompé par le réticulum sarcoplasmique, la troponine et la tropomyosine reviennent dans leur position initiale et masquent à nouveau le site de liaison. Les ATPase de la myosine sont inhibées et les ponts d'union ne peuvent plus se former.

La fibre musculaire se relâche.

3. Type de fibres musculaires

Toutes les fibres musculaires ne sont pas identiques. Un muscle squelettique isolé renferme essentiellement deux types de fibres : des fibres lentes dites de *type I* (*slow-twitch* ou ST) et des fibres rapides dites de *type II* (*fast-twitch* ou FT). Lorsqu'elles sont stimulées, les **fibres lentes** développent leur tension maximale en 110 ms environ tandis que les **fibres rapides** l'atteignent en 50 ms.

S'il n'a été identifié qu'un seul type de fibres lentes, on peut subdiviser les fibres rapides en plusieurs sous-groupes. Les deux principaux sont les fibres rapides de type a (IIa) et les fibres rapides de type b (IIb). La figure 1.11 est une vue microscopique d'un échantillon de muscle humain dans lequel des coupes très fines (10 μ m) ont été colorées chimiquement pour différencier les types de fibres. Les fibres I apparaissent noires, les fibres IIa sont non colorées et les IIb sont grises. Bien que non apparent sur cette figure un troisième sous-groupe de fibres rapides peut encore être identifié : le type c (IIc).

Les différences entre les fibres II_a, II_b, II_c ne sont pas clairement établies, mais les II_a sont considérées comme étant les plus souvent recrutées. Seules les fibres I sont recrutées encore plus fréquemment que les fibres II_a. Les fibres II_c sont les moins utilisées. En moyenne, la plupart des muscles contiennent environ 50 % de fibres I et 25 % de fibres II_a. Les 25 % restants sont constitués essentiellement de II_b, alors que les fibres II_c ne représentent que 1 % à 3 % du muscle. Les connaissances sur ce sujet étant limitées nous ne parlerons pas davantage des fibres II_c. Le pourcentage exact de ces fibres dans les différents muscles varie considérablement et les valeurs indiquées ici ne sont que des moyennes. Cette extrême variation est encore plus évidente chez les athlètes, comme nous le verrons après dans ce chapitre en comparant les types de fibres en fonction des épreuves sportives.

La technique de biopsie à l'aiguille a été développée au début des années 1900 pour étudier

la dystrophie musculaire. À partir de 1960, cette technique a été adaptée à la physiologie de l'exercice. Les récents progrès technologiques permettent actuellement d'obtenir, même à l'exercice, des échantillons de muscle humain.

Les échantillons peuvent être obtenus à partir de très petits fragments prélevés en plein milieu du muscle (figure 1.12). Après une petite anesthésie locale, une incision d'environ 1 cm est réalisée au scalpel au travers de la peau, des tissus sous-cutanés et de l'enveloppe conjonctive. Un petit trocart est alors introduit au sein du muscle. Poussée à l'aide d'un piston jusqu'au centre de l'aiguille, une lame très fine permet d'inciser l'échantillon à prélever.

L'aiguille à biopsie est alors retirée et l'échantillon pesant de 10 à 100 mg est libéré, soigneusement lavé et conservé immédiatement à froid. Il est alors émincé en coupes fines, puis coloré et examiné au microscope. Cette technique permet d'étudier les fibres musculaires et de juger des effets d'un exercice aigu ou d'un entraînement chronique sur leur structure. Les analyses microscopiques et biochimiques de ces échantillons nous aident à mieux comprendre les mécanismes grâce auxquels le muscle produit de l'énergie.

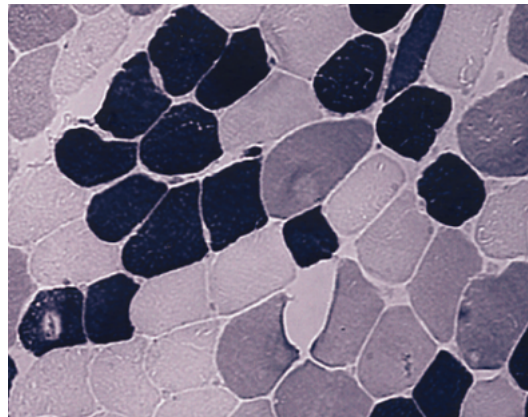


Figure 1.11 Vue microscopique des fibres musculaires

Fibres ST ou de type I (noir), FTa ou de type IIa (blanc) et FTb ou de type IIb (gris).



www.lienmini.fr/8102aud1-11

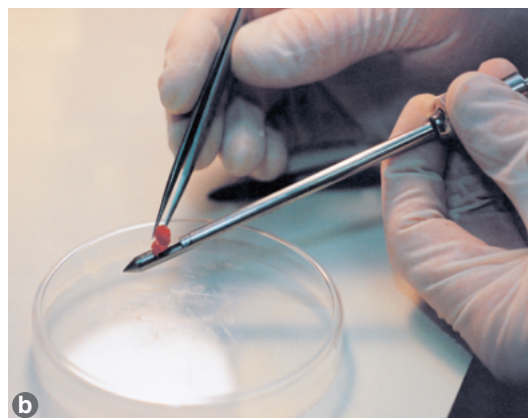


Figure 1.12

Une aiguille à biopsie musculaire est implantée dans le ventre du muscle pour prélever un échantillon de tissu musculaire (à gauche); l'échantillon prélevé peut alors être analysé (à droite).

3.1 Caractéristiques des fibres de type I et de type II

Puisqu'il existe différents types de fibres musculaires il faut chercher à comprendre ce que cela signifie. Quels sont leurs rôles lors de l'activité physique ? Pour y répondre comparons tout d'abord ces types de fibres.

3.1.1 ATPase

C'est la vitesse de contraction qui différencie les fibres I et II, d'où leur nom. Celle-ci provient essentiellement des différentes formes de myosine ATPase. Rappelez-vous que la myosine ATPase est l'enzyme qui catalyse la dégradation de l'ATP et permet la libération d'énergie nécessaire à la contraction ou au relâchement. Les fibres I possèdent une forme lente de myosine ATPase, les fibres II une forme rapide. En réponse à la stimulation nerveuse, l'ATP est hydrolysé plus rapidement dans les fibres II que dans les fibres I. En conséquence, l'énergie nécessaire à la contraction est libérée plus vite dans les fibres II que dans les fibres I.

La classification des fibres musculaires utilise une technique de coloration chimique appliquée à des coupes fines de tissu. Cette technique de coloration agit sur l'ATPase des fibres. Ainsi, comme nous l'avons vu sur la figure 1.11, les fibres I, IIa et IIb se colorent différemment. Cette technique suppose que chaque fibre musculaire ne renferme qu'un seul type d'ATPase, ce qui n'est pas tout à fait le cas. Certaines possèdent davantage de I-ATPase tandis que d'autres sont plus riches en II-ATPase. Il faut alors considérer que les images, issues des coupes colorées, représentent plus un continuum que des groupes totalement distincts de fibres.

Une autre méthode d'identification des fibres musculaires consiste à séparer chimiquement les différents types (isoformes) de molécules de myosine, en utilisant la technique dite d'électrophorèse. Lors de l'électrophorèse, les isoformes sont séparées et colorées afin de révéler les bandes de protéines (de myosine) qui caractérisent les fibres I, IIa et IIb.

Nous avons jusqu'à présent présenté les différents types de fibres musculaires en deux catégories : les fibres lentes (I) et rapides (IIa et IIb). Toutefois, l'utilisation de l'électrophorèse a permis la détection de myosines hybrides ou encore de fibres possédant deux ou plusieurs formes de myosines. Avec cette méthode d'analyse, les fibres sont classées comme I, Ic, (I/IIa) IIc (IIa/I) IIa, I/IIax, IIxa et IIx⁹. Vous comprendrez pourquoi nous préférons l'utilisation de la méthode histochimique pour identifier les fibres par leurs isoformes primaires, type I, IIa et IIb.

Le tableau 1.1 résume les caractéristiques des différents types de fibres musculaires. Il indique également les termes classiquement utilisés dans les autres systèmes de classification des fibres musculaires.

3.1.2 Le réticulum sarcoplasmique

Les fibres II ont un réticulum sarcoplasmique plus développé que les fibres I. Les fibres II sont ainsi mieux adaptées à libérer le calcium du sarcoplasme lorsque le muscle est stimulé. Cette aptitude contribue sans doute à permettre la contraction plus rapide des fibres II. Chez l'homme, les fibres II ont, en général, une vitesse de contraction 5 à 6 fois plus rapide que les fibres I. Toutefois, la force produite par les fibres II et I est sensiblement la même. Ainsi, la puissance développée ($\mu\text{N} \cdot \text{longueur de fibre}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$) par une fibre II est 3 à 4 fois plus importante que celle développée par une fibre I. Ceci peut expliquer, en partie, pourquoi les sujets, dont les muscles des membres inférieurs sont plus riches en fibres II, sont de meilleurs sprinters que ceux qui possèdent essentiellement des fibres I.

3.1.3 Les unités motrices

Rappelons qu'une unité motrice est constituée d'un seul motoneurone et de fibres musculaires qu'il innerve. Il semble que ce soit le neurone qui détermine le type de fibre II ou I. Dans une unité motrice I, le motoneurone a un petit corps cellulaire et innerve un groupe inférieur ou égal à 300 fibres musculaires. À l'inverse, dans une unité motrice II le

Tableau 1.1 Classification des types de fibres musculaires

Classification des fibres			
Système 1 (préféré)	Type I	Type IIa	Type IIb
Système 2	ST	FT _a	FT _b
Système 3	SO	FOG	FG
Caractéristiques			
Capacité oxydative	élevée	modérée	faible
Capacité glycolytique	faible	élevée	très élevée
Vitesse de contraction	lente	rapide	rapide
Résistance à la fatigue	élevée	modérée	faible
Force développée par l'unité motrice	faible	élevée	élevée

motoneurone a un corps cellulaire plus volumineux et un axone de plus gros diamètre. Il innerve un groupe supérieur ou égal à 300 fibres musculaires.

Un tel arrangement des unités motrices implique que le nombre de fibres musculaires qui se contractent, en réponse à la stimulation d'un seul motoneurone II, est plus grand. En conséquence, les fibres motrices II atteignent plus rapidement leur tension maximale et développent plus de puissance que les fibres I. La différence de force isométrique développée entre les unités motrices II et I, est attribuée au nombre de fibres musculaires par unité motrice ainsi qu'à la différence de diamètre des fibres II et I. Les fibres I et II qui ont le même diamètre génèrent approximativement la même force. Toutefois, les fibres II sont généralement plus larges que les fibres I. Ainsi, lors d'une stimulation, une unité motrice II génère plus de force, car ses fibres musculaires sont plus nombreuses et plus larges que celles d'une unité motrice I.

3.2 Distribution des fibres musculaires

Comme nous l'avons déjà mentionné, les pourcentages de fibres I et II ne sont pas les mêmes dans tous les muscles du corps. Les muscles des bras et des jambes d'une même personne ont, en général, des compositions semblables en fibres musculaires. En effet, les athlètes spécialistes d'endurance qui possèdent une prédominance de fibres I au niveau des muscles des jambes ont simultanément davantage de fibres I au niveau des muscles des bras. Il en est de même pour les fibres II. Il existe cependant quelques exceptions. Le muscle soléaire (situé dans le mollet sous les muscles jumeaux) est ainsi presque complètement composé de fibres I, chez tous les sujets.

3.3 Type de fibres musculaires et exercice

Nous venons d'expliquer en quoi les fibres I et II diffèrent. Ceci laisse supposer que ces fibres vont également assurer des fonctions différentes lors de l'activité physique. C'est effectivement le cas.

3.3.1 Les fibres de type I

Les fibres lentes possèdent, en général, des caractéristiques aérobies et d'endurance. Aérobie signifie : « en présence d'oxygène ». Ainsi l'oxydation est un processus aérobie. Dans les fibres I la production d'ATP par oxydation des glucides et des lipides fonctionne très efficacement. Ceci sera discuté dans le chapitre 2.

Rappelons que l'ATP est nécessaire à la production d'énergie, à la fois lors de la contraction et du relâchement des fibres musculaires. Tant que l'oxydation se poursuit, les fibres I continuent à produire de l'ATP, assurant le maintien de l'activité. L'aptitude à maintenir une activité musculaire prolongée constitue ce que l'on appelle l'endurance musculaire. Les fibres I ont donc une capacité d'endurance élevée. En conséquence, ces fibres sont essentiellement recrutées lors d'activités de longue durée, comme le marathon ou la natation, et lors de la plupart des activités quotidiennes qui nécessitent peu d'énergie, comme la marche.

3.3.2 Les fibres de type II

Les fibres II sont, à l'inverse, peu durantes. Elles sont plus sollicitées que les fibres I pour réaliser des exercices sollicitant le métabolisme anaérobie (sans oxygène). L'ATP provient, ici, non des processus

PERSPECTIVES DE RECHERCHE 1.2

Quelle était la taille des muscles des jambes de Michael Jordan ?

Les muscles squelettiques des membres inférieurs sont essentiels à la performance sportive. Cependant, jusqu'à présent, il a été difficile d'examiner chaque muscle individuellement en raison des limites expérimentales. L'imagerie par résonance magnétique (IRM) peut être utilisée pour obtenir des images haute résolution des muscles du membre inférieur, permettant ainsi une quantification précise du volume des 35 muscles des jambes. Une étude récente a examiné la relation entre le volume musculaire des membres inférieurs et les performances en saut et en sprint chez des joueurs universitaires de basketball (Xie *et al.*, 2020).

Pour réduire le potentiel effet des différences de tailles corporelles, les expérimentateurs ont normalisé le volume musculaire par rapport à la surface corporelle. Ils ont également sélectionné les muscles les plus pertinents pour chacune des tâches de performance distinctes avant d'examiner la corrélation entre les muscles sélectionnés et les mesures de performance. Pour les performances de saut, le vaste interne a démontré la corrélation la plus forte. Pour la performance au sprint, la corrélation la plus forte a été observée pour le long adducteur (sprint de 0 à 10 m) et le vaste interne (sprint de 10 à 20 m). De plus, la relation entre le volume musculaire et les performances en saut et en sprint était encore plus forte chez les basketteurs élités. Les résultats de cette étude pourraient être utiles pour concevoir des programmes d'entraînement plus adaptés aux joueurs de basketball élités afin d'améliorer davantage certains aspects spécifiques de leurs performances.

Xie T., Crump, K.B., Ni, R., Meyer, C.H., Hart, J.-M., Blemker, S.S., & Feng, X. (2020). Quantitative relations between individual lower-limb muscle volumes and jump and sprint performances of basketball players. *Journal of Strength and Conditioning Research*, **34**(3), 623-631. <https://doi.org/10.1519/JSC.0000000000003421>

d'oxydation mais des voies métaboliques anaérobies. (Ces voies seront discutées en détail au chapitre 2).

Les unités motrices de type IIa développent beaucoup plus de puissance que les unités motrices de type I, mais se fatiguent davantage en raison de leur faible capacité d'endurance. Les fibres IIa sont ainsi préférentiellement utilisées lors d'épreuves comme le 1 500 m en athlétisme ou le 400 m en natation.

Le rôle des fibres IIb n'est pas parfaitement élucidé. Elles sont moins facilement excitables. Elles sont donc peu sollicitées dans les activités quotidiennes ou de faible intensité, mais sont préférentiellement recrutées lors d'exercices très explosifs, comme le 100 m plat ou le 50 m nage libre. Les caractéristiques des différents types de fibres sont résumées dans le tableau 1.2.

Il est possible actuellement de disséquer des fibres musculaires à partir d'un échantillon biopsique. On peut suspendre une fibre isolée entre deux capteurs de force et mesurer ainsi sa **force et sa vitesse de contraction (V_0)**. La figure 1.13 illustre la différence de puissance pic entre les fibres I et II, mesurée grâce à la technique de **la fibre musculaire isolée**. On remarque que les fibres isolées tendent à atteindre leur pic de puissance à seulement 20 % de leur pic de force. Toutefois, il apparaît clairement que le pic de puissance des fibres musculaires de type II est considérablement plus élevé que celui des fibres de type I.

3.4 Détermination du type de fibres

La différenciation en fibres musculaires lentes ou rapides apparaît précocement, sans doute dès les premières années de la vie. Les études chez les jumeaux monozygotes montrent que la composition en fibres musculaires est génétiquement déterminée, variant très peu de l'enfance à l'âge adulte. En effet, les jumeaux monozygotes ont pratiquement la même composition en fibres musculaires, ce qui n'est pas le cas des jumeaux dizygotes. Les gènes hérités de nos parents déterminent le type de motoneurones qui innervent nos fibres musculaires. Lorsque l'innervation est établie, nos fibres musculaires se différencient (se spécialisent) selon le type de neurone qui les stimule. Des travaux récents suggèrent cependant que l'entraînement en endurance et l'inactivité musculaire peuvent influencer sur les isoformes de myosine. Par conséquent, l'entraînement pourrait induire un changement mineur, probablement moins de 10 %, dans le pourcentage des fibres I et II. En effet, il est montré que l'entraînement en endurance s'accompagne d'une réduction du pourcentage des fibres IIb et d'une augmentation de celui des IIa.

Des études réalisées chez des hommes et des femmes âgées montrent que l'âge est un facteur susceptible d'influencer la distribution respective des fibres I et II. Avec l'avancement en âge nos muscles

Tableau 1.2

Caractéristiques structurales et fonctionnelles des différents types de fibre musculaire

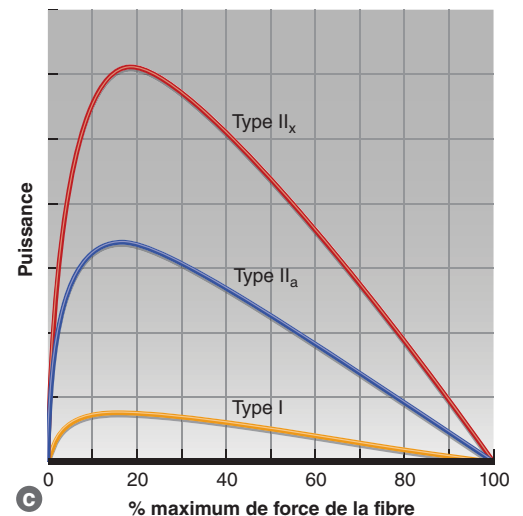
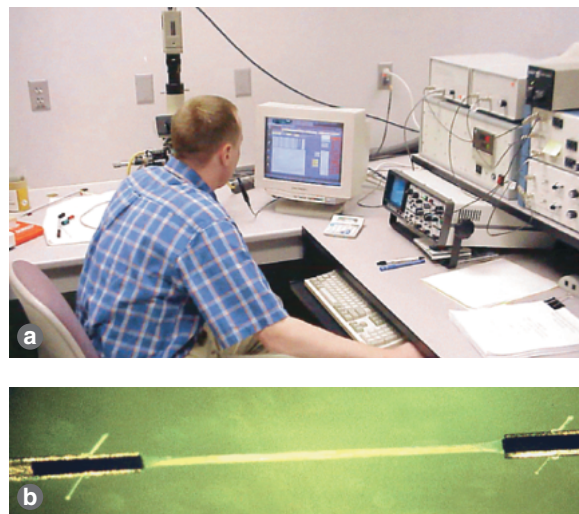
D'après Close R., 1967.

Caractéristiques	Type de fibre		
	ST	FT _s	FT _b
Nombre de fibres par motoneurone	≤ 300	≥ 300	≥ 300
Taille du motoneurone	petite	importante	importante
Vitesse de conduction nerveuse	lente	rapide	rapide
Vitesse de contraction (ms)	110	50	50
Type de myosine ATPase	lente	rapide	rapide
Dimensions du réticulum sarcoplasmique	petites	importantes	importantes

Figure 1.13

Les puissances pic générées par chaque type de fibre musculaire à différents pourcentages de la force maximale. Notez que toutes les fibres tendent à atteindre leur puissance pic alors qu'elles ne sont qu'à environ 20 % de leur pic de force. Il apparaît clairement que la puissance pic des fibres II est nettement supérieure à celle des fibres I.

Dissection (a) et fixation (b) d'une fibre musculaire isolée pour déterminer sa typologie.



tendent à perdre des fibres II ce qui augmente le pourcentage des fibres I.

Résumé

- › La plupart des muscles squelettiques contiennent à la fois des fibres I et II.
- › Selon leur type, les fibres musculaires renferment des ATPases différentes. Dans les fibres II, l'ATPase agit plus vite que dans les fibres I, ce qui permet de libérer plus rapidement l'énergie nécessaire.
- › Le réticulum sarcoplasmique des fibres II est plus développé que dans les fibres I, ce qui facilite, à leur niveau, la libération du calcium nécessaire à la contraction musculaire.
- › Les motoneurones innervant les fibres II sont plus gros et connectés à un plus grand nombre de fibres musculaires que les motoneurones de type I. Ainsi, le nombre de fibres musculaires susceptibles de se contracter, par unité motrice de type II, est supérieur ainsi que la force produite.
- › Les proportions respectives de fibres II et I chez un même individu sont pratiquement identiques au niveau des membres inférieurs et des membres supérieurs.
- › Les fibres I ont un haut niveau de capacité aérobie et sont préférentiellement recrutées dans les activités d'endurance, c'est-à-dire prolongées et d'intensité modérée.
- › Les fibres II ont plutôt des potentialités anaérobies. Les fibres II_a sont recrutées essentiellement lors d'exercices explosifs. La mise en jeu des fibres II_b n'est pas encore bien établie, mais il semble que pour les activer, la force demandée au muscle doit être très élevée.

4. Le muscle squelettique et l'exercice

Après avoir détaillé la structure du muscle et les mécanismes grâce auxquels les myofibrilles se contractent, nous pouvons étudier plus spécifiquement le fonctionnement du muscle à l'exercice. Vos capacités d'endurance et de vitesse dépendent essentiellement de l'aptitude de vos muscles à produire de l'énergie et de la force. Examinons comment les muscles y parviennent.

4.1 Recrutement des fibres musculaires

Lorsqu'un motoneurone stimule une fibre musculaire, une intensité minimale appelée seuil d'excitation, est nécessaire pour déclencher une réponse. Si l'intensité de stimulation est inférieure, il n'y a pas de contraction musculaire. Par contre, pour toute excitation dont l'intensité égale ou dépasse celle du seuil, une contraction maximale est observée au niveau de la fibre musculaire. Ceci constitue la loi du tout ou rien. Comme toutes les fibres musculaires

d'une même unité motrice reçoivent la même stimulation nerveuse, toutes ces fibres se contractent au maximum dès l'instant où le seuil est atteint. L'unité motrice obéit donc également à la loi du tout ou rien.

Une force supérieure peut cependant être produite en excitant davantage de fibres musculaires. Lorsqu'une faible force est nécessaire, seules quelques fibres sont excitées. Rappelons que les unités motrices de type II contiennent davantage de fibres musculaires que les unités motrices de type I. La contraction du muscle squelettique implique le recrutement sélectif des fibres musculaires de type I ou II, selon les exigences de l'activité à réaliser. Avec l'augmentation de l'intensité de l'exercice, le nombre de fibres musculaires recrutées augmente selon l'ordre suivant : fibre I → fibre II_a → fibre II_b.

La majorité des chercheurs s'accordent sur le fait que les unités motrices sont activées selon un ordre déterminé par celui du recrutement des fibres musculaires. Ceci représente le **principe d'ordre de recrutement** selon lequel les unités motrices apparaissent rangées au sein d'un muscle. Prenons l'exemple du biceps brachial qui se compose d'un total de 200 unités motrices rangées selon une échelle allant de 1 à 200. Pour une action musculaire extrêmement fine requérant la production d'une petite force, l'unité motrice numéro 1 est recrutée. Si la force demandée augmente, les unités motrices 2, 3, 4 et ainsi de suite sont recrutées jusqu'au maximum de l'action musculaire qui active 50 % à 70 % des unités motrices. Pour la production d'une telle force, le même nombre d'unités motrices est recruté à chaque fois.

Le mécanisme expliquant partiellement le principe d'ordre de recrutement est le **principe de taille**. Ce dernier stipule que l'ordre de recrutement des unités motrices est directement lié à la taille de leur motoneurone. Les unités motrices avec un petit motoneurone sont activées en premier. Lors d'un effort progressif (allant d'une production de force légère à maximale), les unités motrices I sont recrutées en premier, car elles disposent de motoneurones de petite taille. Si la force demandée augmente, les unités motrices II sont sollicitées. Toutefois, des questions subsistent concernant le principe de taille et son implication dans tous les mouvements sportifs.

Lors d'exercices de faible intensité comme la marche, la force musculaire est essentiellement générée par les fibres I. Lorsque la tension musculaire exigée augmente, comme lors d'un jogging, les fibres II_a s'ajoutent aux précédentes pour produire la force nécessaire. Finalement, lors d'exercices où la force maximale doit être atteinte, comme pour le sprint, les fibres II_b sont alors sollicitées.

Ceci permet d'expliquer pourquoi la fatigue est ressentie à des moments différents lors d'activités comme le marathon (42,2 km). C'est aussi pourquoi il faut un effort de volonté important pour maintenir un rythme donné, jusqu'à la fin de l'épreuve. Cet effort permet l'excitation de fibres musculaires

difficilement recrutables. Ces notions sont importantes en pratique pour mieux comprendre les exigences spécifiques de l'entraînement et de la performance.

Résumé

- Les unités motrices répondent à la loi du tout ou rien. Pour produire une force supérieure il faut augmenter le nombre d'unités motrices actives et donc le nombre de fibres musculaires.
- Dans les activités musculaires de faible intensité, la force musculaire est essentiellement produite par les fibres I. Au fur et à mesure que la force développée augmente, les fibres II_a sont recrutées. Si la force maximale est exigée, même les fibres II_b sont activées. Ce mode de recrutement progressif est retrouvé également dans les activités de longue durée.

4.2 Type de fibres et performance physique

La connaissance de la composition et de l'utilisation des fibres musculaires suggère que les athlètes possédant un fort pourcentage de fibres I sont avantagés, dans les exercices prolongés d'endurance, alors que ceux qui possèdent une prédominance de fibres II sont plus aptes aux activités brèves et explosives. La composition en fibres musculaires d'un athlète peut-elle alors conditionner la réussite sportive ?

Les caractéristiques musculaires d'athlètes de haut niveau dans des disciplines sportives différentes figurent dans le tableau 1.3. Comparons ces coureurs. Comme nous venons de le dire, les muscles des

membres inférieurs des coureurs de longues distances ont une prédominance de fibres I³. Les études réalisées chez les coureurs hommes et femmes du plus haut niveau révèlent que, pour la plupart, les muscles jumeaux (muscles du mollet) contiennent plus de 90 % de fibres I. Chez les champions du monde de marathon, les muscles jumeaux renferment 93 % à 99 % de fibres I. Les sprinters de niveau mondial n'en possèdent que 25 %. De même, bien que la surface de section des fibres musculaires varie considérablement chez des coureurs de longue distance et de haut niveau, la surface moyenne de section des fibres I dans les muscles des membres inférieurs dépasse d'environ 22 % celle des fibres II^{4,5}.

Chez les sprinters dont l'activité exige vitesse et force, les muscles jumeaux sont, à l'inverse, essentiellement composés de fibres II. Les nageurs de très bon niveau possèdent des pourcentages plus élevés en fibres I au niveau des muscles des bras (60 % à 65 %), que les sujets non entraînés (45 % à 55 %).

La typologie musculaire des coureurs de longue distance et des sprinters est manifestement différente. Il serait pourtant dangereux de penser que l'on puisse sélectionner les champions dans ces disciplines seulement sur la composition en fibres musculaires. D'autres facteurs, comme la fonction cardiovasculaire, la motivation, l'entraînement et les dimensions des muscles contribuent aussi à la réussite dans les activités d'endurance, de vitesse et de force. La composition en fibres musculaires ne constitue donc pas un critère suffisant de prédiction de la réussite sportive.

PERSPECTIVES DE RECHERCHE 1.3

Adaptations physiologiques à l'exercice d'endurance tout le long de la vie

La prévalence des femmes qui ont adopté l'exercice physique comme habitude a augmenté rapidement, en partie grâce à un changement culturel et politique survenu au cours des 50 dernières années. Cependant, très peu de recherches ont essayé de comprendre les adaptations physiologiques chez ces femmes, notamment au niveau de la cellule musculaire. Ainsi, un groupe de chercheurs a exploré la taille des fibres musculaires et la fonction contractile chez des femmes qui ont pratiqué un exercice physique tout au long de leur vie. L'hypothèse avancée est que l'exercice aérobie tout au long de la vie maintiendrait les propriétés des fibres à contraction rapide et améliorerait celles des fibres à contraction lente (Gries *et al.*, 2019).

Trois groupes de femmes ont été testés : des pratiquantes d'exercices tout le long de la vie (LLV ; 72 ans ; ~ 5 jours/semaine pendant ~ 50 ans) ; les non-athlètes plus âgées et en bonne santé (NAA ; 75 ans) ; et les jeunes sportives (JS ; 25 ans). Des échantillons de biopsie musculaire ont été obtenus à partir du vaste latéral pour examiner la taille et la fonction des fibres musculaires uniques des chaînes lourdes de myosine (CLM) I et IIa (force, vitesse, puissance). Des images IRM ont été obtenues pour estimer la surface transversale du quadriceps. La distribution des fibres CLM I et IIa était plus grande dans les LLV et NAA que dans JS. La taille des fibres du CLM I n'était pas différente entre les trois groupes. Cependant, la taille des fibres du CLM IIa a été réduite d'environ 35 % dans NAA et d'environ 31 % dans LLV. La puissance maximale de la fibre CLM I dans NAA n'était pas différente de celle de JS, mais était significativement augmentée chez LLV. Cependant, la puissance maximale des fibres CLM IIa n'était réduite que chez les femmes âgées en bonne santé, mais pas dans les LLV, par rapport aux JS. Ces adaptations de puissance des cellules musculaires dans le LLV semblent s'expliquer par la résistance des fibres dans les fibres MHC I et par la vitesse dans les fibres CLM IIa. Prises ensemble, ces données soutiennent de manière convaincante le concept selon lequel l'exercice aérobie tout au long de la vie préserve la puissance des fibres CLM IIa, contribuant ainsi à maintenir l'ensemble de la fonction musculaire avec l'avance en âge et confirmant l'avantage de l'exercice tout le long de la vie.

Gries, K.J., Minchev, K., Raue, U., Grosicki, G.J., Begue, G., Finch, W.H., Graham, B., Trappe, T.A., & Trappe, S. (2019). Single-muscle fiber contractile properties in lifelong aerobic exercising women. *Journal of Applied Physiology*, **127**(6), 1710-1719.

Tableau 1.3 Pourcentages et surface de section des fibres lentes (I) et rapides (II)

Surface de section (µm²)						
Athlète	Sexe	Muscles	% ST	% FT	ST	FT
Sprinters	M	Jumeaux	24	76	5 878	6 034
	F	Jumeaux	27	73	3 752	3 930
Coureurs de fond	M	Jumeaux	79	21	8 342	6 485
	F	Jumeaux	69	31	4 441	4 128
Cyclistes	M	Vaste externe	57	43	6 333	6 116
	F	Vaste externe	51	49	5 487	5 216
Nageurs	M	Deltoïde postérieur	67	33		
Haltérophiles	M	Jumeaux	44	56	5 060	8 910
	M	Deltoïde	53	47	5 010	8 450
Triathlètes	M	Deltoïde postérieur	60	40	—	—
	M	Vaste externe	63	37	—	—
	M	Jumeaux	59	41	—	—
Canoéistes	M	Deltoïde postérieur	71	29	4 920	7 040
Lanceur de poids	M	Jumeaux	38	62	6 367	6 441
Non entraînés	M	Vaste externe	47	53	4 722	4 709
	F	Jumeaux	52	48	3 501	3 141

4.3 Modalités de la contraction musculaire

Nous venons d'examiner les différents types de contraction musculaire. Nous avons vu que toutes les fibres d'une même unité motrice se contractent au même moment et que le recrutement des différents types de fibres varie suivant la nature de l'activité. Portons maintenant notre attention sur les modalités qui permettent aux muscles de travailler et de produire le mouvement.

4.3.1 Type de contraction musculaire

On distingue trois types de contraction musculaire :

- concentrique;
- statique (isométrique);
- excentrique.

Dans de nombreuses activités comme la course et le saut, ces trois types de contraction interviennent pour assurer un mouvement harmonieux et coordonné. Cependant, pour plus de clarté nous examinerons chaque forme séparément.

L'action principale du muscle est, en général, un raccourcissement. La contraction est dite alors **concentrique**. Ce type de contraction nous est très familier. Pour comprendre le raccourcissement du muscle rappelons la théorie précédente qui explique le glissement des filaments d'actine et de myosine les uns par rapport aux autres. La contraction concentrique s'accompagnant d'un mouvement de l'articulation, est considérée comme une **contraction dynamique**.

Les muscles peuvent également se contracter sans générer de mouvement. Le muscle produit alors une force, mais sa longueur reste la même. C'est ce

qu'on appelle une **contraction statique** ou contraction isométrique, car l'angulation articulaire ne varie pas. Ceci est observé lorsque, par exemple, vous essayez de soulever un objet trop lourd ou lorsque vous essayez de porter un objet lourd, coude fléchi. Dans les deux cas, vous sentez vos muscles se contracter mais ils ne peuvent déplacer la charge et donc ne peuvent se raccourcir. Dans ce type de contraction, les ponts de myosine se forment, se reconstituent, produisant de la force. Mais la force externe opposée est trop importante pour permettre le déplacement des filaments d'actine. Ceux-ci restent dans leur position normale et aucun raccourcissement ne se produit. Si un nombre suffisant d'unités motrices peut être recruté pour produire une force supérieure à la résistance, la contraction statique se transforme en contraction dynamique.

Les muscles peuvent encore exercer de la force lors d'une contraction avec allongement du muscle. Ce mouvement est appelé **contraction excentrique**. Puisqu'il y a mouvement de l'articulation, c'est aussi une contraction dynamique. Pour l'illustrer, citons l'action du muscle biceps brachial, lorsque le coude s'étend pour poser un poids très lourd. Dans ce cas, les filaments d'actine s'éloignent du centre du sarcomère en l'étirant.

4.3.2 La production de force

Tout mouvement, qu'il soit contre une résistance ou un simple déplacement des segments, nécessite la génération de force par le muscle. Que la contraction soit concentrique, isométrique ou excentrique, la force développée doit correspondre aux besoins de l'activité. Par exemple, la force nécessaire pour déplacer une balle de golf de 1 m est largement plus faible que celle nécessaire pour qu'elle parcoure 250 m, distance entre le tee et le

milieu du fairway. La production de force par le muscle dépend des facteurs suivants :

- le nombre d'unités motrices actives;
- leur type;
- leur fréquence de stimulation;
- la taille du muscle;
- la longueur initiale de celui-ci, au moment de sa stimulation;
- l'angle de l'articulation;
- la vitesse de contraction du muscle.

Examinons ces différents points.

4.3.2.1 Les unités motrices et la taille du muscle

La force développée est d'autant plus importante qu'il y a d'unités motrices actives. Les unités motrices II produisent plus de force que les unités motrices I, parce que chaque unité motrice II contient plus de fibres musculaires qu'une unité motrice I.

C'est pour cette même raison que les muscles les plus volumineux produisent plus de force que les muscles plus petits.

4.3.2.2 Fréquence de stimulation des unités motrices : sommation temporelle

La fréquence de stimulation détermine le niveau de force produit par le muscle. Ceci est illustré par la figure 1.14¹. La plus petite réponse contractile du muscle est appelée **secousse**. Des séries de trois stimulations successives et rapides, réalisées avant le relâchement complet du muscle, induisent une augmentation de la force ou de la tension. Ce phénomène est appelé **sommation**. Une stimulation continue à très haute fréquence peut amener au tétanos dont le résultat est l'atteinte du pic de force du muscle. La **sommation temporelle** est le terme utilisé pour décrire le processus par lequel la tension du muscle varie entre la secousse et le tétanos par augmentation de la fréquence de stimulation.

4.3.2.3 Relation Tension-Longueur

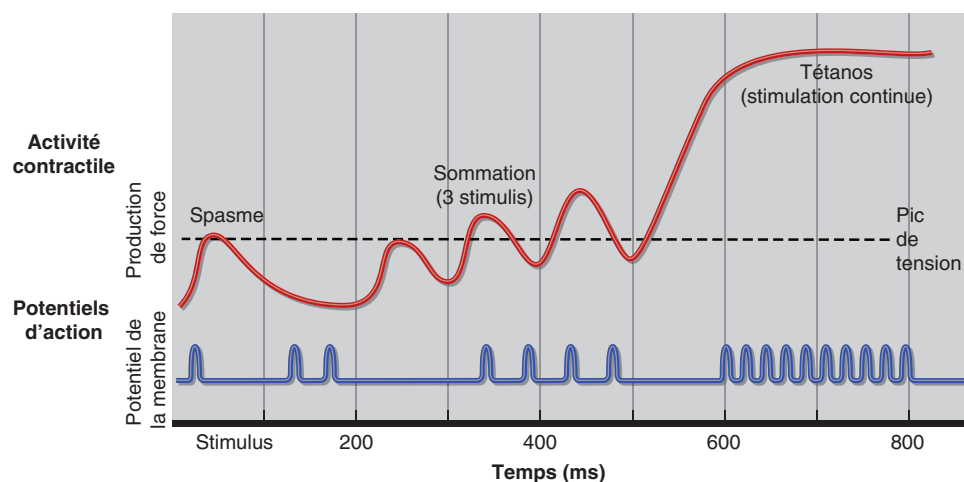
Chaque fibre musculaire possède une longueur optimale pour laquelle elle développe une tension maximale. Rappelez-vous que dans les fibres musculaires, les sarcomères des myofibrilles sont connectés bout à bout et sont composés de filaments fins et épais. Lors de la contraction musculaire, la force développée par les fibres dépend à chaque instant du nombre de ponts établis avec les filaments d'actine. Plus il y a de ponts établis, plus la force développée est importante. Lorsque les fibres musculaires sont étirées, les filaments d'actine et de myosine s'éloignent l'un de l'autre. Ce moindre chevauchement entraîne une diminution du nombre de ponts susceptibles de générer la force. La figure 1.15⁹ illustre ce processus. Lorsque le sarcomère est entièrement étiré (1) ou raccourci (5), une force très faible, voire nulle, est développée, puisque peu de ponts acto-myosine sont en interaction. La longueur au repos du muscle est déterminée par les tendons qui attachent les muscles aux os à chaque extrémité. Il s'avère que cette longueur naturelle au repos maximise la capacité du muscle à générer de la force, appelée **relation longueur-tension**. L'implication de cette relation est que la longueur du muscle, et donc l'angle de l'articulation, fournira un avantage mécanique pour la génération de force d'un muscle ou d'un groupe musculaire particulier. La courbe longueur-tension présentée dans la figure 1.15 illustre ce phénomène. La tension maximale peut être obtenue à des longueurs de sarcomères comprises entre 2,0 et 2,25 μm , où le chevauchement entre la myosine et l'actine est optimal (c'est-à-dire que le plus grand nombre de ponts acto-myosine peut être formé). À mesure que le sarcomère s'allonge ($> 2,25 \mu\text{m}$), le nombre de ponts possibles diminue, et donc le développement de la tension (la partie descendante de la courbe) diminue en conséquence. Lorsque les sarcomères sont raccourcis à des longueurs $< 2,0 \mu\text{m}$, la capacité de la myosine à interagir avec l'actine diminue car il y a moins de têtes de myosine disponibles

Figure 1.14 Variations de force ou de tension

Variations en fonction de la fréquence de stimulation : spasme, sommation temporelle, tétanos complet.



www.lienmini.fr/8102aud1-14



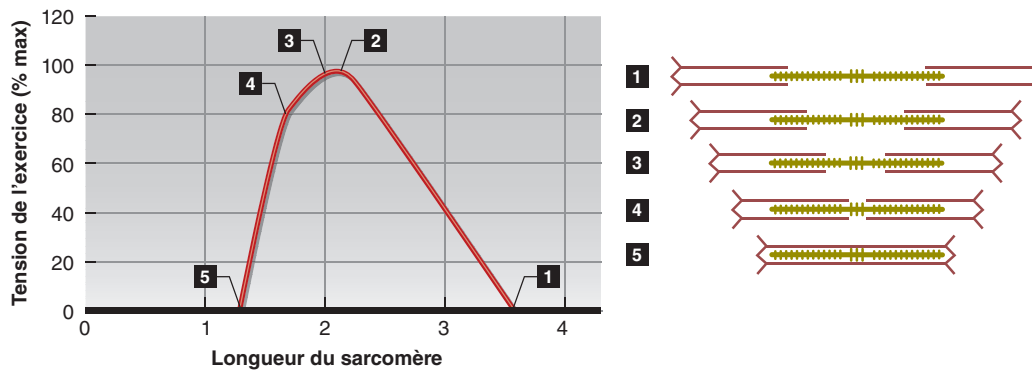


Figure 1.15 Variations de force ou de tension produite (% du maximum)

Variations en fonction de la longueur du sarcomère. Il existe une longueur optimale pour le développement d'une force maximale.

Adapté avec la permission de B.R. MacIntosh, P.F. Gardiner et A.J. McComas, *Skeletal Muscle: Form and Function*, 2nd ed. (Champaign, IL: Human Kinetics, 2006), 156.



www.lienmini.fr/8102aud1-15

Figure 1.16 Relation entre la longueur du muscle et la force produite

Remarquez que la force développée par le muscle est plus importante en conditions excentriques (en allongement) qu'en conditions concentriques (en raccourcissement).



www.lienmini.fr/8102aud1-16

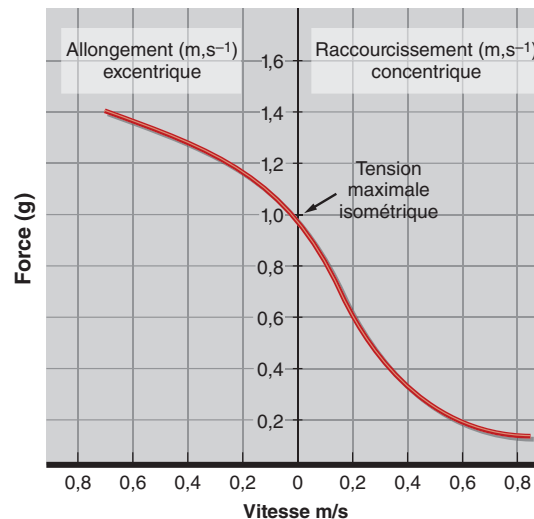
pour interagir avec l'actine (l'actine se rapproche de la ligne M, où il y a peu de têtes de myosine; voir figure 1.5). Une autre explication possible de la capacité réduite à produire une force à des longueurs $< 2,0 \mu\text{m}$ est la contrainte physique imposée par la myosine atteignant la ligne Z du sarcomère.

4.3.2.4 Relation Force-Vitesse

La capacité du muscle à développer une force dépend également de la vitesse de contraction. Lorsqu'on tente de soulever un objet très lourd, nous avons tendance à le faire lentement, maximisant ainsi la force qu'on peut lui appliquer. Si on tente de le soulever rapidement, l'échec est fort probable avec un risque de se blesser. La **relation force-vitesse** d'un muscle illustre la force musculaire en fonction de la vitesse de contraction. Lors de contractions concentriques (raccourcissement musculaire), le développement de la force maximale diminue progressivement à mesure que la vitesse de contraction augmente. Cependant, avec des contractions excentriques (allongement des muscles), c'est le contraire qui se produit.

Cette relation entre le développement de la force et la vitesse de contraction peut s'expliquer par le nombre total de ponts acto-myosine attachés à différentes vitesses de contraction. Lorsqu'un muscle se contracte lentement, la formation de ponts prend plus de temps que lorsque les contractions se produisent à des vitesses plus élevées. En d'autres termes, lorsque des ponts acto-myosine se forment à des vitesses plus élevées, la capacité du muscle à produire de la force est réduite.

La relation force-vitesse s'applique aussi bien aux contractions qui se raccourcissent qu'à celles qui s'allongent. Comme le montre la figure 1.16, augmenter la vitesse de contraction tout en raccourcissant (en se déplaçant vers la droite le long de l'axe des x) réduit la force. Une autre façon de concevoir la relation force-vitesse consiste à appliquer une force externe au muscle, par exemple en effectuant une flexion du biceps. Plus la charge devient lourde, plus la vitesse de contraction diminue. Lorsque la charge appliquée est égale à la force isométrique maximale du muscle, la vitesse de contraction est égale à zéro (par définition, une contraction isométrique n'im-



plique aucun mouvement). Voyons maintenant ce qui se passera lorsque la charge appliquée au muscle est supérieure à la force isométrique maximale et que le muscle s'allonge. Dans ce cas, la capacité du muscle à produire de la force augmentera en fonction de la vitesse (en se déplaçant vers la gauche le long de l'axe des x sur la figure 1.16) car à mesure que la charge augmente au-delà de la force isométrique maximale, la vitesse de contraction augmentera également.

4.3.3 La mémoire musculaire

Les cellules musculaires sont les plus longues de l'organisme pour une bonne raison : le développement de la force dépend de la masse musculaire. Parce que les fibres musculaires sont volumineuses, elles nécessitent une distribution uniforme des noyaux sur toute leur longueur pour répondre à leurs différents besoins dont la synthèse protéique. En effet, les fibres musculaires changent constamment de taille selon les sollicitations du muscle : leur diamètre diminue (atrophie) lors d'une immobilisation prolongée (*disuse* en anglais) et augmente (hypertrophie) avec l'entraînement. Lors de l'hypertrophie, on observe une augmentation du nombre de noyaux grâce à la fusion des myocytes avec les fibres préexistantes. Ces

PHYSIOLOGIE DU SPORT ET DE L'EXERCICE

La référence incontournable en matière de physiologie du sport.

Cet ouvrage de référence, rédigé par trois auteurs renommés, présente les bases de la physiologie de l'exercice.

Comment le corps parvient-il à répondre à la sollicitation physiologique intense qu'exige l'activité physique ? C'est la question fondamentale à laquelle ce livre répond. En s'appuyant sur l'anatomie et la physiologie, il explique les mécanismes grâce auxquels le corps réalise un exercice et s'adapte à l'activité physique. Cette 8^e édition a été largement mise à jour et tient compte de toutes les données les plus récentes sur le sujet.

De nombreux sujets ont été approfondis :

- l'obésité et le diabète de type 2,
- la bio-informatique et le big data,
- les mécanismes moléculaires de l'augmentation de la synthèse protéique,
- les crampes musculaires et l'hypothèse d'origine périphérique.

Enfin, les encadrés sur les perspectives de recherche mettant l'accent sur les découvertes émergentes ont été mis à jour.

Des **compléments numériques**, en anglais, illustrent le livre, **accessibles par un QR code** :

 **26 animations** offrent une vision dynamique de la matière

 **66 séquences audios** expliquent les processus physiologiques

 **27 clips vidéos** développent les recherches les plus récentes

- > **Animations et clips vidéos**
- > **Nombreux schémas et photos en couleurs**
- > **Résumés de chapitre, mots-clés, rappels des notions importantes**
- > **Contrôle des connaissances**
- > **Glossaire et références bibliographiques en fin d'ouvrage**

PUBLIC

Étudiants et enseignants en éducation physique et sportive (STAPS)

Étudiants en écoles de kinésithérapie et en médecine du sport

Médecins du sport

Kinésithérapeutes

Entraîneurs

LES TRADUCTEURS

Paul Delamarche est professeur des Universités, spécialité physiologie de l'exercice.

Arlette Delamarche est professeur des Universités, spécialités physiologie de l'exercice et médecin du sport.

Carole Groussard est Maître de conférences, spécialité physiologie de l'exercice.

Hassane Zouhal est professeur des Universités, spécialité physiologie de l'exercice.

Prix : 59 €

ISBN : 978-2-8073-5810-2



9 782807 358102

www.deboecksuperieur.com