

CYTOSQUELETTE ET CONTRACTION MUSCULAIRE

Généralités

C'est un ensemble de structures filamenteuses présentes dans le cytoplasme, il va avoir des rôles important dans la physiologie cellulaire. Le cytosquelette intervient dans le maintien de la forme de la cellule mais aussi dans les déplacements cellulaires, dans la signalisation, dans le transport de certaines molécules, dans le transport des vésicules et de certains organites.

- Il en existe trois sortes :
 - les microfilaments d'actine de 6 à 7 nm de diamètre
 - les microtubules de 25 nm de diamètre
 - les filaments intermédiaires du 8 à 10nm de diamètre.

1. Les microtubules

C'est une structure tubulaire de 24 à 25 nm de diamètre, constituée de tubulines sous deux formes, α et β . Ces deux sous unités s'assemblent pour former un hétérodimère de tubuline de 8 nm, capable de lier le GTP. Seule la sous unité β est capable d'hydrolyser le GTP en GDP. Les hétérodimères s'associent à leur tour pour former des protofilaments. Enfin, 13 protofilaments s'associent entre eux pour former le microtubule.

La structure en tube creux est bien visible sur une coupe transversale. Le microtubule est dynamique : son instabilité varie en fonction de l'état physiologique de la cellule.

1.1. Molécules interférant avec les microtubules

1.1.1. Protéines stabilisant les microtubules

Les microtubules s'associent avec des protéines de stabilisation, les MAPs (Microtubule Associated Proteins). Les MAPs ont donc un rôle dynamique où elles permettent la constitution de faisceaux plus ou moins serrés de microtubules dans les cellules. Elles existent dans toutes les cellules, mais les mieux étudiées sont celles rencontrées dans le neurone, on peut citer ici :

- la MAP₂ qui joue un rôle structural et elle est responsable de la construction de faisceaux lâches et la protéine Tau qui permet de la formation de faisceaux denses.

1.1.2. Protéines déstabilisant les microtubules

1.1.3. Moteurs moléculaires qui servent de rails pour le déplacement des éléments à l'intérieur de la cellule qui sont les kinésines et les dynéines ATPasiques

- a) Les kinésines classiques

Les kinésines sont présentes dans tous types cellulaires, à tous stades de développement et dans tous les organismes cellulaires testés. La kinésine est un dimère qui renferme deux têtes, contenant chacune un domaine d'hydrolyse de l'ATP (à activité ATPase), constitue le lien entre le complexe

3^{ème} année Biochimie appliquée
Biochimie cellulaire et fonctionnelle
Chargé du module : Mme. SAIDI A.

(protéine motrice-charge) et le microtubule. La queue de cette protéine sert d'un domaine de liaison de l'élément à transporter.

- Elles déplacent les éléments le long du tubule de l'extrémité – vers l'extrémité +, en effectuant un « pas » de 8 nanomètres au cours d'un intervalle du temps de l'ordre de la microseconde. L'interaction avec l'élément à transporter – une vésicule, par exemple – n'est pas directe mais nécessite la présence d'un complexe protéique adaptateur et d'un récepteur à ce complexe sur l'élément lui-même.

b) Les dynéines

Le mécanisme d'action des dynéines est le même que celui des kinésines classique mais la dynéine déplace de l'extrémité + vers l'extrémité -.

Les déplacements les plus longs comme les déplacements des vésicules sécrétoires vers la périphérie utilisent les microtubules comme des rails, alors que les déplacements courts, proches de la membrane cytoplasmique, se font par l'action des microfilaments d'actine.

2. Les filaments intermédiaires

Ce sont des filaments protéiques, de forte résistance mécanique, ayant un diamètre intermédiaire entre les microfilaments d'actine et les microtubules (8 à 10 nm). On les trouve dans le cytoplasme des cellules, au niveau des noyaux. Par marquage, ces structures sont visibles sous forme de filaments reliant la membrane nucléaire à la membrane cytoplasmique. Ils ont un rôle de soutien, de résistance mécanique à l'intérieur de la cellule comme ils peuvent s'associer à des jonctions cellule-MEC dans ce que on appelle les hémidésmosomes et celle Cellule-cellule ou les désmosomes, en présence des plaques protéiques intermédiaires.

2.1. Molécules constituant les filaments intermédiaires

a) Les cytokératines

- Il s'agit 21 espèces qui constituent les filaments intermédiaires cytoplasmiques sous forme des homodimères. Elles sont très abondantes dans les cellules épithéliales.

b) Classe de la vimentine

- On la trouve dans les cellules d'origine endodermique, comme les fibroblastes. Ces molécules vont former des filaments d'homopolymères ou d'hétéropolymères. Ces filaments intermédiaires ne s'associent jamais avec les filaments de cytokératine.

c) Les neurofilaments

-Ce sont les filaments intermédiaires que l'on trouve dans les neurones ; ils sont constitués de trois molécules de faible, moyen et haut poids moléculaire.

d) Les lamines

3^{ème} année Biochimie appliquée
Biochimie cellulaire et fonctionnelle
Chargé du module : Mme. SAIDI A.

Elles se trouvent exclusivement au niveau nucléaire près de l'enveloppe nucléaire afin de maintenir fortement la bonne structuration de cette enveloppe.

2.2. Structure

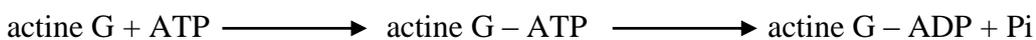
Les filaments intermédiaires se forment des protéines fibreuses possédant des extrémités C et N ter différentes. La partie centrale est formée d'une séquence répétitive de 7 aa. Chaque molécule s'associe avec une autre de même type pour former un dimère. Puis, les dimères s'associent de façon antiparallèle et avec un décalage pour former un tétramère. L'assemblage des tétramères constitue le protofilament, non polarisé. Enfin, 8 protofilaments s'associent pour constituer le filament intermédiaire.

3. Les microfilaments ou filaments d'actine

3.1. Polymérisation / dépolymérisation d'actine

Les microfilaments ont un diamètre de 6 à 7 nm. Il existe trois formes d'actine : l'actine α dans les cellules musculaires mais il existe aussi d'autres isoformes qui sont les actines β et γ dans les autres cellules. L'actine se présente sous forme d'une protéine globulaire inactive, l'actine G se polarise en actine filamenteuse avec un site de fixation de l'ATP. L'ATP se fixe à l'actine G et permet sa polymérisation au filament d'actine F en présence du Mg^{+2} . Les molécules d'actine G s'associent pour former deux brins qui s'enroulent l'un autour de l'autre, constituant l'actine F, l'actine G étant polarisée. Dans la cellule, l'actine est associée aux nombreuses protéines, cette association régule la alors la quantité intracellulaire du filament.

La molécule d'actine F présente une extrémité +, où la polymérisation est rapide et une extrémité - où la polymérisation est 5 à 10 fois plus lente. Progressivement l'ATP va être hydrolysée en ADP et l'actine va se dissocier du filament.



-L'homéostasie des MF

L'homéostasie des microfilament d'actine est assurée par Profiline et Thymosine qui sont des facteurs responsables de la régulation de la quantité d'actine F dans certaines régions données du cytoplasme. La Profiline permet la mobilisation rapide de l'actine pour l'élongation. Par contre, l'association de deuxième protéines avec le microfilament empêche la polymérisation et permet de conserver une réserve d'actine G disponible dans le cytoplasme.

Les microfilaments sont stabilisés par leurs extrémités, ce qui permet un contrôle de la longueur des molécules d'actine F par l'association avec les protéines de coiffe. Selon le type cellulaire, ces protéines peuvent s'associer à l'extrémité + du microfilament et stabiliser le filament (Cap Z) ou l'extrémité - (la tropomoduline).

3^{ème} année Biochimie appliquée
Biochimie cellulaire et fonctionnelle
Chargé du module : Mme. SAIDI A.

Par ailleurs, des protéines de coupure clivent les microfilaments en petits fragments ce qui transforme la structure de gel en structure de solution semi-liquide (transition gel-sol). Elles sont les gelsoline, séverine, fragemine.

-Protéines d'association : faisceaux et réseaux (assemblage de microfilaments)

Elles constituent des ponts entre les microfilaments par l'intermédiaire de deux zones d'ancrage. Ces protéines permettent la constitution de différents types de faisceaux et l'espaces entre les microfilaments sont plus ou moins importants en fonction de la longueur de la protéine : la villine et la fimbrine sont des protéines de pontages courtes, l' α - actinine est longue. La formation de faisceaux est due à la filamine, qui crée un réseau tridimensionnel dans le cytoplasme et donne un aspect de gel. D'autres permettent l'ancrage de l'actine au niveau du cortex cellulaire comme la spectrine.

Il s'agit des déformations de la cellule ou de ses déplacements grâce le glissement d'actine polymérisé sur ces protéines motrices qui constituent des **moteurs moléculaires** assurant la contraction et les mouvements de microfilaments. Ces protéines sont tropomyosine, myosine II et myosine I, V.

3.2. Rôle du filament d'actine

- la formation des jonctions stables où les microfilaments participent à la formation des jonctions stables de type *zonula adhérens*.

-Les microvillosités au pôle apical sont des expansions de la membrane contenant 20 à 30 filaments d'actine associés en faisceaux. Ces filaments sont reliés entre eux par la villine et la fimbrine. Le rôle de ces microvillosités est d'augmenter la surface d'échange avec le milieu extracellulaire.

-Mouvements au cours de l'endocytose, au moment de l'endocytose, dans la zone corticale, la polyactine présente ses extrémités + vers la vésicule. La polymérisation de l'extrémité + du microfilament pousse la vésicule sur une courte distance ; le relais est ensuite pris par les microtubules. Elle intervient également dans la translocation et le déplacement des organites intracellulaires.

- les cellules mobiles utilisent la polymérisation de l'actine pour se mobiliser et migrer dans le liquide interstitiel vers les tissus cible.

- La polymérisation d'actine est le facteur principal lors de la contraction musculaire, le battement cardiaque et les mouvements des viscères (contraction gastrique, intestinale et la crise bronchique ...etc.).

-Cytocinèse : à la fin de la mitose, un anneau de filaments d'actine se constitue permettant de séparer les deux cellules filles. D'autres filaments d'actine facilitent la répartition des constituants cytoplasmiques entre ces cellules filles à produire.

3.3. Les myosines

- Elles ont la propriété d'hydrolyser l'ATP après activation.

1) Les myosines conventionnelles

- La myosine de classe II, de taille de 150 nm de la cellule musculaire intervient dans les phénomènes de contraction. Elle est une grande protéine filamenteuse formée de deux sous unités : deux chaînes de méromyosine, dite lourde (environ 200 kDa chacune), et de quatre chaînes légères (environ 20 kDa chacune). Chaque chaîne lourde présente une structure tertiaire plutôt globulaire ayant une activité ATPasique à l'extrémité N-ter, tandis que les deux chaînes lourdes enroulées en formant une queue allongée de 130 nm dans l'extrémité C-ter. Elle est faite de portant chacune une tête globulaire. Ces molécules s'associent entre elles et constituent des filaments ; l'association est bipolaire. Plusieurs centaines de molécules de myosines II s'assemblent pour former un filament épais. Les parties caudales de ces molécules sont rassemblées parallèlement. Les têtes globulaires dépassent en périphérie de ce filament et sont donc disponibles pour pouvoir se fixer aux filaments d'actine. Ces filaments interagissent avec l'actine et le déplacement des têtes de myosine génère la contraction musculaire.

2) Les myosines non conventionnelles

- La myosine de classe I est constituée d'une seule tête à activité ATPasique et d'une queue relativement courte. Ces myosines ne produisent pas de filaments et n'interviennent pas dans la contraction cellulaire, mais dans des phénomènes de contraction intracellulaire.

3) Exemples d'interaction myosine – actine

3.1) Phénomènes liés aux myosines non conventionnelles

- Les myosines non conventionnelles (myosine de type I) interviennent dans les déplacements intracellulaires. Ce type myosines fixe une structure membranaire de type vésicule et interagit avec le filament d'actine par sa tête globulaire, permettant son déplacement vers l'extrémité + du microfilament. C'est le moyen de transporter des vésicules sur de courtes distances et proches de la membrane.

3.2) Phénomènes de contraction liés aux myosines conventionnelles

- Dans la contraction de la cellule musculaire striée squelettique, actine et myosine sont arrangées en sarcomères. Lors de la contraction les filaments d'actine et de myosine glissent les uns sur les autres, entraînant le raccourcissement du sarcomère et la contraction de l'ensemble de la cellule.

- Mécanisme de réparation tissulaire : le déplacement des fibroblastes utilise les microfilaments organisés sous forme de fibres de stress aboutissant à leur extrémité, à des structures d'attache au support ou points de contact focaux. La fixation se fait par l'intermédiaire d'intégrines, comme le

3^{ème} année Biochimie appliquée
Biochimie cellulaire et fonctionnelle
Chargé du module : Mme. SAIDI A.

récepteur de la fibronectine dans les fibroblastes. Les microfilaments sont reliés aux intégrines par des complexes protéiques.

4. Contraction musculaire

Myocyte ou fibre musculaire est une cellule musculaire de forme très allongée dont les extrémités sont constituées de filaments de collagène. Chaque fibre musculaire est en contact avec une fibre nerveuse qui commande son activité. La fibre musculaire a des propriétés fondamentales ;

-l'excitabilité sous l'action stimulatrice de la fibre nerveuse.

-la contractilité et, résultat ultime de la stimulation. Lorsqu'une fibre musculaire se contracte, sa longueur diminue, ce qui génère un mouvement de rapprochement de ses extrémités.

- Extensibilité: faculté d'étirement. Lorsqu'elles se contractent, les fibres musculaires raccourcissent, mais lorsqu'elles sont détendues, on peut les étirer au-delà de leur longueur de repos

-Elasticité : possibilité pour les FM de se raccourcir et de reprendre leur longueur de repos lorsqu'on les relâche.

4.1. Les myofibrilles sont les fibres contractiles, actine et myosine, localisées à l'intérieur de la cellule musculaire. Une myofibrille est composée de zones plus sombres et de zones plus claires. Les zones plus sombres sont en fait des filaments de protéines appelé myosine et les zones plus claires sont des filaments de protéines appelé actine associés à de la tropomyosine et de la troponine. En coupant la myofibrille entre deux zones claires, on obtient une unité contractile, le sarcomère. Vus en coupe longitudinale des filaments fins sont attachés de part et d'autre d'un matériel protéique (le disque Z) comprenant en particulier de l' α -actinine, probable protéine d'ancrage des filaments d'actine. L'organisation se révèle extrêmement régulière où de nombreux sarcomères sont alignés les uns à la suite des autres pour former une myofibrille. De façon remarquable, les sarcomères des différentes myofibrilles sont situés au même niveau selon l'axe longitudinal. La contraction musculaire est alors assurée par l'interaction des filaments minces d'actine avec les filaments épais de myosine.

Chaque myofibrille est entourée par du reticulum sarcoplasmique (reticulum endoplasmique musculaire) selon une organisation rigoureuse. A intervalles plus ou moins réguliers, le réticulum sarcoplasmique émet des protubérances appelées citernes terminales. A ces niveaux se trouvent également des invaginations transverses de la membrane cytoplasmique appelées tubules T. On trouve donc un tubule transverse en étroite association avec deux citernes terminales, formant ce que l'on appelle une triade. Cette organisation joue un rôle important dans le couplage excitation-contraction.

4.2. L'actine musculaire

L'actine monomérique (ou actine G pour Globulaire) est une molécule globulaire de 42 kDa pouvant polymériser pour former des filaments (actine F pour Filamenteuse). Les filaments d'actine sont composés de deux chaînes linéaires qui s'enroulent l'une autour de l'autre pour former une double hélice.

La tropomyosine est une protéine allongée homodimérique ou hétérodimérique, Chaque monomère étant constitué de 284 acides aminés adoptant une structure en hélice alpha s'enroulant l'une autour de l'autre pour former une superhélice. Elle va se lier à l'actine en se logant au creux des sillons de la double hélice formée par l'actine. A l'état de repos, les molécules de myosine (voir les filaments épais ci-dessous) sont également en contact avec la tropomyosine.

A chaque extrémité d'une molécule de tropomyosine, soit un interval correspondant à 7 molécules d'actine, une molécule de troponine vient se lier avec la tropomyosine. La troponine est une molécule composée de 3 chaînes respectivement dénommées troponine-T, troponine-I et troponine-C. Chaque chaîne possède une fonction différente :

- la troponine-T est responsable de la liaison troponine-tropomyosine ;
- la troponine-I possède une activité inhibitrice de l'activité ATPasique de la myosine en absence du Ca^{+2} ;
- la troponine-C possède 4 sites de fixation pour le Ca^{+2} qui, lorsqu'ils sont occupés, lèvent l'action de la troponine I.

4.3. Le couplage excitation - contraction

L'évènement déclenchant de la contraction musculaire est une augmentation de la concentration intracellulaire en calcium. Au repos, cette concentration est d'environ $0,1 \mu\text{mol.L}^{-1}$. Lors d'une stimulation, cette concentration peut augmenter jusqu'à $0,1 \text{mmol.L}^{-1}$; soit une augmentation d'un facteur 1000. Le couplage excitation - contraction correspond aux mécanismes permettant cette forte augmentation. Dans les muscles squelettiques, cette augmentation est majoritairement due à la libération massive d'ions calcium stockés dans le reticulum sarcoplasmique.

L'arrivée d'un potentiel d'action dans la terminaison nerveuse d'un neurone moteur déclenche la libération du neuromédiateur (de l'acétylcholine) dans la fente synaptique. Après diffusion dans l'espace intersynaptique, l'acétylcholine va se lier à son récepteur spécifique, le récepteur nicotinique de l'acétylcholine AcRc. Celui-ci est un récepteur canal cationique ouvert par la présence de son ligand. Son ouverture entraîne la dépolarisation locale de la membrane post-synaptique musculaire. Une vague de dépolarisation propagée sur tout le sarcolème (membrane plasmique musculaire) correspondant à un potentiel d'action musculaire. Cette propagation est due à l'ouverture de canaux sodiques et calciques voltages dépendants.

3^{ème} année Biochimie appliquée
Biochimie cellulaire et fonctionnelle
Chargé du module : Mme. SAIDI A.

Des canaux calciques appelés récepteurs aux dihydropyridines (DHPR) au niveau de Tubules T sont également impliqués en augmentant la concentration intracellulaire lorsqu'ils sont stimulés par la vague de dépolarisation membranaire. L'ouverture des DHPR va entraîner l'ouverture d'un récepteur à la ryanodine ionotropique calcique RyR favorisée par le calcium et l'ATP. On trouve le RyR sur la membrane des citernes terminales du reticulum sarcoplasmique.

L'ouverture des récepteurs de la ryanodine permet un relargage massif du calcium stocké entraînant une élévation très importante de sa concentration cytoplasmique, et ce à proximité immédiate des myofibrilles. un influx de calcium extracellulaire de ces ions.

Lorsque la troponine C n'est pas liée à du calcium (et en présence de troponine T et de tropomyosine), la troponine I inhibe l'interaction actine-myosine en faisant occuper par la tropomyosine le site d'interaction de la myosine situé sur l'actine. La liaison de calcium sur la troponine C entraîne un changement de conformation de la troponine, ce qui déplace légèrement la tropomyosine qui lui est liée, démasquant ainsi les sites de liaison actine-myosine. On a donc une levée de l'inhibition de la liaison actine-myosine.

Après démasquage des sites de liaison de la myosine portés par l'actine en présence de calcium, les têtes de myosine couplée à de l'ADP et du phosphate inorganique (Pi) vont se lier à l'actine. Le départ du phosphate inorganique, puis de l'ADP, va stabiliser la liaison actine-myosine et l'angle que fait la tête de myosine avec sa queue allongée va diminuer de 90° à 45°. Ce changement de conformation stimulée par la libération de l'ADP et du Pi va entraîner un mouvement relatif entre filaments fins et filaments épais, les deux disques Z se rapprochent, ce qui correspond à un raccourcissement du sarcomère donc une contraction musculaire. La fixation d'une molécule d'ATP sur la tête de myosine entraîne la dissociation de la liaison actine-myosine. Enfin l'hydrolyse de cet ATP en ADP + Pi entraîne un changement de conformation de la myosine (l'angle formé par la tête et la queue de myosine revient à sa valeur initiale). Au final, la tête de myosine s'est donc déplacée vers l'extrémité "plus" du filament d'actine (située côté strie Z).

La contraction musculaire est provoquée par une augmentation de la concentration en calcium intracellulaire, le relâchement est donc obtenu par un retour à la concentration initiale. Le retour à la situation initiale est rapidement obtenu par l'action convergente de trois phénomènes :

1. La fermeture rapide des canaux calciques
2. La liaison du calcium sur différentes protéines (dont la troponine)
3. Le pompage actif vers la lumière du reticulum sarcoplasmique par des pompes ATPases calcium-dépendantes.

On estime que le temps nécessaire pour ramener le taux de calcium intracellulaire à sa valeur de repos est de l'ordre de 30 ms. La concentration en calcium sera diminuée, et une dissociation du

3^{ème} année Biochimie appliquée
Biochimie cellulaire et fonctionnelle
Chargé du module : Mme. SAIDI A.

calcium lié à la troponine C se ferrait, ceci entraînant le rétablissement de l'inhibition exercée par la troponine I sur la liaison actine-myosine. En conséquence, le muscle se relâche.

Conclusion

Dans le mécanisme assurant la contraction musculaire, l'élément clé de la régulation est l'ion calcium. Mais ce qui est frappant, c'est de voir à quel point l'organisation ultrastructurale est essentielle dans le fonctionnement de cette cellule : triades permettant la libération massive d'ions calcium; organisation des sarcomères permettant le raccourcissement de la cellule; sans même parler de l'organisation ultrastructurale de la jonction neuromusculaire. lorsque le muscle se contracte, une demande qui doit être compensée par une production mitochondriale équivalente, de façon à éventuellement soutenir une contraction prolongée.

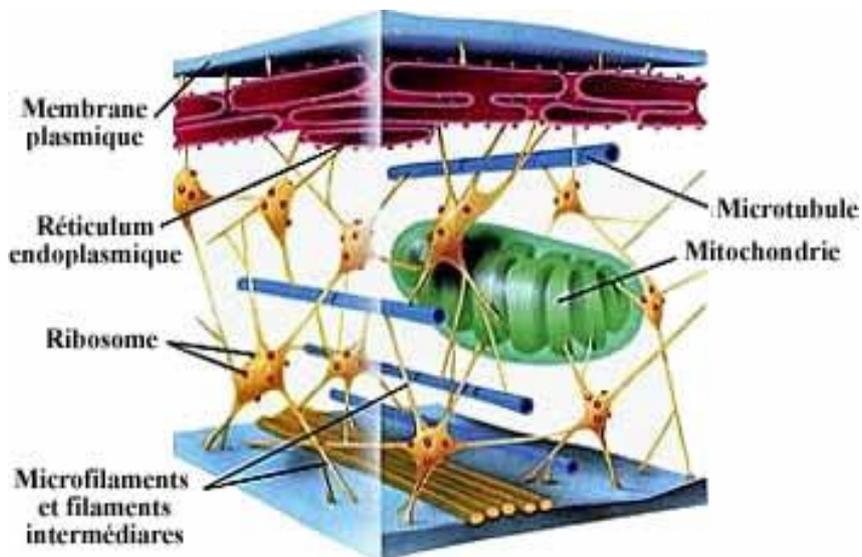


Figure 45. Ultrastructure du cytosquelette

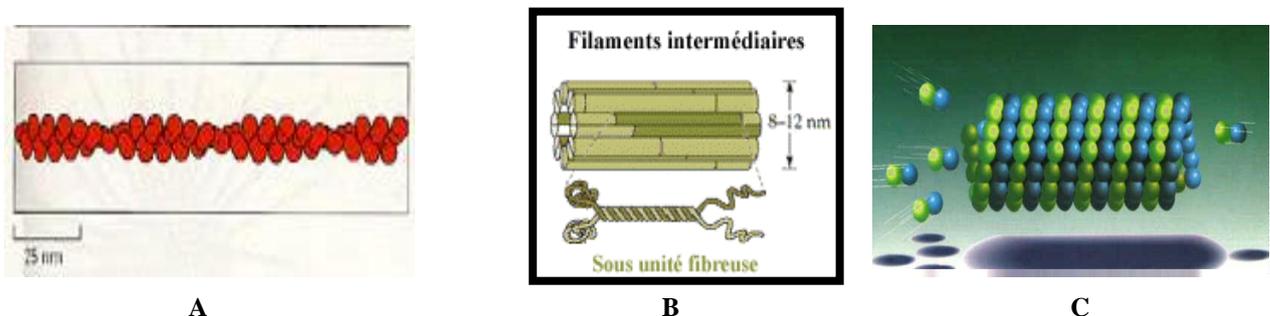


Figure 46. Différents types de filaments cytosquelettiques. A microfilament d'actine. B filament intermédiaire. C microtubule.

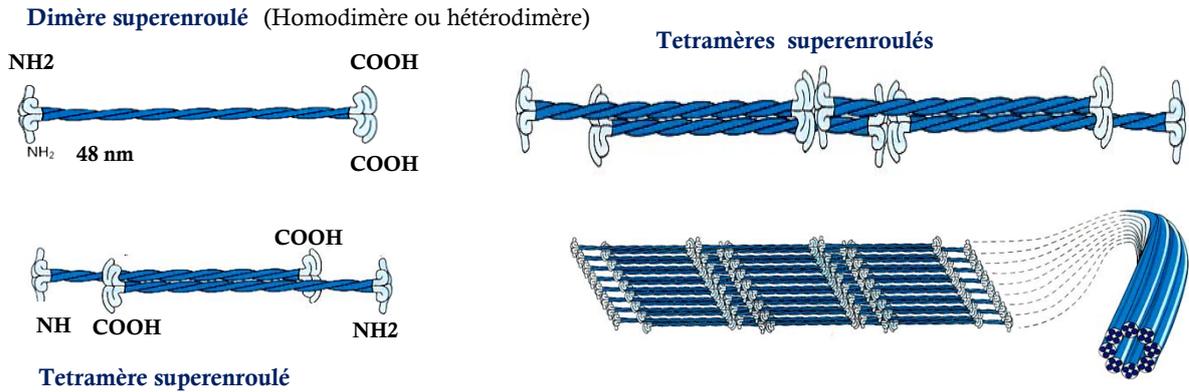


Figure 47. Polymérisation du filament intermédiaire

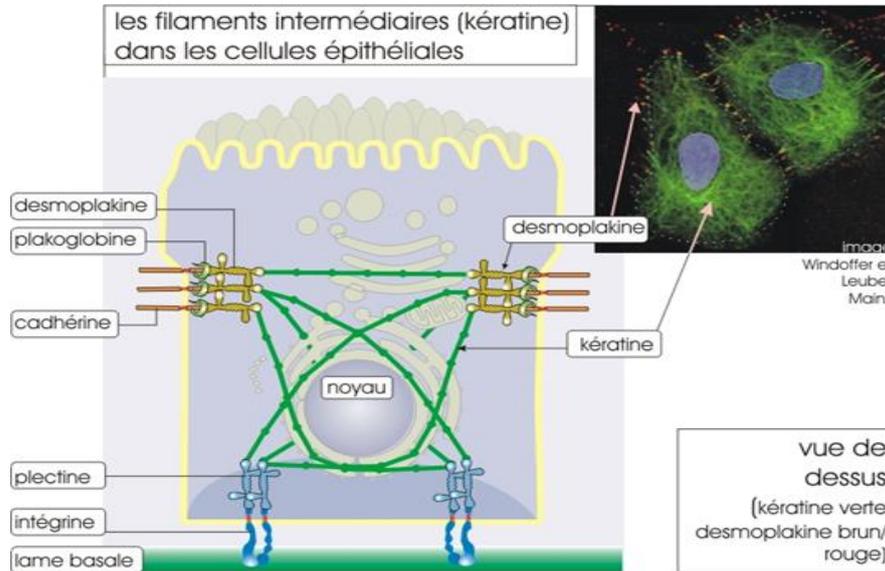


Figure 48. Organisation cellulaire de filaments intermédiaires.

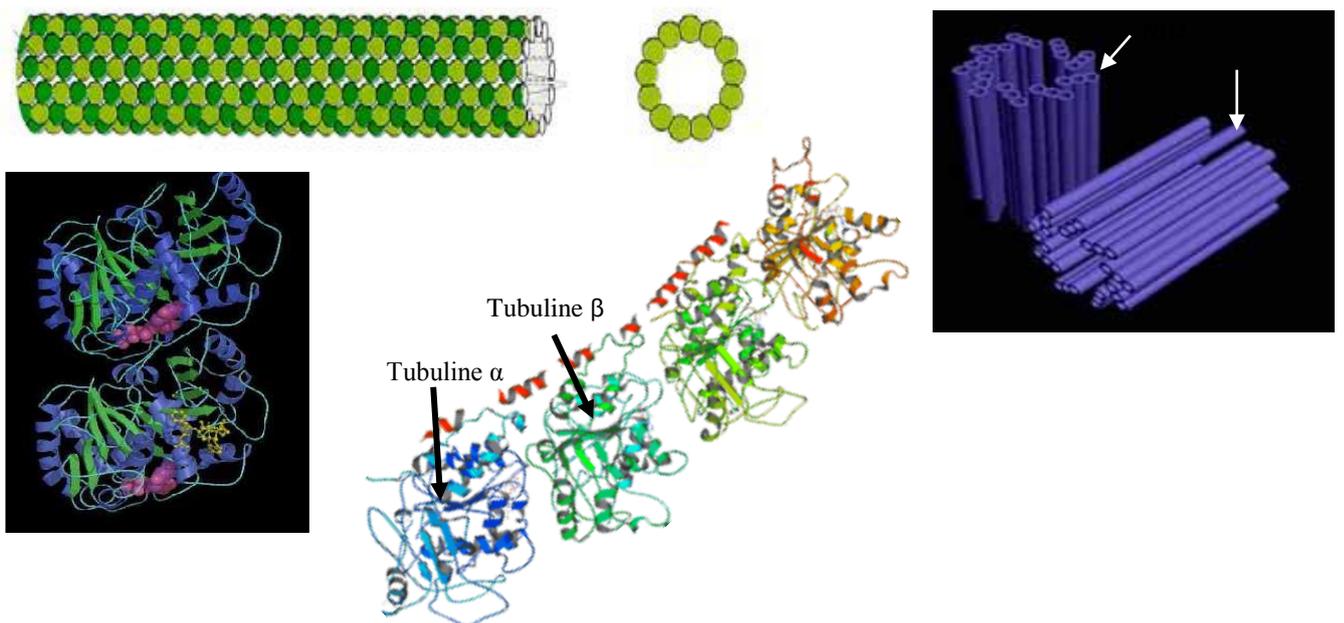


Figure 49. Organisation de microtubules et structure de tubuline.

Tableau 6. Famille de protéines intermédiaires et leur localisation tissulaire

Famille	structure	localisation
Kératines (21 espèces) Vimentine Protéines de neurofilament Lamines nucléaires		<ul style="list-style-type: none"> • Epithéliums • Cellules d'origine endodermique • Cellules nerveuses • Lamina nucléaire

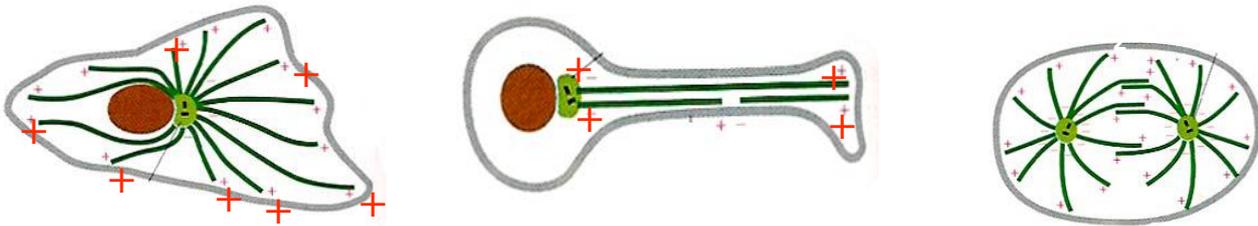


Figure 50. Élongation asymétrique de microtubule avec les extrémités (+) et(-).

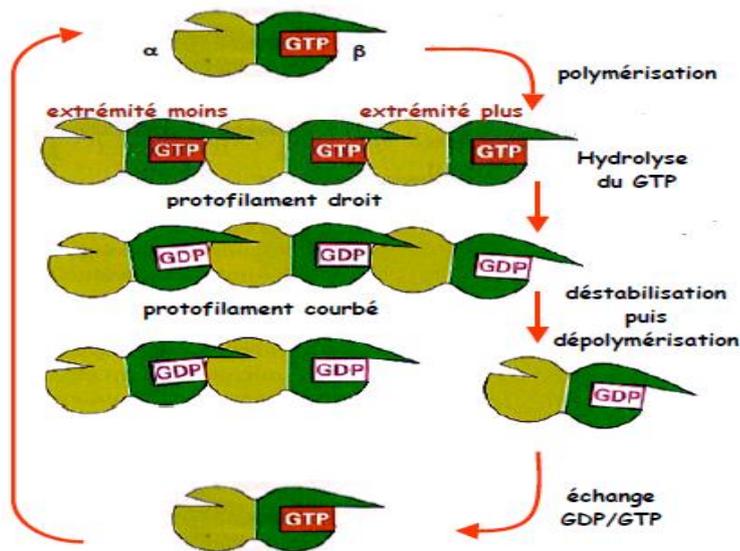


Figure 51. Régulation de croissance-dépolymérisation de microtubule.

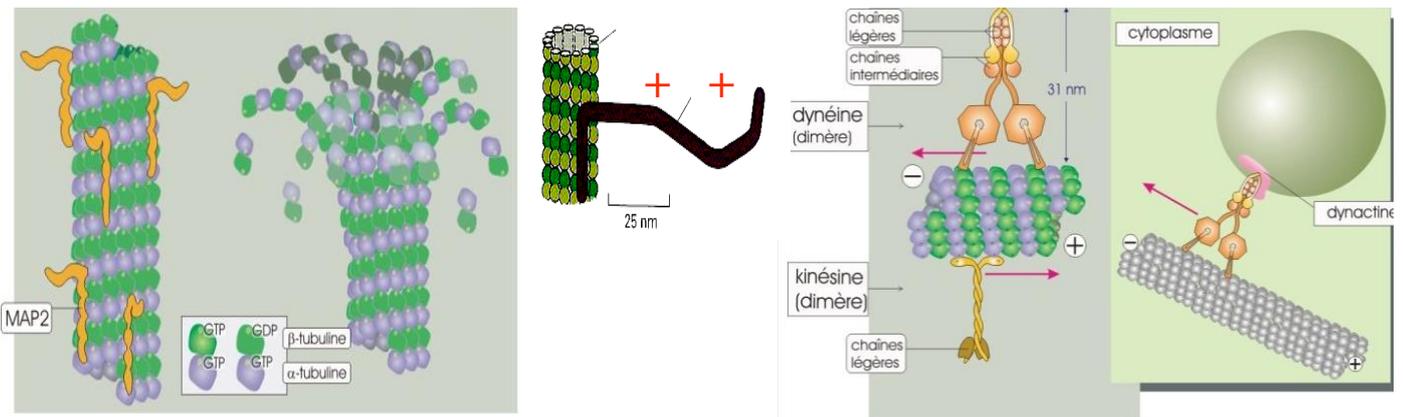


Figure 52. Protéines stabilisatrices associées au microtubule MAPs.

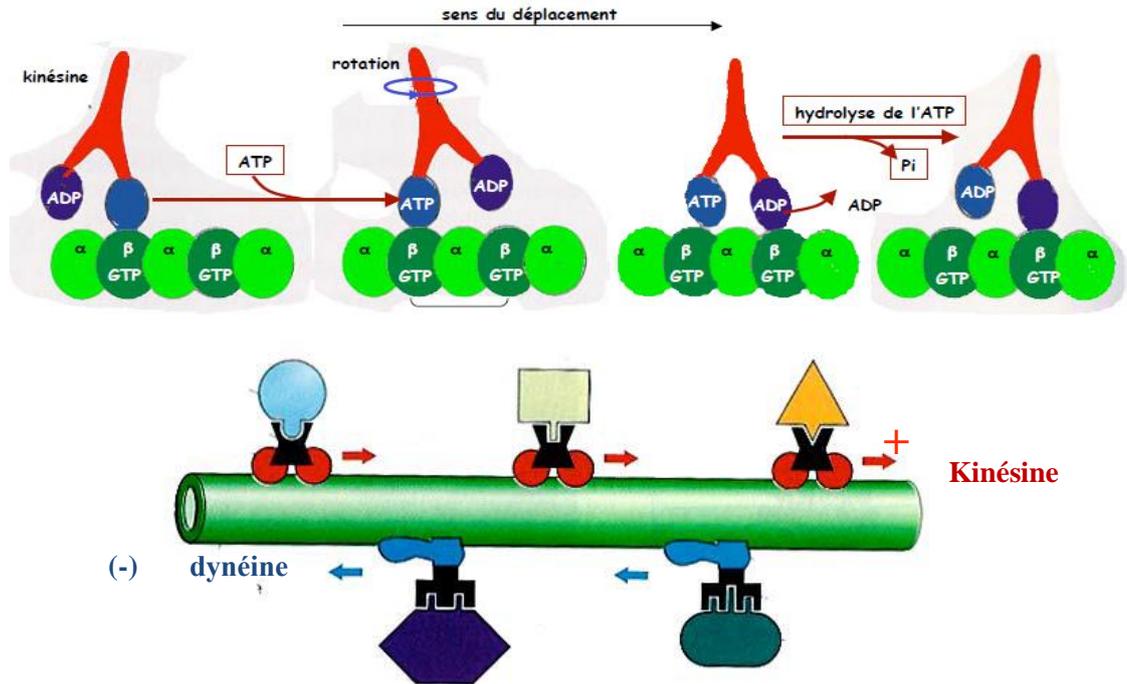


Figure 53. Déplacement des moteurs moléculaires kinésines et dynéines.

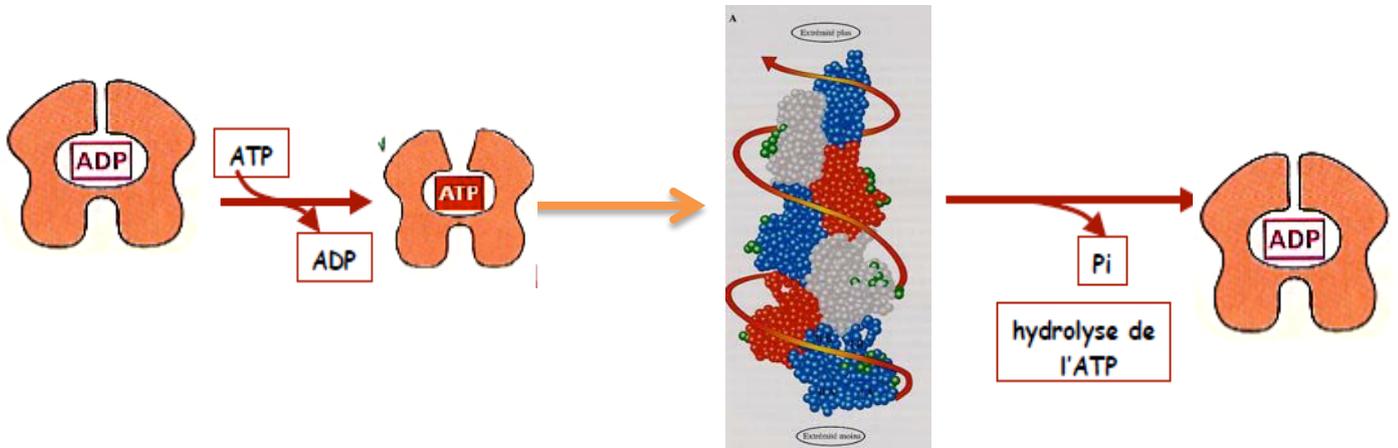


Figure 54. Cycle d'assemblage (polymérisation) et de dégradation (dépolymérisation) de l'actine F.

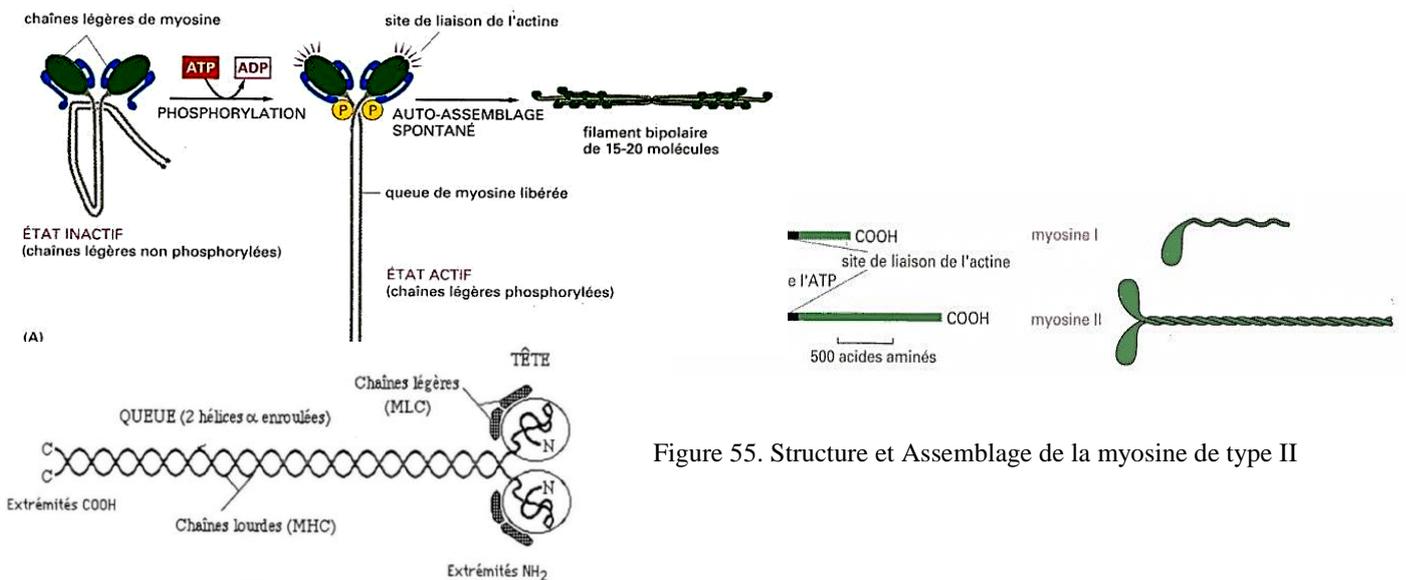


Figure 55. Structure et Assemblage de la myosine de type II

	Protéines	Type d'interaction	Fonction
l'homéostasie des MF	Profiline		Stimulation de l'échange ADP/ATP
	ARP 2/3		Favorise la polymérisation
	Thymosine		Rétention des monomères d'actine inactif
	Cap Z + Tropomoduline		Blocage de la polymérisation
	gelsoline		Stabilisation des extrémités
			Fragmentation
l'organisation des MF	Fimbrine/villine		Formation de faisceaux serrés et larges et de réseaux
	α-actinine		ancrage sur la membrane
	Spectrine; taline, et vinculine		
	Filamine		
fonctions motrices des MF	Tropomyosine		consolidation
	Myosine II		Contraction
	Myosine I, V...		mouvements sur les filaments

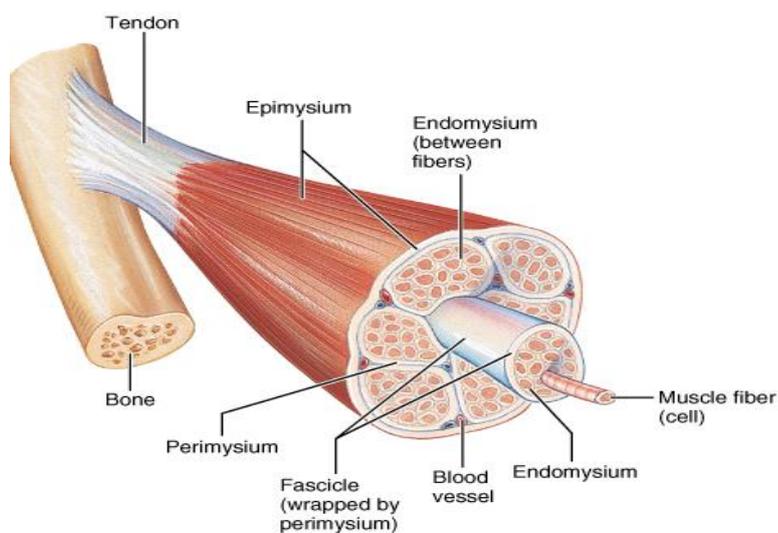


Figure 56. Anatomie d'un muscle squelettique.

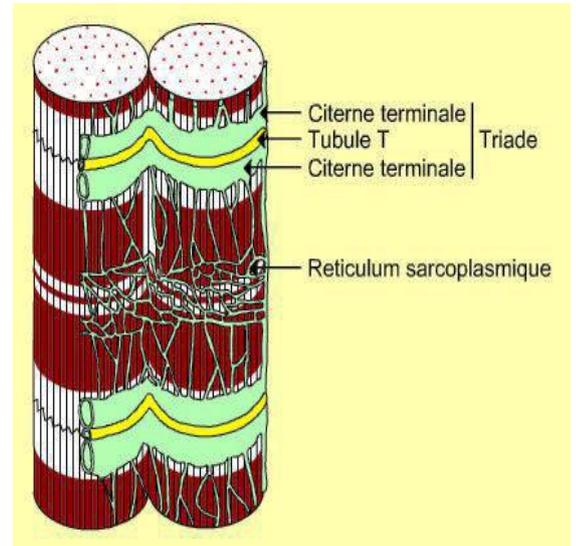
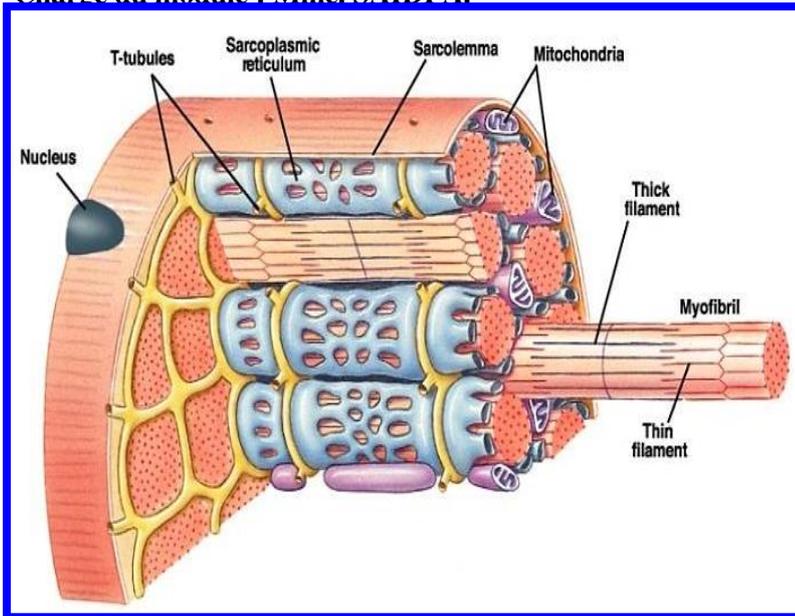


Figure 57. Différents compartiments d'une cellule (fibre) musculaire.

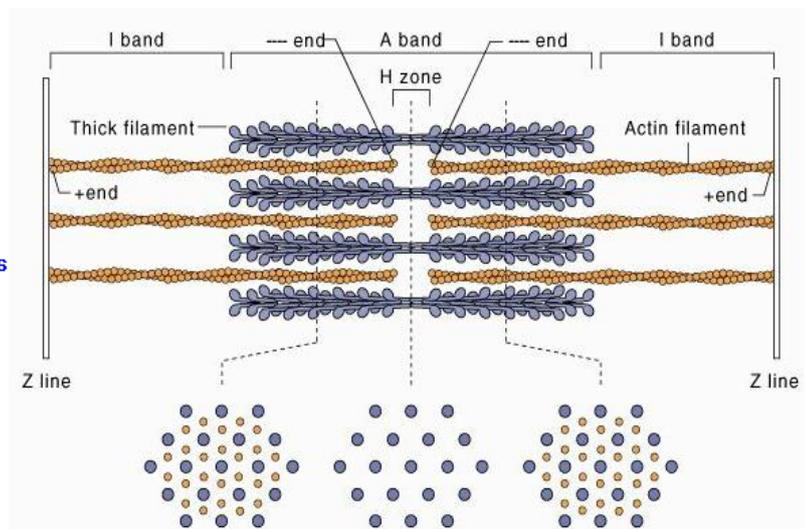
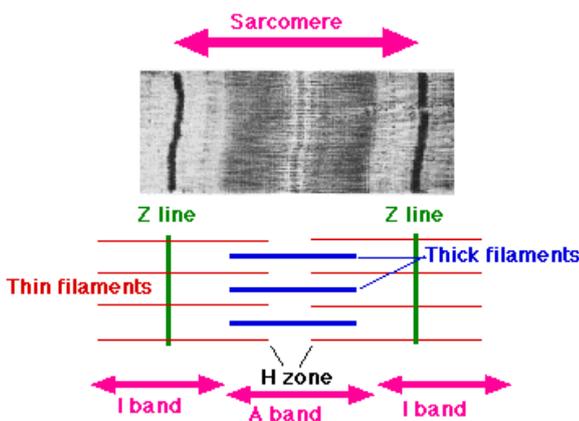


Figure 58. Organisation d'une myofibrille en sarcomère de bandes claires et sombres.

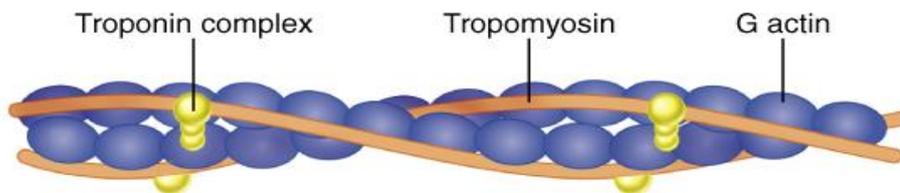


Figure 59. Microfilament d'actine musculaire Associée aux protéines régulatrices.

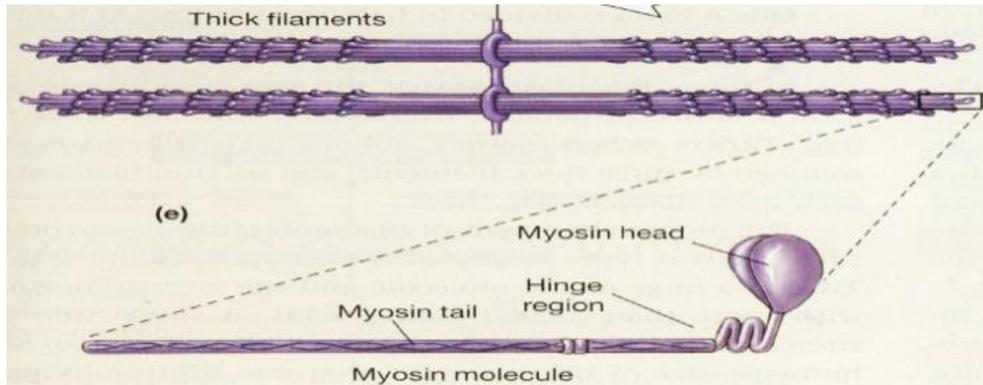


Figure 60. L'assemblage des filaments de myosine en formant la zone sombre de sarcomère.

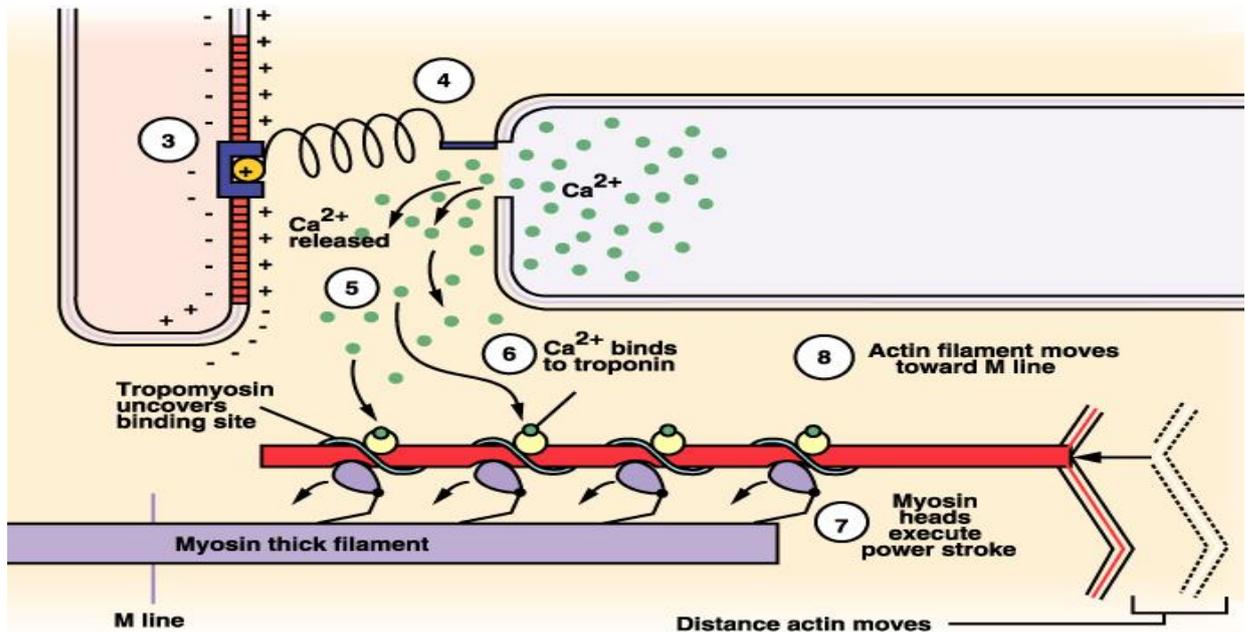


Figure 61. Propagation de l'excitation au sein de la fibre musculaire en stimulant l'appareil motrice (actine et myosine).

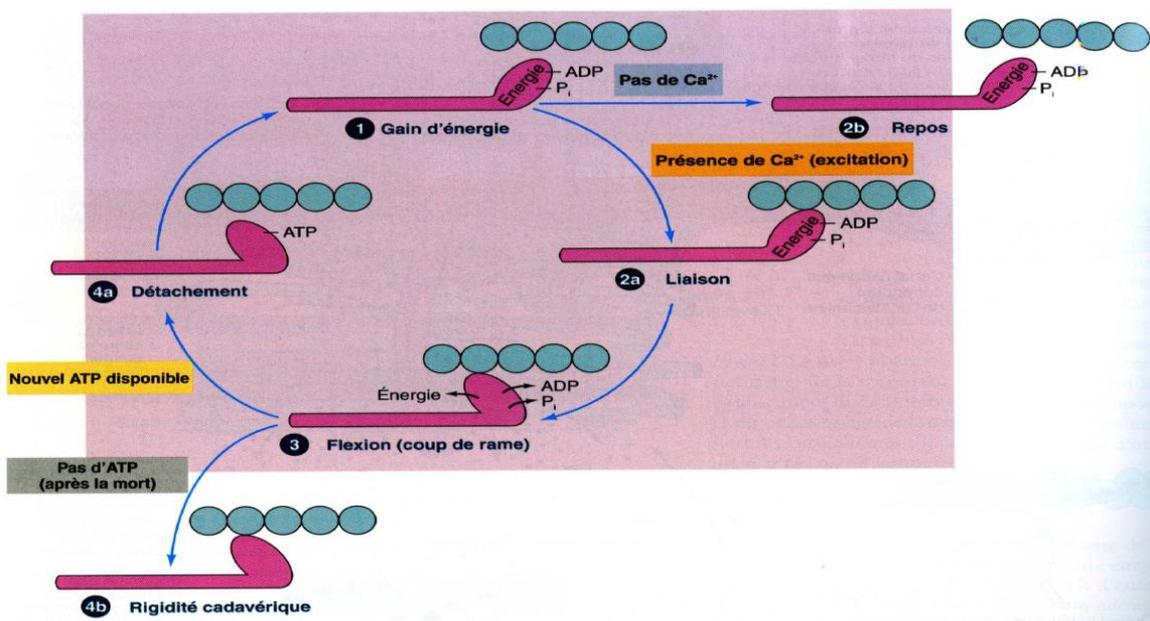


Figure 62. Cycle de contraction/ relaxation d'une fibre musculaire squelettique.