

- Anatomie et histologie des muscles -

1) Les trois types de tissus musculaires

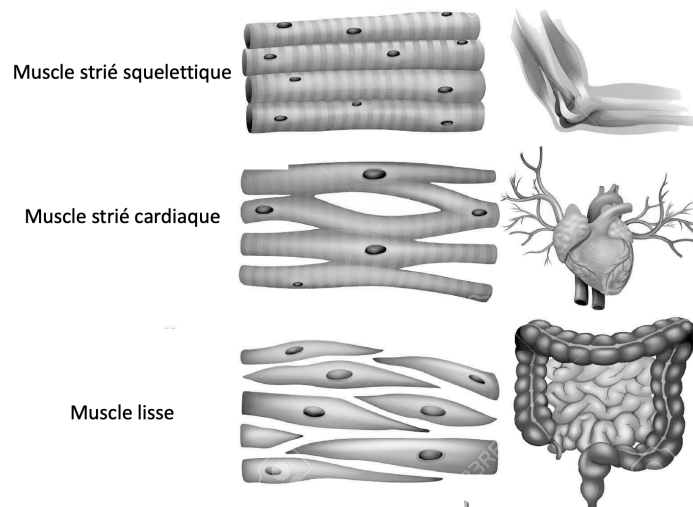
Le tissu musculaire est un tissu excitable dont la propriété fondamentale est la **contractilité** : la capacité à raccourcir activement grâce à des protéines motrices

On distingue trois types différents de tissus musculaires : striés squelettiques, striés cardiaques et lisses.

- **Le muscle strié squelettique** forme les muscles **reliés au squelette par les tendons**. Ils permettent la **mobilité** de l'organisme
- **Le muscle lisse** se retrouve dans la **paroi des organes creux** et permet la **motilité**, c'est-à-dire le déplacement d'objets ou de substances au travers de l'organe creux.
- **Le muscle strié cardiaque** se retrouve dans le **myocarde**, partie musculaire du cœur. Il permet la **propulsion du sang** dans le système vasculaire.

Les tissus musculaires sont des tissus composés de **myocytes**, entourés d'un tissu conjonctif appelé **endomysium**.

Au-delà de leurs localisations et rôles les myocytes des trois tissus sont très distincts et représenté ci-dessous :



	Muscle strié squelettique	Muscle lisse	Muscle strié cardiaque
Localisation	Rattaché au squelette par des tendons	Paroi des organes creux	Myocarde
Fonction	Mobilité du corps : mouvement volontaire	Motilité : déplacement de substances dans les organes creux	Propulsion du sang dans le système vasculaire

		(péristaltisme, vasomotricité)	
Forme des cellules (fibres)	Tubulaire, allongée (quelques cm)	Fusiforme	En Y (cellules ramifiées)
Noyaux	Plurinucléés (centaines) en périphérie	1 noyau central ovoïde	1 noyau central
Stries transversales	Oui protéines contractiles organisées en sarcomères	Non : protéines contractiles non organisées en sarcomères	Oui : protéines contractiles organisées en sarcomères
Invagination membrane + reticulum sarcoplasmique	Tubules T profonds RS très développé	Cavéoles (peu profondes) RS peu développé	Tubules T + disques intercalaires
Régénération	Limitée par les cellules satellites	Bonne	Très limitée

2) Classification anatomique et fonctionnelle des muscles

La classification des muscles squelettiques repose sur deux niveaux d'analyse complémentaires : la forme macroscopique du muscle d'une part, et l'architecture interne des fibres d'autre part.

Classification morphologique

Observés à l'œil nu, les muscles squelettiques se répartissent en quatre grandes catégories selon leur forme générale.

- **Les muscles longs** présentent un ventre charnu allongé délimité par deux tendons. Ils sont caractéristiques des segments distaux des membres, où la priorité est donnée à l'amplitude de mouvement. Le biceps brachial et le sartorius en sont des exemples typiques.
- **Les muscles courts** ont des dimensions sensiblement équivalentes dans les trois plans de l'espace. On les retrouve principalement dans les régions nécessitant une stabilisation fine ou une grande précision de mouvement, comme les muscles interosseux de la main ou les muscles profonds du rachis.
- **Les muscles plats** (ou larges) se distinguent par une grande surface et une faible épaisseur. Ils assurent souvent un rôle de protection ou de sangle musculaire : grand pectoral, grand dorsal, diaphragme.

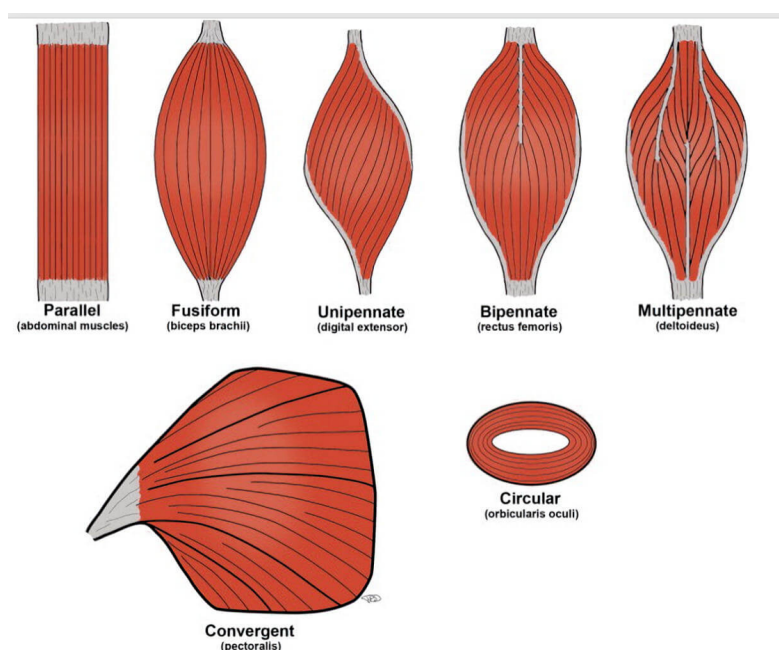
- **Les muscles circulaires** (ou orbiculaires) sont constitués de fibres disposées en anneau autour d'un orifice naturel, dont ils règlent l'ouverture par leur contraction. L'orbiculaire des lèvres, l'orbiculaire de l'œil et les sphincters urétal et anal en sont des exemples.

Classification selon l'orientation des fibres

L'architecture interne d'un muscle : c'est-à-dire l'angle entre les fibres et l'axe du tendon, détermine ses propriétés mécaniques, notamment la force maximale développée et l'amplitude de raccourcissement. Cinq types architecturaux sont distingués :

- **Les muscles parallèles** : les fibres sont orientées parallèlement à l'axe longitudinal du muscle sur toute sa longueur. Cette architecture maximise le déplacement produit par la contraction, au détriment de la force. Elle correspond typiquement aux muscles longs comme le sartorius.
- **Les muscles convergents (ou en éventail)** : les fibres naissent d'une large zone d'insertion et convergent vers un tendon commun étroit. Cette disposition permet au muscle de générer une force orientable selon le faisceau recruté. Le grand pectoral, dont les faisceaux claviculaire, sternocostal et abdominal agissent dans des directions distinctes, en est l'illustration classique.
- **Les muscles pennés** : les fibres sont disposées obliquement par rapport au tendon, à la manière des barbes d'une plume. On distingue trois sous-types selon la disposition des fibres :
 - le muscle unipenné (fibres d'un seul côté du tendon, ex : long fléchisseur des doigts),
 - le muscle bipenné (fibres des deux côtés, ex : droit fémoral)
 - le muscle multipenné (plusieurs tendons intramusculaires, ex : deltoïde).

Ces deux classifications sont complémentaires et non exclusives : un muscle peut être à la fois plat sur le plan macroscopique et convergent sur le plan architectural (grand pectoral), ou long et unipenné (long fléchisseur des doigts). La classification macroscopique renseigne sur la topographie et le rôle général du muscle ; la classification architecturale prédit ses propriétés mécaniques et son adaptation fonctionnelle.



Classification fonctionnelle

Pour un mouvement donné, les muscles se répartissent en quatre rôles fonctionnels. Ce classement est **relatif au mouvement considéré** : un même muscle peut être agoniste pour une action et antagoniste pour l'action inverse.

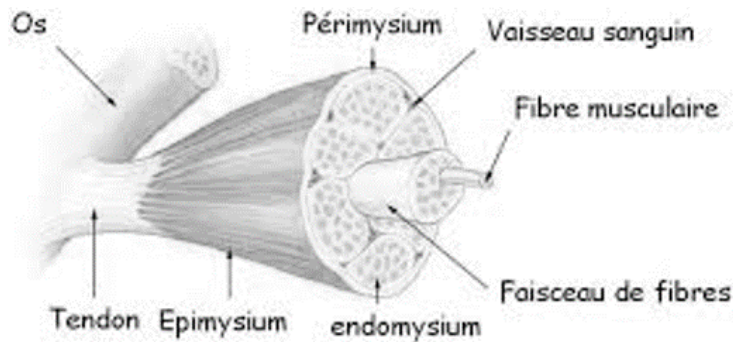
Rôle	Définition	Exemple (flexion du coude)
Agoniste <i>(moteur principal)</i>	Muscle qui génère directement le mouvement souhaité : il se contracte de façon concentrique	Biceps brachial + brachial
Antagoniste	Muscle qui s'oppose au mouvement : il s'étire de façon excentrique pour contrôler et freiner le mouvement Son relâchement est coordonné par inhibition réciproque (réflexe médullaire)	Triceps brachial
Synergiste	Muscle qui assiste le mouvement de l'agoniste : aide ou neutralise les actions secondaires indésirables de l'agoniste	Brachio-radial (flexion du coude avant-bras en position neutre)
Fixateur / Stabilisateur	Muscle qui immobilise une articulation proximale pour que l'agoniste travaille efficacement : crée un point d'appui fixe	Muscles de la ceinture scapulaire (stabilisent épaule pendant la flexion du coude)

3) Histologie du muscle strié squelettique

Organisation d'un muscle

Les muscles striés sont reliés au squelette par les tendons. Les muscles sont formés de **cellules musculaires juxtaposées parallèlement**, organisées en **faisceaux**.

Le muscle est entouré de tissu conjonctif vasculaire : l'**épimysium** d'où partent des invaginations de tissu conjonctif, formant le **pérимysium**, qui divisent le muscle en faisceaux. Ce tissu conjonctif est le support du réseau vasculaire et entoure l'ensemble des éléments nerveux. Chaque fibre musculaire est également entourée de tissu conjonctif : l'**endomysium**, provenant du pérимysium.

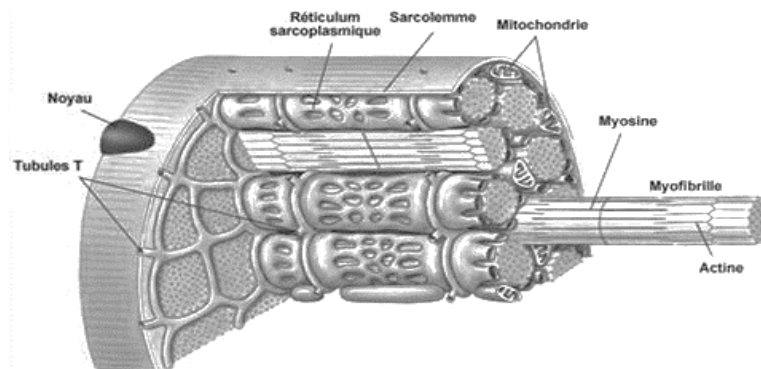


Organisation d'une fibre striée squelettique

En microscopie optique, les "fibres" musculaires apparaissent comme des éléments **allongés, plurinucléés et striés**. Ces cellules mesurent 10 à 100 μm de diamètre et ont une longueur variable de quelques centaines de μm (muscles oculaires) à plusieurs centimètres pour certains muscles squelettiques.

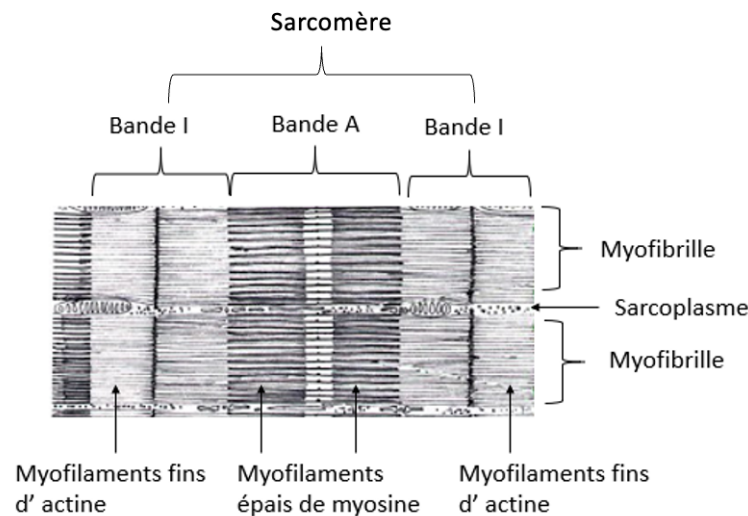
Ces cellules ne sont pas rattachées entre elles, elles sont même **isolées les unes des autres** par l'**endomysium**.

- La membrane plasmique qui entoure la cellule est doublée d'une lame basale : l'ensemble forme le **sarcolemme**
- Plusieurs **centaines de noyaux** sont en **périphérie** de la cellule contre la membrane plasmique. Ils sont ovoïdes allongés dans le sens de la fibre
- Le **sarcoplasme** correspond au cytoplasme. Il est caractérisé notamment par les **myofibrilles** ainsi que par l'abondance **des mitochondries**, la présence d'un **réticulum sarcoplasmique lisse** très développé entourant les myofibrilles
- Ponctuellement la membrane s'invagine profondément dans la cellule pour entrer en contact avec le réticulum sarcoplasmique. Ces invaginations sont les **tubules T** ou **tubules transverses**
- **Les myofibrilles** occupent la majeure partie du cytoplasme
Les **stries des myofibrilles** apparaissent comme une alternance de **bandes claires (bande I)** et de **bandes sombres (bande A)**.

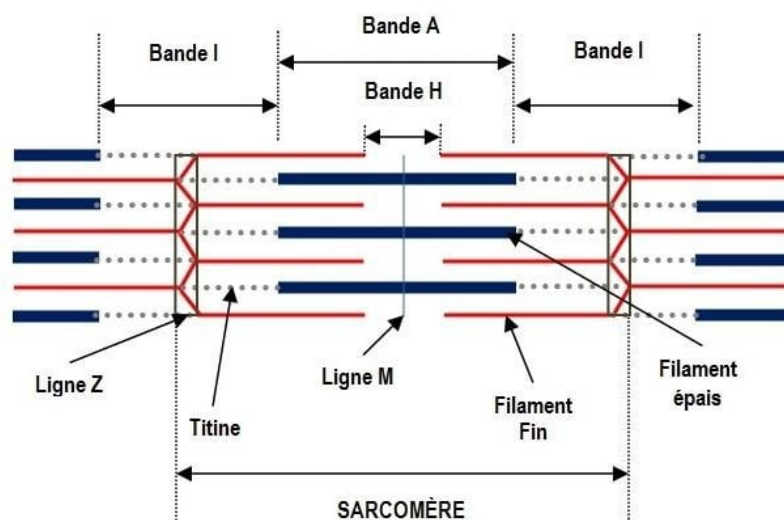


Les myofibrilles sont des cylindres parallèles **allongés dans le sens de la cellule**. En microscopie électronique, on observe que ces myofibrilles sont striées.

- Les régions sombres correspondent aux régions où sont positionnés les **myofilaments épais de myosine** appelées les **bandes A**.
- Les régions claires correspondent aux régions où sont positionnés les **myofilaments fins d'actine**, qui laissent passer la lumière et sont appelées **bandes I**.



La myofibrille est composée de la succession régulière d'un même motif appelés **sarcomères**. Le sarcomère correspond à un agencement précis des myofilaments fins d'actine et épais de myosine et est la plus petite unité de contraction. Il va du centre d'une bande I, la **strie Z**, au centre de la bande I suivante. Ces stries Z correspondent au site d'insertion des myofilaments fins. Les myofilaments épais s'insèrent sur la ligne M au centre de la bande A. On observe autour de la ligne M une zone où seuls les myofilaments épais de myosine sont présents c'est la bande H (zone centrale de la bande A plus claire en microscopie électronique).



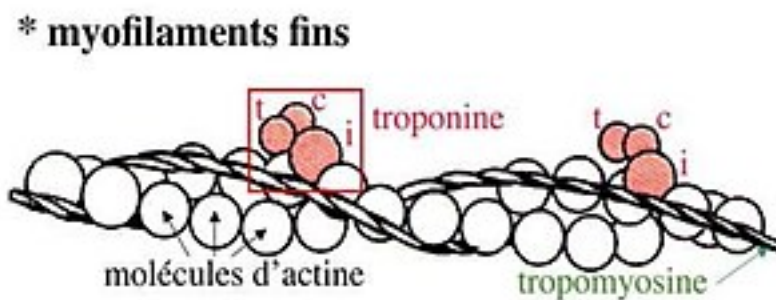
Représentation schématique

Organisation des protéines contractiles

Les myofilaments fins d'actine :

Le filament fin a un diamètre de ~ 7 nm et une longueur de ~ 1 μ m. Il est composé de trois types de protéines disposées en complexe hélicoïdal.

- L'actine est la protéine la plus abondante du filament fin. Les monomères d'actine G (globulaire) polymérisent spontanément en actine F (fibrillaire), une double hélice de monomères d'actine G enroulée sur elle-même. Chaque monomère d'actine porte un site de fixation pour la tête de myosine ; ces sites sont espacés de 5,5 nm le long de l'hélice. Un filament fin contient environ 360 monomères d'actine G.
- La tropomyosine est une protéine fibreuse qui s'enroule le long de la double hélice d'actine dans les sillons de l'hélice. Une molécule de tropomyosine couvre 7 monomères d'actine. Au repos, la tropomyosine masque les sites de fixation de la myosine sur l'actine, empêchant la formation des ponts actomyosine et maintenant le muscle en état de relaxation.
- Le complexe troponine est une protéine régulatrice trimérique, positionnée à intervalles réguliers le long du filament fin (un complexe tous les 7 monomères d'actine). Il comprend trois sous-unités aux fonctions distinctes :
 - Troponine I : inhibe l'ATPase de la myosine et maintient la tropomyosine en position d'inhibition (fixe l'actine G)
 - Troponine C : fixe les ions Ca^{2+} (4 sites de fixation) : son activation déclenche le déplacement de la tropomyosine (propriété analogue à la calmoduline)
 - Troponine T : assure la fixation du complexe à la tropomyosine



Les myofilaments épais de myosine :

Le filament épais a un diamètre de ~ 15 nm et une longueur de $\sim 1,6$ μm (correspond à la longueur de la bande A). Il est constitué de plusieurs centaines de molécules de myosine II assemblées en quinconce. Chaque molécule de myosine II (~ 480 kDa) est formée de :

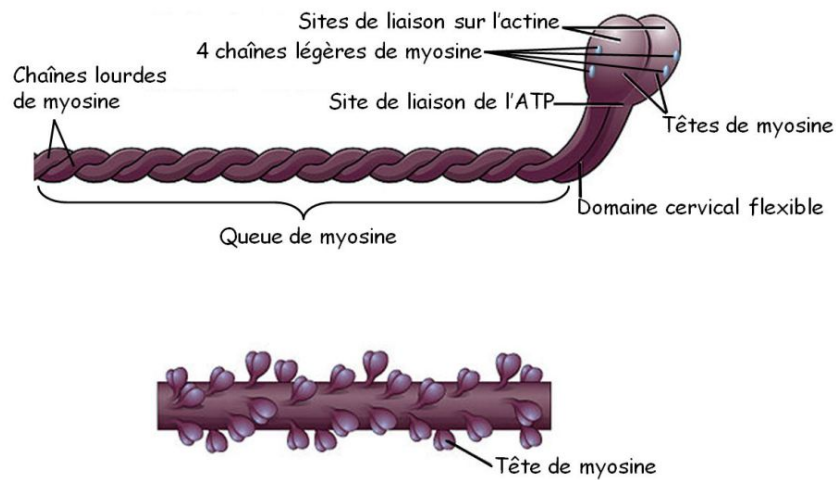
- 2 chaînes lourdes : elles s'enroulent pour former la queue hélicoïdale et se séparent à l'extrémité en deux têtes globulaires.
- 4 chaînes légères (2 essentielles + 2 régulatrices) : associées aux têtes, elles modulent l'activité ATPase.

Les têtes constituent la région fonctionnelle de la myosine. Elles portent :

- Un site de fixation à l'actine : forme une liaison non-covalente avec l'actine lors de la formation du pont actomyosine
- Un site catalytique ATPase : hydrolyse l'ATP $\rightarrow$ ADP + P_i , fournissant l'énergie du mouvement

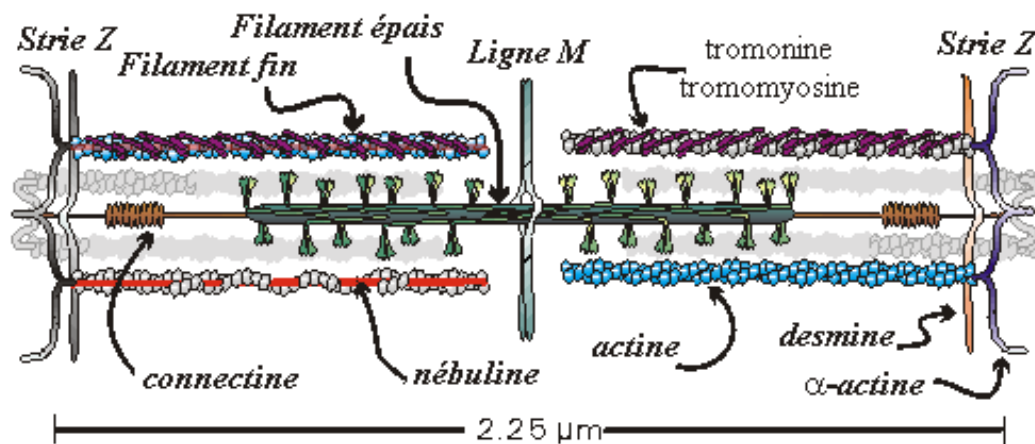
Les molécules de myosine s'assemblent queue contre queue pour former un filament bipolaire : les queues se regroupent au centre (zone H, pas de têtes), et les têtes pointent vers les extrémités en

quinconce. Un filament épais compte environ 300 molécules de myosine, générant ~600 têtes actives par filament.



Principales protéines accessoires du sarcomère

Protéine	Localisation	Fonction principale
Titin (connectine)	De la strie Z à la strie H : longe le filament de myosine puis forme un segment extensible jusqu'à Z	Plus grande protéine connue, élasticité passive du sarcomère , maintien du centrage de la myosine , ressort moléculaire
Nébuline	Le long du filament fin entier	Règle la longueur des filaments fins, stabilise la double hélice d'actine
Dystrophine	Sous-sarcolemmal : relie l'actine corticale au complexe dystroglycaniques membranaire	Maintien de l'intégrité mécanique du sarcolemme pendant les cycles contraction/relaxation
α-actinine	Strie Z	Ancrage des filaments fins à la strie Z : croise- link les filaments d'actine antiparallèles



4) Histologie du muscle lisse

La fibre lisse est une cellule **fusiforme**, mesurant **2 à 10 μm de diamètre** et **20 à 200 μm de longueur**. Elle possède un **unique noyau central**, ovoïde, qui se déforme (s'allonge ou se tord) lors de la contraction : signe caractéristique en histologie.

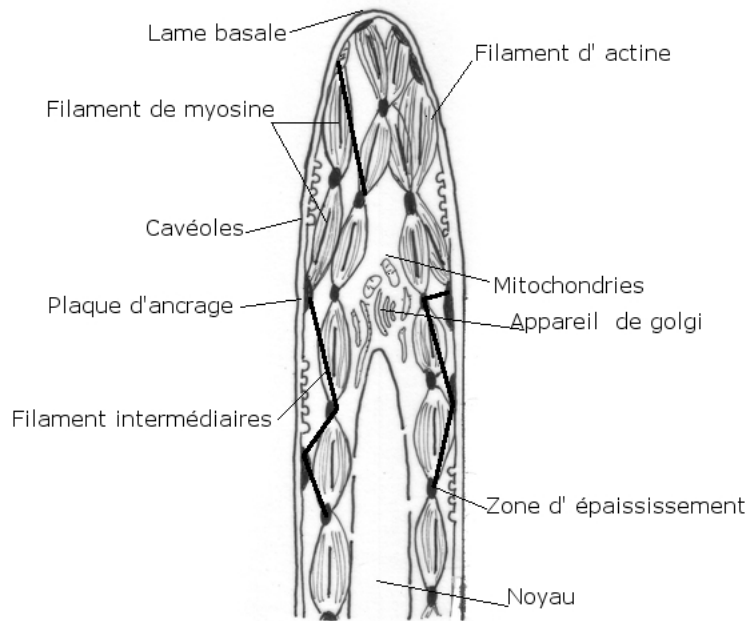
Les cavéoles sont des invaginations superficielles du sarcolemme formant de petites vésicules le long de la membrane. Elles constituent l'**équivalent fonctionnel des tubules T** du muscle strié, mais beaucoup moins profondes. Les cavéoles concentrent des canaux calciques et des protéines de signalisation, participant à l'entrée de Ca^{2+} extracellulaire indispensable à la contraction.

Les corps denses sont des structures ellipsoïdales électronodenses dispersées dans le sarcoplasme, équivalentes fonctionnelles des **striés Z** du sarcomère. Ils sont riches en **α-actinine** et constituent des points d'ancrage pour les filaments fins d'actine et les **filaments intermédiaires** (desmine, vimentine). Des **plaques d'ancrage** (ou corps denses membranaires) assurent une fonction similaire mais à la membrane plasmique.

Les filaments intermédiaires (desmine, vimentine, ~10 nm de diamètre) forment un **cytosquelette de maintien** qui relie les corps denses entre eux et aux plaques d'ancrage membranaires. Ils transmettent la force de contraction à travers la cellule et vers le tissu conjonctif environnant, sans participer directement à la génération de force.

Les filaments contractiles (actine et myosine) sont présents mais **non organisés en sarcomères**. Les filaments fins d'actine sont plus nombreux (rapport actine/myosine ≈ 12:1 vs 2:1 dans le strié).

Le réticulum sarcoplasmique est **peu développé** par rapport au muscle strié. La contraction du muscle lisse dépend donc davantage du **calcium extracellulaire**.



5) Régénération musculaire : les cellules satellite

Les cellules satellites constituent la population de cellules souches résidentes du muscle squelettique adulte, responsables de sa capacité de régénération.

Elles sont intercalées entre le sarcolemme et la lame basale de la fibre musculaire. En microscopie électronique, elles apparaissent comme de petites cellules aplaties à cytoplasme réduit, pratiquement invisibles en microscopie optique standard.

Rôle dans la lésion musculaire

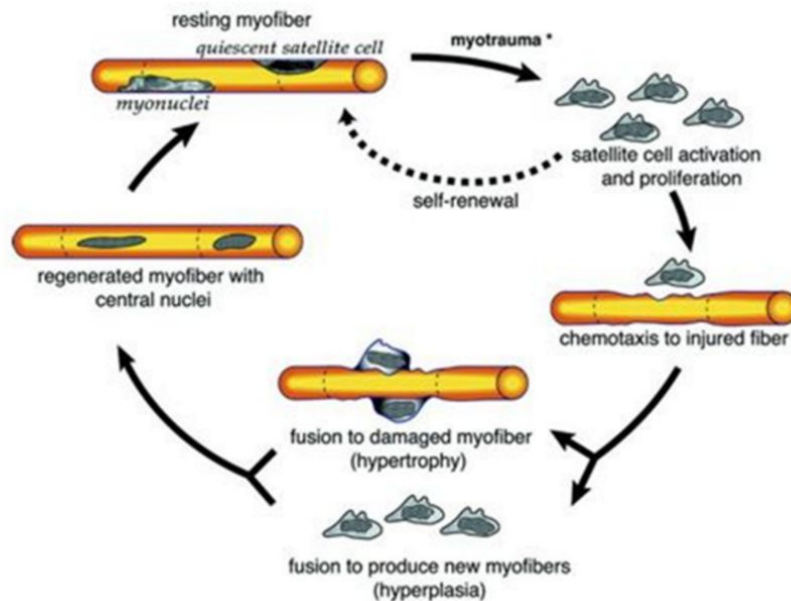
À l'état basal, elles sont quiescentes (phase G0). Elles représentent 2 à 7 % des noyaux totaux d'un muscle adulte, proportion qui diminue avec l'âge.

Une lésion musculaire entraîne la libération locale de facteurs de croissance qui induisent la sortie de G0 des cellules satellites. Les cellules entrent alors en prolifération active.

À partir du 3e–5e jour, elles cessent de se diviser.

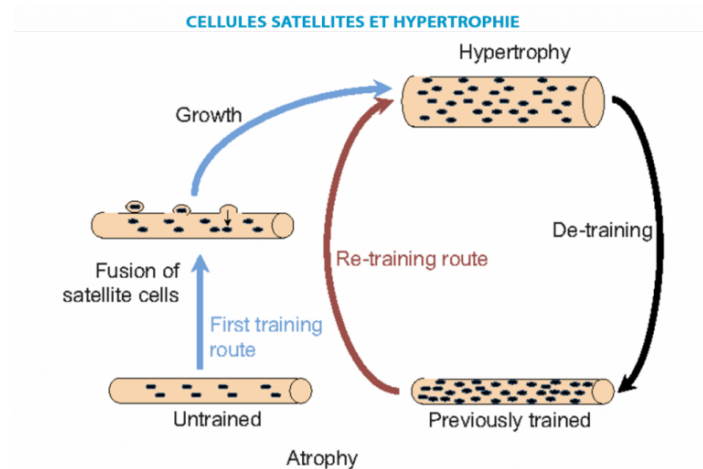
Entre le 5e et le 10e jour, les myoblastes différenciés fusionnent pour former des myotubes plurinucléés. La maturation complète en fibre fonctionnelle s'étend jusqu'au 30e jour.

Un point fondamental de ce cycle est la division asymétrique : lors de chaque division, une cellule fille réintègre la niche et retrouve l'état quiescent, tandis que l'autre s'engage irréversiblement dans la myogenèse. Ce mécanisme garantit le maintien du pool de cellules satellites à long terme, indispensable aux cycles successifs de régénération.



Rôle dans l'hypertrophie musculaire

L'hypertrophie induite par l'entraînement en force mobilise également les cellules satellites. Les micro-lésions répétées provoquent leur activation et leur fusion avec les fibres existantes, augmentant ainsi le nombre de myonuclei. Lorsque le volume de la fibre augmente sous l'effet de l'entraînement, l'apport de nouveaux noyaux est nécessaire pour maintenir ce rapport et soutenir la synthèse protéique accrue.



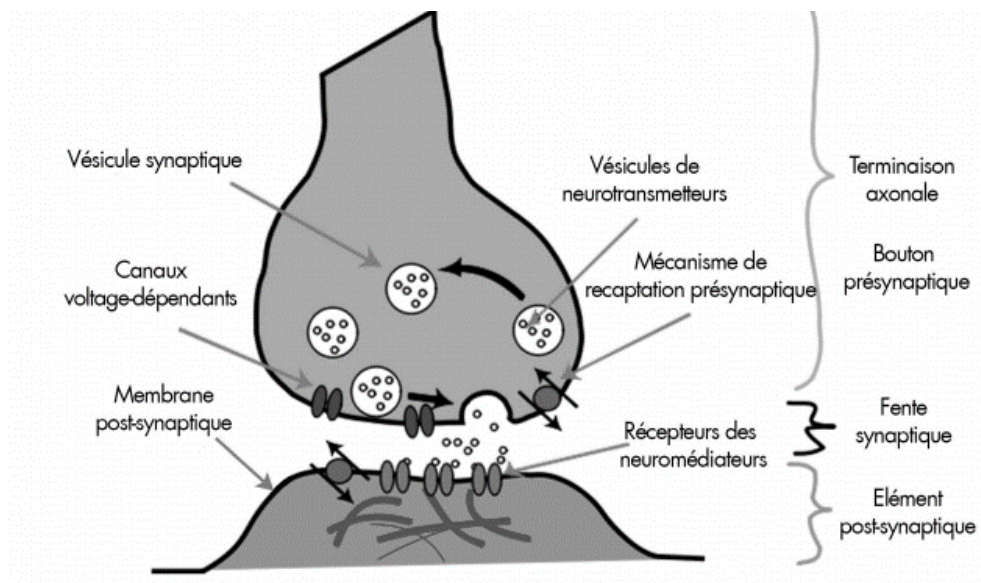
A noter que les myocytes lisses adultes conservent une capacité mitotique directe (division cellulaire sans cellule souche intermédiaire).

6) La jonction neuromusculaire

La jonction neuromusculaire est la synapse chimique entre la terminaison d'un motoneurone et la fibre musculaire squelettique. C'est le **point de transfert du signal nerveux vers le muscle**. Seule la structure anatomique est décrite ici : la physiologie (libération d'ACh, potentiel de plaque) est traitée dans le CM suivant.

Au niveau d'une synapse, on distingue trois éléments :

- **L'élément présynaptique** qui contient de nombreuses **vésicules synaptiques**, contenant le neurotransmetteur.
- **La fente synaptique** correspond à la faible distance (environ 20 nm) entre la membrane du neurone et de la cellule cible au travers duquel diffuse le neurotransmetteur.
- **L'élément post synaptique**, ici **la plaque motrice** qui correspond au fragment de membrane de la fibre musculaire impliquée dans la jonction neuromusculaire : la plaque motrice possède sur sa membrane des **récepteurs** qui permettent la fixation des neurotransmetteurs et ainsi la transmission de l'information à la cellule.



Structure d'une synapse