



HAL
open science

Etude neuroanatomique de voies et sites trigéminaux et non trigéminaux impliqués dans le système manducateur à l'aide de marqueurs vitaux en fluorescence et histochimie chez le rat

Catherine Strazielle

► **To cite this version:**

Catherine Strazielle. Etude neuroanatomique de voies et sites trigéminaux et non trigéminaux impliqués dans le système manducateur à l'aide de marqueurs vitaux en fluorescence et histochimie chez le rat. Médecine humaine et pathologie. Université Henri Poincaré - Nancy 1, 1996. Français. NNT : 1996NAN19006 . tel-01753543

HAL Id: tel-01753543

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01753543>

Submitted on 29 Mar 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

UNIVERSITE HENRI POINCARÉ, NANCY 1

FACULTE DE MEDECINE DE NANCY

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE HENRI POINCARÉ, NANCY 1

G.D.F. ou Ecole Doctorale : Biologie et Santé

Spécialité : Neurosciences



**ETUDE NEUROANATOMIQUE DE VOIES ET SITES TRIGEMINAUX ET
NON TRIGEMINAUX IMPLIQUES DANS LE SYSTEME MANDUCATEUR
A L'AIDE DE MARQUEURS VITAUX EN FLUORESCENCE ET
HISTOCHIMIE CHEZ LE RAT**

THESE

Présentée et soutenue publiquement

le 12 Novembre 1996

pour l'obtention du titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE HENRI POINCARÉ, NANCY 1

par

STRAZIELLE CATHERINE

née le 09 Janvier 1960

à METZ (Moselle)

Membres du Jury:

Président : Pr. J. ROLAND (Nancy)
Rapporteur : Pr. R. LALONDE (Rouen)
Rapporteur : Dr. J. MARIANI (Paris)
Directeur de thèse : Pr. P. MAHLER (Nancy)
Examinateur : Pr. J.P. LOUIS (Nancy)
Examinateur : Dr. C. YEO (Londres)

✓



Je remercie,

Monsieur le Professeur J. ROLAND pour sa grande disponibilité et l'intérêt qu'il a toujours porté à mon égard. Il fut l'un des premiers à m'initier à la neuroanatomie.

Je le remercie également d'être présent dans ce Jury et d'en avoir accepté la présidence.

Monsieur le Professeur R. LALONDE pour son aide scientifique précieuse, ses conseils lors de la rédaction de ce manuscrit, ses qualités humaines et la communication de son enthousiasme pour la recherche.

Je le remercie également pour sa participation au Jury en tant que rapporteur de thèse.

Monsieur le Professeur J. MARIANI d'avoir accepté d'enrichir notre travail par ses critiques, fruit de sa longue expérience en recherche.

Je le remercie également pour ses encouragements et sa présence dans ce Jury en tant que rapporteur de thèse.

Monsieur le Professeur J.P. LOUIS pour ses qualités humaines, son concours dans l'analyse de notre travail et l'intérêt qu'il a manifesté à son égard.

Je le remercie également d'avoir accepté de faire partie de ce Jury.

Messieurs les Professeurs G. JACQUART et P. MAHLER de m'avoir permis de réaliser ce travail, ainsi que pour leurs conseils et la confiance qu'ils m'ont accordée lorsqu'ils m'ont accueillie dans leur laboratoire.

Je remercie également Monsieur le Professeur P. MAHLER d'avoir accepté de prendre la direction de ce travail après le départ en retraite de Monsieur le Professeur G. JACQUART, et de faire partie de ce Jury

Je remercie également Monsieur le Professeur C. YEO pour m'avoir accueillie dans son laboratoire et initiée aux subtilités des techniques d'HRP, pour ses conseils et sa gentillesse.

Je le remercie également d'avoir accepté de faire partie de ce Jury.

Merci aussi à tous ceux qui, par leur aide, leurs connaissances, leur amitié ou leur enthousiasme m'ont permis de présenter ce travail

A. BURLEY, L. MARCHAL, J. CHANEL en microscopie électronique,

S. DAVID pour la mise en page des tableaux,

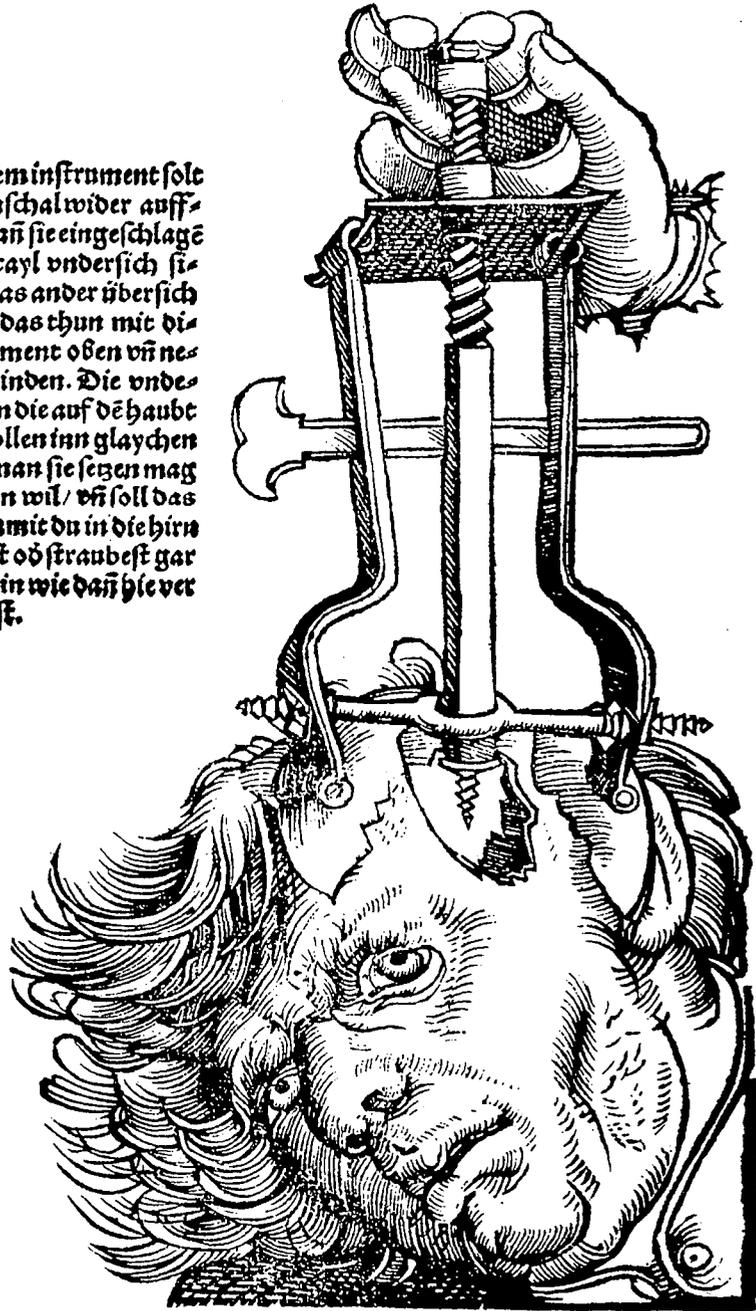
D. KAZUGUEL pour la préparation des diapositives,

*sans oublier le personnel des bibliothèques universitaires,
et beaucoup d'autres*

*Merci enfin à tous ceux qui me sont chers, pour leur aide de tous les instants et
la grande patience dont ils ont toujours fait preuve lors des irritations survenues
au fil de ce travail.*

Vnn den hauptwunden.

¶ Mit diesem instrument solt du die hirnschal wider auff-
creyben wann sie eingeschlagē
ist / vñ ein tayl vnder sich si-
het / vnd das ander übersich
vñ magst das thun mit die-
sem instrument oben vñ ne-
ben oder hinten. Die vnde-
ren lappen die auf dē haube
steen die sollen inn glaychen
geen das man sie setzen mag
wahin man wil / vñ soll das
strüblin damit du in die hirn-
schal borest od straubest gar
scharpff sein wie das hie ver-
zeychnet ist.



INTRODUCTION

La sphère crânio-faciale est à la naissance la région anatomique la plus développée. Elle forme un complexe anatomique assorti d'une diversité fonctionnelle remarquable.

- Déjà chez les Invertébrés, elle concentre les organes sensoriels.
- Puis, à partir des Vertébrés inférieurs, son organisation s'oriente vers la mise en place des fonctions vitales de nutrition avec l'ingestion alimentaire et la respiration.
- Elle participe également aux réactions comportementales de défense et d'agressivité chez l'Animal.

Ce rôle régresse considérablement chez l'Homme avec l'accession à la bipédie, la libération des membres antérieurs, le développement des mains préhensiles et l'apparition de l'outil.

Le museau disparaît et la face, située dans le prolongement du crâne chez l'animal quadripède, recule fortement pour s'encaster sous une masse crânienne hypertrophiée.

- De nouvelles fonctions basées sur la vie de relation se mettent en place, conjointement à cette cérébralisation.

La phonation et la mimique représentent l' "expression orale et faciale".

Toutes ces fonctions sont hiérarchisées, mais elles sont intriquées car elles utilisent le même support anatomique crânio-facial.

Elles apparaissent dans un ordre chronologique précis chez le jeune enfant, et nécessitent pour les plus élaborées, comme la phonation, des structures anatomiques matures.

La grande originalité de la sphère crânio-faciale est qu'elle forme un bloc fonctionnel, pair et symétrique. Ses différentes pièces anatomiques sont intégrées dans un équilibre dynamique unique sous la direction et le contrôle du système nerveux central.

Il semble en effet, que les informations proprioceptives des deux articulations temporo-mandibulaires soient enregistrées de la même façon que celles des deux organes vestibulaires.

Les nerfs crâniens, responsables de l'innervation de la sphère oro-faciale, assurent la jonction entre les deux niveaux, périphérique et central. Les fibres nerveuses se terminent dans le tronc cérébral au niveau de colonnes sensibles dorso-latérales et de colonnes motrices ventro-médianes, situées sur le plancher du quatrième ventricule.

Ces colonnes nucléaires représentent l'organisation neuronale segmentaire, premier niveau d'intégration des informations périphériques sensitivo-sensorielles.

La sensibilité oro-faciale repose sur un élément majeur, le système trigéminal, par lequel transite presque la totalité des informations somesthésiques.

L'importance de ses territoires d'innervation est à l'image d'un complexe nucléaire hypertrophié s'étendant sur toute la longueur du tronc cérébral, des colonnes sensitives de la moelle cervicale jusqu'à la partie supérieure du mésencéphale.

La sensibilité est de deux types :

- Superficielle, de nature extéroceptive, elle récupère les informations directement en rapport avec l'environnement extérieur. C'est une fonction sensorielle.

- Profonde, de nature proprioceptive, elle représente les informations nécessaires à l'évolution statique et dynamique du corps dans l'espace. Ne permettant pas l'identification directe du monde extérieur, elle n'est pas une fonction sensorielle.

Elle se trouve dans les muscles, tendons, ligaments et articulations.

Elle peut être considérée comme un des facteurs des grandes fonctions motrices, tonus postural, équilibration et coordination dynamique.

Nous allons nous intéresser dans notre étude à la proprioception oro-faciale inconsciente.

Etroitement liée à la fonction, comme nous venons de le voir, elle est la base des activités de fond de tout comportement moteur.

◆ *La première partie de notre travail traitera de l'innervation périphérique et de la systématisation des informations proprioceptives au sein de l'organisation sensori-motrice du système manducateur.*

◆ Ces informations afférentes, intégrées au niveau segmentaire, sont sous la dépendance de structures nerveuses nobles suprasegmentaires comme le cervelet, les noyaux sous-opto-striés, la formation réticulée ou le cortex cérébral.

Le deuxième volet de notre étude s'attachera à l'étude des rapports trigémino-cérébelleux et à l'intégration du contrôle cérébelleux dans le système manducateur.

◆ Ces différents éléments d'information et de contrôle s'inscrivent dans une unité fonctionnelle.

Une synthèse hodologique du système segmentaire crânio-facial va nous permettre, en apport avec les résultats que nous avons obtenus, d'émettre des hypothèses ou d'étayer les hypothèses déjà posées, concernant l'organisation fonctionnelle du système manducateur et son intégration au sein de l'équilibre dynamique de la sphère crânio-faciale.



Lorsque nous avons débuté notre activité de recherches au Laboratoire de Neuro-anatomie Fonctionnelle de la Faculté Dentaire de Nancy, l'équipe en place travaillait sur les rapports pouvant exister entre le cervelet et le complexe nerveux trigéminal impliqué dans les fonctions manducatrices chez l'animal.

Des résultats obtenus en ontogénèse et sur des modèles pathologiques ont suscité la poursuite des recherches dans deux axes différents:

- Une partie de l'équipe engageait une série de travaux sur les "bases neuro-biologiques du comportement alimentaire".
- La démonstration des rapports fonctionnels entre le système trigéminal et le cervelet nécessitait de passer à l'histologie pour systématiser anatomiquement ces rapports.

Nous nous sommes vu confier cette étude sur "l'organisation sensori-motrice de la sphère oro-faciale".

Nos travaux n'ont pas été réalisés dans l'ordre chronologique dans lequel nous allons les présenter.

Nous les avons débutés en 1986 par la mise en évidence des afférences trigémino-cérébelleuses par double marquage en fluorescence.

Entreprise à l'heure actuelle, cette étude bénéficierait d'une technologie en matière d'imagerie qui était malheureusement peu développée il y a quelques années.

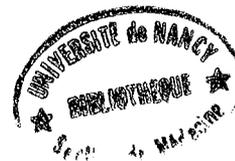
Les premiers résultats et la complexité du noyau mésencéphalique impliqué ont alors suscité toute l'étude concernant le niveau périphérique de la proprioception trigéminal.

Notre travail expérimental s'appuie sur une vaste recherche bibliographique: plutôt que de faire référence aux travaux les plus pertinents dans le domaine, nous avons volontairement répertorié les nombreux travaux traitant du sujet.

Notre liste est loin d'être exhaustive mais son ampleur reflète bien l'importance du rôle fonctionnel du système trigéminal au sein du complexe sensitivo-moteur crânio-facial.

PARTIE 1

La proprioception de la sphère oro-faciale.



1. Introduction

1. 1. La proprioception trigéminal

La proprioception prend naissance au niveau des récepteurs localisés dans les organes profonds de la vie de relation.

Elle est la sensation des mouvements propres de l'organisme, jouant sur les supports squelettique, musculaire et tendineux.

Cette proprioceptivité va renseigner à tout instant sur l'état de tension de toute cette organisation squeletto-musculaire et, en même temps, va contribuer au système de contrôle de la position des parties du corps et à celui de l'appréciation des mouvements dans l'espace.

Elle va donc donner à l'organisme la possibilité de diriger ses mouvements quels qu'ils soient.

En effet, ceux-ci, volontaires ou involontaires, interviennent sur un tableau de fond de motricité permanente, automatico-réflexe, statique mais aussi dynamique: le tonus de posture.

Ainsi, la proprioception est indissociable de l'équilibration et de la motricité pour une parfaite adaptation de l'acte moteur à l'environnement dans lequel l'individu évolue.

Au niveau crânio-facial, la proprioception est caractérisée par deux grands systèmes:

- Le système vestibulaire qui joue un rôle majeur dans l'équilibration. Cette fonction comprend, outre les informations vestibulaires, des impressions visuelles et des informations proprioceptives des muscles cervicaux.

- Le système proprioceptif trigéminal qui intègre l'appareil oculo-moteur et l'appareil manducateur.

Au niveau de ce dernier, il intervient à tout instant avec une grande précision, tant au repos mandibulaire que dans toutes les fonctions oro-faciales.

Il est à la fois l'ordinateur des fonctions dynamiques comme la mastication, de la régulation du tonus musculaire et de la mise en position de repos au cours des périodes statiques.

La proprioception de l'appareil manducateur est le principal objet de notre travail, mais nous verrons ultérieurement, dans la dernière partie de notre exposé, que ces deux systèmes, vestibulaire et trigéminal, doivent être considérés dans un ensemble crânio-facial. En effet, en interrelation permanente, ils assurent la réalisation de l'équilibre anatomo-physiologique régional.

1.1.1. Les récepteurs

- Le récepteur de la proprioception musculaire est par excellence le fuseau neuromusculaire, sensible à l'étirement.

Ces structures fusoriales ont été mises en évidence dans de nombreux muscles de la sphère oro-faciale, mais leur distribution varie considérablement suivant le muscle envisagé et ses différentes parties, suivant l'espèce animale, le régime alimentaire et par conséquent le type de mastication, ou enfin suivant des facteurs propres à l'animal considéré.

Il est à présent bien établi que ces récepteurs existent dans les muscles de fermeture (masséter, temporal et ptérygoïdien interne), mais ils semblent absents dans les muscles d'ouverture.

KUBOTA et al. (67) ont répertorié chez le boeuf 549 fuseaux dans le muscle masséter, 433 dans le muscle temporal, 192 dans le muscle ptérygoïdien médian et 3 dans le muscle ptérygoïdien latéral.

Par contre ils n'ont pas mis en évidence de fuseaux dans les muscles d'ouverture.

RAKHAWY et al. (117, 118) sont les seuls à avoir montré l'existence de ces récepteurs dans le muscle digastrique du rat.

De même, ils en ont isolé dans le muscle ptérygoïdien latéral, alors que des auteurs, avant eux, n'avaient pas constaté leur existence chez cet animal.

Pour KAWAMURA et al. (61), chez le chat, lorsque la mandibule est entraînée passivement en latéralité, l'activité électro-myographique du muscle ptérygoïdien latéral ne serait pas le résultat d'une activation des récepteurs fusoriaux mais d'autres récepteurs vraisemblablement localisés au niveau de l'articulation temporo-mandibulaire.

MATTHEWS (93) confirme l'absence de récepteurs fusoriaux, il émet par contre l'hypothèse que d'autres mécano-récepteurs intramusculaires pourraient jouer un rôle similaire.

- Les organes tendineux de GOLGI sont des récepteurs localisés dans les tendons et cloisons aponévrotiques juste à leur jonction avec les fibres musculaires.

Selon les auteurs, ils sont considérés fonctionnellement, ou comme faisant partie intégrante des fuseaux neuromusculaires, ou comme récepteurs indépendants. Mais, il est vrai que, malgré le rôle antagoniste des organes de GOLGI et des fuseaux neuromusculaires, ces deux types de récepteurs agissent en concomitance.

- Les mécano-récepteurs du ligament périodontal captent toutes les variations de pression et d'intensité des forces exercées au niveau de la dent.

BYERS et al. (11, 12) ont montré que cette innervation est de deux types :

- D'une part des mécano-récepteurs non encapsulés (analogues à ceux de RUFFINI), localisés dans les régions médianes de la racine dentaire sont en relation avec des fibres dont le corps cellulaire se trouve dans le ganglion trigéminal.

- D'autre part des mécano-récepteurs de même type, localisés dans les régions apicales de la racine dentaire, sont en relation avec des fibres dont le corps cellulaire se trouve dans le noyau mésencéphalique.

Selon LINDEN et al. (78, 79), ces fibres se différencieraient par leur seuil de stimulation, leurs connexions centrales et par conséquent leur signification fonctionnelle.

Par ailleurs, certains auteurs auraient mis en évidence l'existence de mécano-récepteurs intrapulpaires, mais ces résultats restent actuellement très discutés (AMANO et al., 5 - YOSHINO et al., 147).

- L'articulation temporo-mandibulaire possède un équipement proprioceptif double, capsulaire et tendineux, à la base, non seulement de toutes ses régulations propres mais aussi des régulations de l'activité musculaire.

Il n'est pas surprenant de trouver que les muscles contribuent, par leur propre innervation, à celle de l'articulation puisqu'ils assurent un haubanage périphérique de toute la zone articulaire.

1.1.2. Les voies afférentes

Les voies de la proprioception oro-faciale ne sont pas simples et semblent mal individualisées

- Si les fibres des fuseaux neuromusculaires empruntent la racine motrice pour aller se projeter sur le noyau mésencéphalique, les récepteurs tendineux de GOLGI, pourtant de même origine musculaire, emprunteraient la racine sensitive, abandonnant leur corps cellulaire dans le ganglion trigéminal pour aller se terminer dans le complexe nucléaire spinal et principal du nerf trijumeau.

- Pareillement, les voies de la proprioception périodontale sont doubles: si la majorité des afférences primaires emprunte la voie classique des fibres extéroceptives, avec un corps cellulaire localisé dans le ganglion trigéminal, quelques fibres périodontales de la racine sensitive auraient leur corps cellulaire situé dans la partie caudale du noyau mésencéphalique.

- L'articulation temporo-mandibulaire présente un schéma identique double: les fibres proprioceptives, d'origine capsulaire qui semblent adopter le même trajet que les récepteurs tendineux de GOLGI, alors que les autres, d'origine musculaire, se projettent sur le noyau mésencéphalique (26).

Il ne semble pas exister un seul type de proprioception mais plusieurs. Se singularisent-ils par leur trajet, leur projection centrale et une organisation anatomo-physiologique particulière ?

Le noyau mésencéphalique a longtemps été décrit comme le "ganglion de la proprioception".

Nous savons à présent qu'il n'est pas le seul et qu'il partage ses afférences proprioceptives avec le ganglion trigéminal.

GREGG et al. (38) ont montré, au niveau de ce ganglion, un arrangement des péricaryons en différentes colonnes longitudinales, correspondant aux champs oro-faciaux périphériques. Les prolongements centraux se projettent suivant une organisation somatotopique précise sur le complexe sensitif spinal et principal du nerf trijumeau.

Par contre, le noyau mésencéphalique suscite de nombreuses questions tant au niveau de sa systématisation que de sa fonction.

1.2. Le noyau mésencéphalique du trijumeau

Bien qu'il fut longtemps considéré comme le simple homologue d'un ganglion périphérique, tous les auteurs actuels s'accordent à considérer le noyau mésencéphalique comme un relais majeur dans l'organisation sensori-motrice de la face. Unique en son genre, il se singularise à différents niveaux.

- La première originalité de ce noyau est sa localisation au sein même du système nerveux central: en effet, les fibres qui s'y projettent sont assimilables à des afférences viscérales spéciales puisqu'elles sont issues d'éléments structuraux d'origine branchiale et pourtant, leurs corps neuronaux ne sont pas situés dans le ganglion périphérique trigéminal mais au sein même du tronc cérébral.

LAGET (70) parle de "neurones pseudo-unipolaires en position ectopique". Le noyau forme la partie la plus rostrale du complexe nucléaire trigéminal du tronc cérébral.

Proche du plan sagittal médian, il est composé d'une colonne de cellules qui s'étire, sur environ 4 mm, du noyau moteur du trijumeau (sous le plancher du quatrième ventricule) jusqu'à la commissure postérieure, au bord de la substance grise périaqueducale.

- Le noyau mésencéphalique se distingue également par l'aspect morphologique des cellules qui le composent et les opinions, sur ce sujet, sont très diversifiées. S'il est généralement admis que les cellules sont rondes ou ovalaires, qualifiées de pseudo-unipolaires par leur forme caractéristique en T propre à toute cellule de type ganglionnaire, certains auteurs notent la présence de cellules multipolaires au sein du noyau :

Déjà, au début du siècle, CAJAL (1909), cité par SHIGENAGA et al. (129) y distinguait quelques cellules multipolaires. Mais, il les considérait comme ectopiques et appartenant au noyau vestibulaire supérieur.

En 1984, WALBERG (142) décrit, chez le chat, trois types morphologiques différents:

- de grosses cellules ovalaires pseudo-unipolaires d'environ 35 à 65 μm .
- de petites cellules ovalaires, de même configuration que les précédentes, d'un diamètre inférieur à 30 μm .
- des cellules multipolaires de 30 à 50 μm de diamètre.

Celles-ci semblent localisées essentiellement dans la partie pontique du noyau, ce qui amène l'auteur à considérer l'étroite proximité du noyau avec le locus coeruleus et à mettre en garde contre une certaine confusion cellulaire entre les deux structures nucléaires.

Un an plus tard, NOMURA et al. (102, 103) prouvent l'existence de cette population de cellules multipolaires chez le chat.

Après injection d'HRP dans les différents troncs nerveux du trijumeau, ces auteurs démontrent que 40% des cellules marquées sont de forme multipolaire. Elles sont situées dans la partie rostrale du noyau, en regard du colliculus supérieur. Elles possèdent de 1 à 9 dendrites et proviennent principalement des récepteurs fusoriaux des muscles de fermeture (soit 57% de la population marquée) et d'un petit nombre de récepteurs périodontaux (soit 6% de cette population).

- Pour certains auteurs, cette hétérogénéité histologique serait le reflet de facteurs embryologiques.

HISCOCK et STRAZNICKY (45) montrent, chez l'embryon du poulet, que le noyau mésencéphalique s'organise très précocement, entre le deuxième et le cinquième jour de postincubation: toutes les cellules sont générées en 48 heures, ce qui les classe parmi les neurones les plus rapidement formés dans le mésencéphale.

Une fois le noyau numériquement complet, les auteurs s'étonnent d'une grande hétérogénéité dans la morphologie cellulaire : les cellules, de forme générale multipolaire, se regrouperaient et garderaient une certaine cohésion entre elles par l'intermédiaire de leurs prolongements.

Après l'établissement de la fonction, les cellules perdraient ces prolongements pour adopter une forme pseudo-unipolaire.

Cette hypothèse est reprise et confirmée par de nombreux auteurs :

- ALLEY (2) remarque que les cellules multipolaires du noyau sont en nombre plus important chez l'embryon que chez l'adulte.

- SHINEGANA et al. (129, 130) récemment, dans leur étude morphologique, suggèrent que les cellules multipolaires sont la forme immature des cellules pseudo-unipolaires.

- FACCIOLI et al. (30) montrent que le jeune canard présente une population de cellules multipolaires significativement plus importante en nombre que celle du canard adulte.

Par contre, ils démontrent que le lapin se caractérise, quelque soit l'âge, par une population homogène de cellules unipolaires.

Ainsi il est certain que le facteur "maturation" intervient, mais il semblerait que la variabilité des résultats dépende également d'une spécificité animale.

Outre cette évolution morphologique au cours de la maturation, le noyau mésencéphalique se caractérise par une double origine embryologique, ce qui ouvre la porte à de nouvelles hypothèses.

Déjà en 1945, PIATT (114), par des séries de transplantations sur l'embryon d'un Batracien (Amblyostome), montre que les cellules du noyau mésencéphalique sont d'origine crestale.

NARAYANAN et al. (100) affirment plus récemment qu'elles sont issues des crêtes neurales mésencéphaliques et métencéphaliques.

Mais il apparaît très probable que les neuroblastes de la plaque alaire prennent part à l'organisation de ce noyau. LEWIS et al. (73) confirment cette hypothèse par autohistoradiographie.

Peut-on mettre cette dualité embryologique en rapport avec l'hétérogénéité morphologique et/ou fonctionnelle ?

Il faut noter que les noyaux des nerfs crâniens sont tous formés de deutoneurones centraux issus des neuroblastes de la lame alaire. On peut remarquer d'ailleurs que toute la colonne trigéminal a une origine unique et qu'elle n'est composée que de deutoneurones.

Est-il légitime par conséquent de différencier deux populations cellulaires distinctes au sein du noyau mésencéphalique : cellules crestales à l'origine des protoneurones sensoriels, directement en relation avec la périphérie et neuroblastes de la plaque alaire à l'origine des deutoneurones présents au sein du noyau?

- Enfin, des caractéristiques fonctionnelles excluent totalement le noyau mésencéphalique du rôle de simple ganglion.

Le noyau est organisé en groupes cellulaires. Des contacts jointifs, de type "zona adherens" entre cellules adjacentes ont été mis en évidence en microscopie électronique par HINRICHSEN et al. (43).

Des couplages de type électronique signent fonctionnellement ces contacts intercellulaires. Leur signification est encore inconnue : synchronisation de l'activité cellulaire mésencéphalique et amplification de l'information destinée au noyau moteur sont les principales hypothèses retenues.

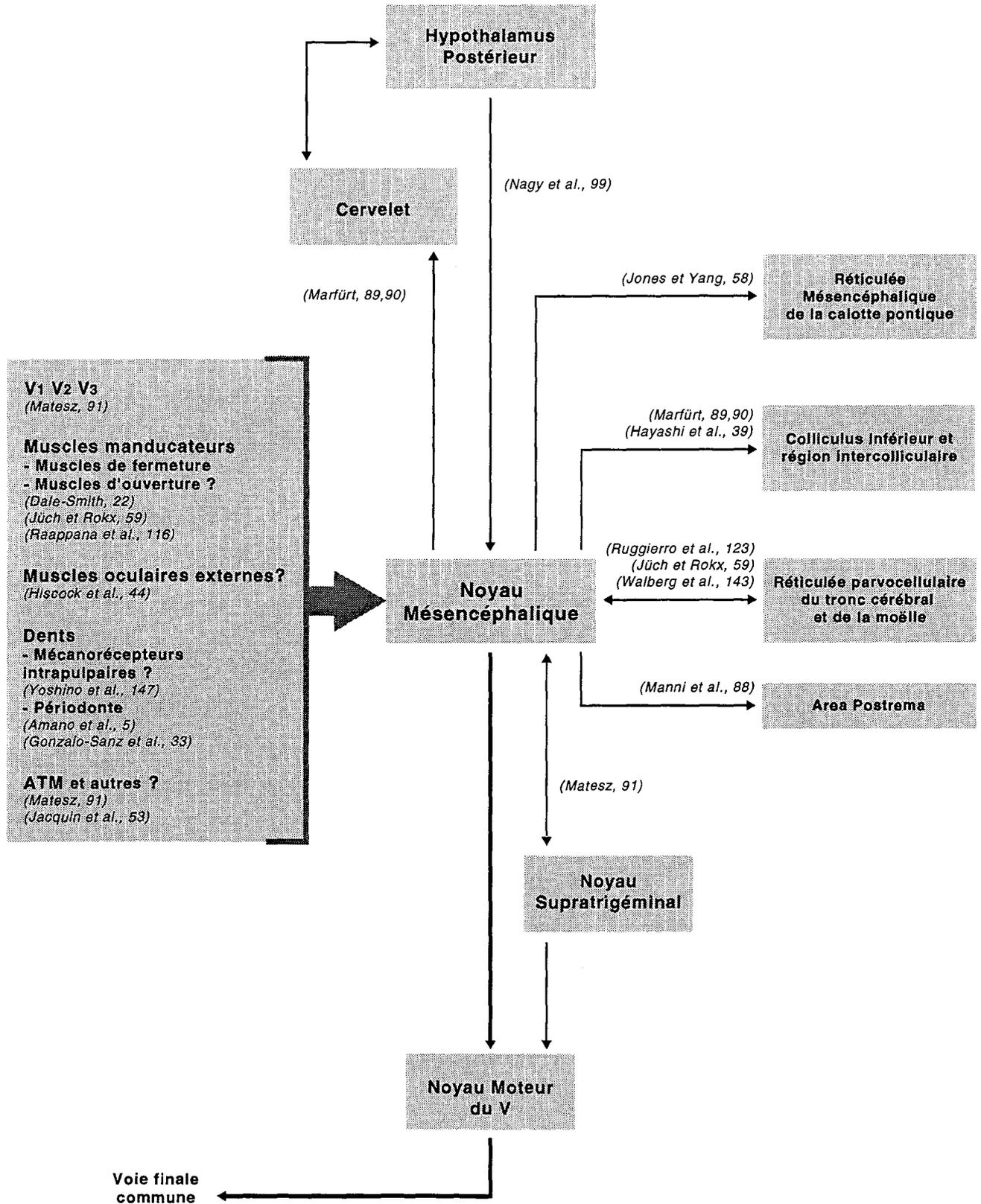
De plus, la mise en évidence ultrastructurale de synapses de types axo-somatique et axo-dendritique incitent ces auteurs à attribuer à ces cellules une fonction plus élaborée que celle de simples cellules ganglionnaires.

Ces synapses sont à mettre en rapport avec la nature des connexions que le noyau établit avec la périphérie ou d'autres structures supra-segmentaires de contrôle (voir planche 1).

Outre les afférences périphériques classiquement décrites par les auteurs (fuseaux neuromusculaires des muscles masticateurs et mécano-récepteurs périodontaux, 22, 32, 116), MATESZ (91) y localise des afférences de nature diverse, non proprioceptive et AMANO et al. (5), YOSHINO et al. (147) suggèrent la projection d'afférences issues de mécano-récepteurs intrapulpaires.

Participant aux voies réflexes, les prolongements centraux de ces afférences primaires se projettent en retour, directement ou indirectement, sur le noyau moteur du trijumeau et, par le biais de la rétillée, sur les noyaux moteurs du nerf facial et du nerf grand hypoglosse, tous les deux impliqués dans la motricité de l'appareil manducateur (91, 116, 119, 123).

Enfin, la grande originalité fonctionnelle du noyau est qu'il possède des connexions centrales importantes avec la formation réticulaire mésencéphalique, pontique et bulbaire, le cervelet et l'hypothalamus, tous responsables de l'activité neuronale basale (59, 87, 88, 90, 99, 119).



- Planche 1 -
 Le Noyau mésencéphalique du trijumeau et ses connexions

Nous venons de voir que l'organisation périphérique et segmentaire de la proprioception oro-faciale est complexe et mal individualisée.

- Existe-t-il plusieurs types d'informations proprioceptives?
- Ont-elles des trajets afférents différents, une systématisation anatomo-fonctionnelle propre, en fonction de l'organe récepteur ?
- Les muscles impliqués dans les fonctions masticatrices, possèdent-ils tous des fuseaux neuro-musculaires ?

Nous venons de voir que le noyau mésencéphalique ne semble pas être l'homologue d'un ganglion périphérique ou même d'un simple noyau de la proprioception.

- Les travaux existants portent essentiellement sur le chat ou le lapin; le rat présente-t-il des spécificités d'espèce ?
- Quelle est son organisation cellulaire, sa systématisation topographique ?
- La population des cellules multipolaires existe-t-elle et à quoi sert-elle ?

La proprioception est une composante indissociable de l'activité motrice..

- L'étude du noyau moteur du trijumeau permet-elle d'établir un parallèle entre l'organisation architectonique du système sensitif et du système moteur ?

C'est dans le but d'éclaircir cette complexité et de tenter de répondre aux questions posées au fil de notre exposé que nous nous proposons d'entreprendre un travail hodologique et topographique des afférences proprioceptives oro-faciales mésencéphaliques.

Nous espérons ainsi contribuer à la compréhension de l'organisation fonctionnelle sensori-motrice de cette région chez le rat.

Notre étude a porté essentiellement sur l'étude du nerf mandibulaire, troisième branche du nerf trijumeau.

Seul nerf mixte, son contingent moteur est responsable de l'innervation de toutes les structures impliquées dans l'activité motrice de l'appareil manducateur.

Un marquage périphérique distal de ses différentes branches nous a permis de systématiser les populations cellulaires centrales issues des contingents sensitifs et moteurs et d'en étudier l'organisation topographique.

Nous avons utilisé un traceur rétrograde , la peroxidase de raifort ou HRP libre.

Nous avons choisi d'appliquer l'HRP directement sur les branches nerveuses plutôt que de l'injecter à proximité des récepteurs, dans la partie charnue des muscles ou dans le périodonte.

Cette technique se révèle plus sélective et plus efficace car elle infiltre toutes les unités motrices.

Elle nous permet ainsi une étude précise, à la fois qualitative et quantitative.

2. Matériels et méthodes

2.1. Le rat : sphère oro-faciale et innervation

Il est indispensable pour notre travail, de rappeler quelques notions anatomiques de la sphère oro-faciale du rat.

Nous avons utilisé les travaux de HEBEL et STROMBERG. (40).

L'organisation topographique de la musculature oro-faciale et la systématisation du nerf trijumeau sont présentées sous forme de schémas (planches 2 et 3).

Le nerf mandibulaire, principal élément nerveux de la sphère orale, est constitué de deux racines, sensitive et motrice.

A son niveau d'émergence, au trou ovale, il abandonne une branche méningée pour la dure-mère et se divise en deux troncs principaux, antérieur et postérieur.

- Le tronc antérieur donne successivement :
 - le nerf massétérique passe entre l'apophyse coronéide et le condyle mandibulaire par l'échancrure sigmoïde et entre dans le muscle masséter par sa face profonde.
 - le nerf temporal profond adopte un trajet dorsal vers le muscle temporal.
 - le nerf buccal qui passe entre les muscles temporal et masséter et va se perdre dans la muqueuse de la joue.
 - le nerf ptérygoïdien latéral innerve le chef latéral du muscle homonyme.

- Le tronc postérieur donne :
 - le nerf auriculo-temporal adopte un trajet quasi horizontal derrière le condyle mandibulaire, passe sous l'apophyse zygomatique du temporal et se perd dans l'épaisseur cutanée de la région temporale.
 Il donne, au fur et à mesure de son trajet, une branche aux nerfs buccaux (branches du VII), une branche articulaire pour l'articulation temporo-mandibulaire, des branches pour la parotide et, enfin, le nerf auriculaire supérieur pour l'oreille externe.
 - le nerf ptérygoïdien médian innerve le muscle homonyme.
 - le nerf lingual, rejoint par la corde du tympan, croise latéralement la mandibule et le canal sublingual et continue sa course jusqu'à la pointe de la langue.
 Il innerve sur son trajet la glande sublinguale et la muqueuse de la cavité buccale.
 - le nerf alvéolaire inférieur donne au niveau du foramen mandibulaire le nerf mylo-hyoïdien qui innerve le muscle homonyme, le ventre antérieur du digastrique, le muscle transverse de la mandibule et les téguments du menton.

- Planche 2 -

Anatomie du Rat (d'après HEBEL et STROMBERG, 1986)

Muscles de la région tête et cou.

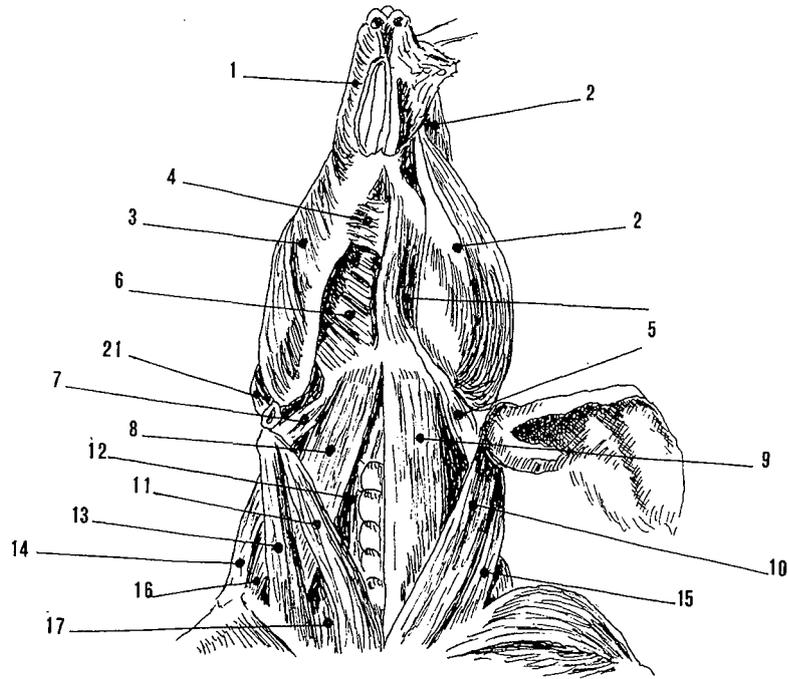
Schéma A : face ventrale

Schéma B : Face latérale (côté droit). Plan musculaire superficiel.

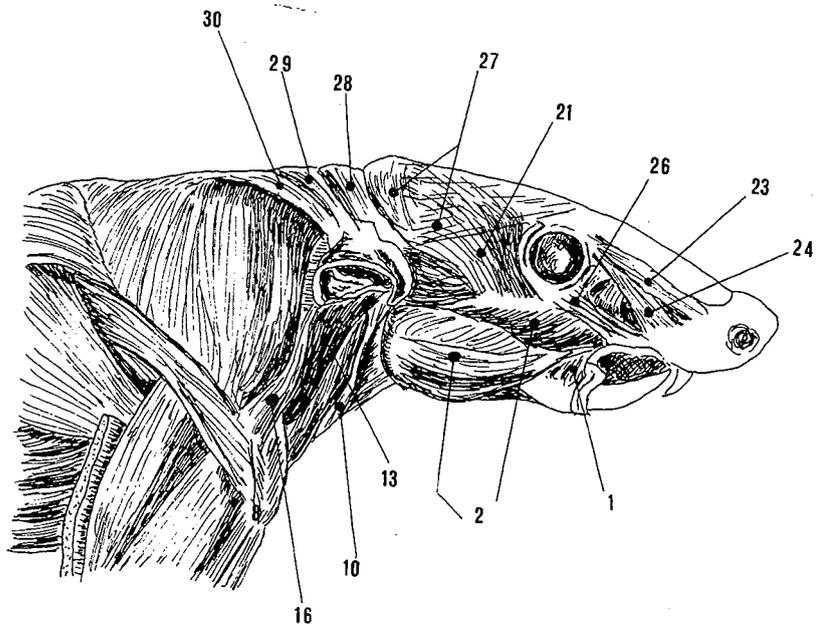
Schéma C : Face latérale (côté droit) . Plan musculaire profond.

- 1 m. buccinator
- 2 m. masseter superficialis
- 3 m. masseter profundus
- 4 m. transversus mandibularis
- 5 m. digastricus
- 6 m. mylohyoideus
- 7 m. stylohyoideus
- 8 m. omohyoideus
- 9 m. sternohyoideus
- 10 m. sternomastoideus superficialis
- 11 m. sternomastoideus profundus
- 12 m. sternothyroideus
- 13 m. cleidomastoideus
- 14 m. rhomboideus capitis
- 15 m. trapezius clavicularis
- 16 m. omotransversarius
- 17 m. longus capitis
- 18 m. romboideus cervicis
- 19 m. supraspinatus
- 20 m. splenius
- 21 m. temporalis
- 22 m. orbicularis oculi
- 23 m. levator labii maxillaris
- 24 m. caninus
- 25 m. levator nasolabialis
- 26 m. zygomaticus
- 27 m. frontoscutularis
- 28 m. interscutularis
- 29 m. cervicoauricularis cranialis
- 30 m. cervicoauricularis caudalis

A



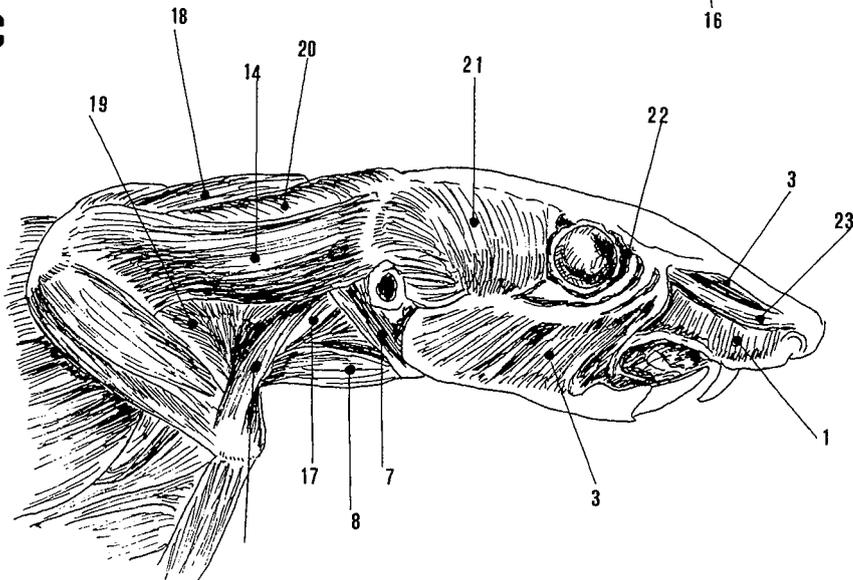
B

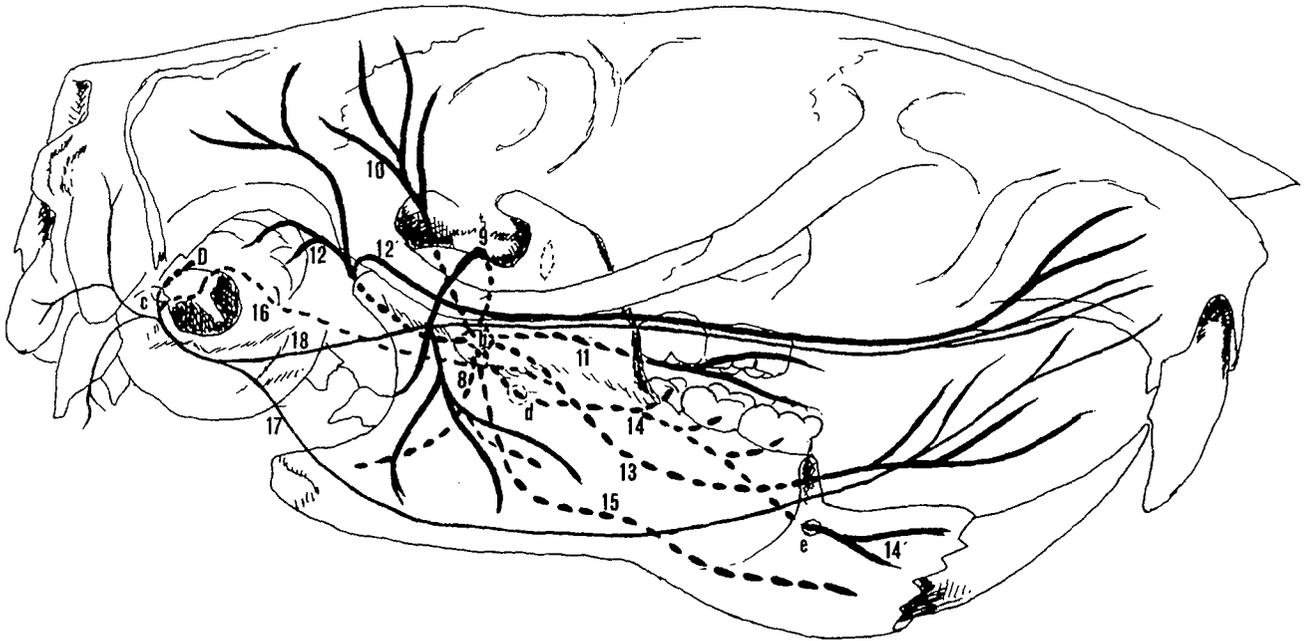


- Planche 2 -

Anatomie du rat : muscle de la tête et du cou

C





- Planche 3 -

Anatomie du Rat (d'après HEBEL et STROMBERG, 1986).

Innervation sensori-motrice de la région oro-faciale

- | | |
|-----|--------------------------------|
| C | n. mandibularis |
| 8 | n. pterygoideus med. |
| 9 | n. massetericus |
| 10 | n. temporalis prof. |
| 11 | n. buccalis |
| 12 | n. auriculotemporalis |
| 12' | branches pour les nn. buccales |
| 13 | n. lingualis |
| 14 | n. alveolaris mandibularis |
| 14' | n. mentalis |
| 15 | n. mylohyoideus |
| D | n. facialis (VII) |
| 16 | chorda tympani |
| 17 | n. marginalis mandib. |
| 18 | nn. mentales |
| b | foramen ovale |
| c | for. stylomastoideum |
| d | for. mandibulae |
| e | for. mentale |

Il faut noter que GREENE (37) a un avis différent sur la distribution des branches du tronc postérieur.

Il individualise le nerf mylo-hyoïdien et le situe entre les nerfs auriculo-temporal et lingual.

Il inclut le nerf ptérygoïdien médian dans le tronc antérieur, avec le nerf ptérygoïdien latéral.

A la suite de nos dissections, il nous a semblé devoir nous ranger à l'avis des premiers auteurs cités.

2.2. Expérimentation 1

2.2.1. Principe de la technique

La peroxidase de raifort (HRP ou Horseradish Peroxidase) est une glycoprotéine d'un poids moléculaire de 40.000 daltons et d'un diamètre de 3 nm.

Elle est constituée de 20 isoenzymes de points isoélectriques compris entre 3,5 et 9,0.

Elle contient un hème essentiel pour son activité histo-chimique.

Les isoenzymes qui possèdent l'activité peroxidasique la plus importante ont des points isoélectriques compris entre 5,5 et 7,6. Il semblerait que les isoenzymes basiques de l'HRP soient plus performants que les isoenzymes acides.

Ainsi l'HRP peut produire des résultats différents.

L'incorporation de l'enzyme dans la fibre nerveuse se fait par pinocytose.

Si la captation est non spécifique de l'HRP, par contre le transport semble sélectif : en effet, certains isoenzymes sont incorporés dans des vésicules de pinocytose mais ne sont pas transportés (MESULAM et al., 95, 96).

La captation de l'HRP par pinocytose est fonction également de l'activité neurosécrétoire de la cellule puisque le "turn-over" membranaire doit être respecté : toutes les membranes résultant de l'exocytose doivent nécessairement être utilisées pour des phénomènes d'endocytose.

Le transport des vésicules d'HRP se fait par le flux axonal rétrograde. Au niveau du soma, l'enzyme passe dans le système des sacs et citernes endoplasmiques et golgiennes avant d'être digéré au niveau des vacuoles lysosomiales.

La révélation de l'enzyme se fait par réaction histo-chimique au moyen d'un chromogène. Le tissu est incubé dans un milieu contenant du peroxyde d'hydrogène et un chromogène (en général un dérivé du benzène).

Sous l'influence du complexe peroxide-peroxidase, le chromogène s'oxyde et prend une coloration particulière, bleu-noir pour le TMB, brune pour le DAB.

Cette réaction est liée à la molécule; elle dépend des charges de surface, du pH du milieu et de la concentration de peroxyde d'oxygène.

Le TMB (3, 3', 5, 5' tétraméthylbenzidine) est le chromogène utilisé par excellence pour la microscopie optique. Peu toxique, la réaction est importante, facilement décelable mais peu stable.

La coloration des neurones varie d'une très fine granulation du péricaryon jusqu'à une coloration intense de toute la cellule, analogue à la coloration de GOLGI.

2.2.2. Matériel biologique

L'étude porte sur une population de 44 rats adultes de souche WISTAR (22 mâles et 22 femelles) d'un poids moyen de 250 à 300 grammes.

Suivant le nerf intéressé par le marquage, les rats sont divisés en 11 groupes de 4 rats (2 femelles - 2 mâles).

• Dix groupes ont subi une application de cristaux d'HRP sur l'extrémité distale du nerf concerné :

- Le nerf massétérique pour le groupe 1 (n. masseterius)
- La racine motrice à l'émergence du foramen ovale pour le groupe 2 (radix motoria)
- Le nerf auriculo-temporal pour le groupe 3 (n. auriculotemporalis)
- Le nerf ptérygoïdien médial pour le groupe 4 (n. pterygoideus medialis)
- Le nerf mylo-hyoïdien pour le groupe 5 (n. mylohyoideus)
- Le nerf alvéolaire inférieur pour le groupe 6 (n. alveolaris mandibularis)
- Le tronc mylo-hyoïdien - nerf alvéolaire pour le groupe 7 (tronc proximal avant sa bifurcation).
- Le nerf lingual pour le groupe 8 (n. lingualis)
- La racine sensitive à l'émergence du foramen ovale pour le groupe 9 (radix sensoria)
- Le nerf mandibulaire pour le groupe 10 (radix sensoria)

• Les rats témoins constituent le groupe 11.

2 rats sont opérés mais non marqués.

2 rats subissent un marquage de l'articulation temporo-mandibulaire (marquage de la cavité articulaire).

Notons que racine sensitive et racine motrice ont été injectées à l'émergence du trou ovale. A ce niveau, les 2 racines ne sont déjà plus individualisées mais commencent à se diviser en branches périphériques.

Par conséquent, notre terminologie constitue un abus de langage.

Pour ces deux groupes, les cristaux d'HRP sont déposés dans la partie la plus proximale des nerfs, au niveau de leur furcation.

2.2.3. Méthodes

-Technique chirurgicale (planche 4)

Avant toute intervention les animaux sont pesés et anesthésiés par voie intrapéritonéale à l'aide d'Imalgène 500 (à raison de 150 mg / kg de poids corporel). Ils sont placés en contention pour immobiliser la tête.

L'abord des branches nerveuses ou du nerf mandibulaire à son émergence au niveau du foramen ovale se fait toujours suivant la même voie.
Tous les marquages se font unilatéralement.

Après avoir rasé l'animal, la peau est incisée horizontalement de la seconde rangée de vibrisses jusqu'au pavillon de l'oreille. Une incision en arc de cercle en avant du lobe auriculaire complète la première.

Les muscles temporal, en haut et massétérique en bas, sont situés de part et d'autre d'une lame horizontale fibreuse et aponévrotique préfigurant l'apophyse zygomatique sous-jacente.

Dans un premier temps, les insertions musculaires sont libérées, l'apophyse osseuse est mise à jour et sectionnée de la racine transverse du temporal, en arrière, jusqu'à la suture temporo-malaire, en avant.

Le second temps consiste à dégager la fosse temporale en réclinant vers le bas et l'avant le muscle temporal jusqu'à son insertion distale sur l'apophyse coronoïde.

L'articulation temporo-mandibulaire est mise à nu.

Notons que la capsule articulaire est très fine, membraneuse et le haubanage se fait par les fibres musculaires des différents muscles de la région : le hauban externe est composé en arrière par des fibres profondes du temporal et en avant par des fibres du masséter. Les muscles ptérygoïdiens médian et latéral assurent le hauban interne postérieur et antérieur (Photo A).

Le nerf massétérique est isolé à ce niveau. Il passe l'échancrure sigmoïde dans une gaine fibromusculaire adhérente à la face antérieure du condyle mandibulaire. (Photo B).

Il pénètre le muscle masséter par sa face profonde.

La capsule articulaire est ouverte et l'articulation est luxée par traction externe du condyle mandibulaire, mettant à jour la fosse ptérygo-maxillaire.

La dissection des fibres musculaires du ptérygoïdien latéral met à jour toutes les branches nerveuses constituant le tronc postérieur du nerf mandibulaire. (Photo C).

Le plus postérieur est le nerf auriculo-temporal avec un trajet quasi-horizontale vers l'arrière sous l'apophyse zygomatique du temporal.

Le nerf alvéolaire inférieur est le plus gros. Il a un trajet vertical dans l'épaisseur du ptérygoïdien latéral (Photo D).

Avant son entrée dans le canal dentaire, il donne le nerf mylo-hyoïdien (pour isoler les deux nerfs et leur bifurcation il est préconisé de sectionner la partie supérieure du ramus mandibulaire). Dans sa partie proximale, il semble donner un second rameau nerveux collatéral qui se dirige vers le nerf ptérygoïdien médial, en adoptant un trajet oblique vers le bas et l'arrière.

Entre les deux branches précédentes, nerf auriculo-temporal et nerf alvéolaire inférieur, le nerf ptérygoïdien médial, de petit diamètre, se dirige vers le muscle homonyme.

Le nerf lingual suit le trajet du nerf alvéolaire inférieur mais dans un plan plus antérieur et plus profond.

Le tronc antérieur est amarré à l'os temporal par des fibres ligamentaires, chemine sur le plafond de la fosse et récupère, au fur et à mesure de son trajet vers le foramen ovale, des fibres du nerf ptérygoïdien latéral, du nerf buccal et du nerf temporal profond.

Les nerfs intéressés par le marquage sont coupés et placés sur un petit carré de parafilm pour les isoler du reste du champ opératoire (ce dernier a été lavé préalablement).

Au niveau de l'extrémité proximale du nerf, les fibres sont dilacérées pour permettre une meilleure captation du traceur (Photo E).

Quelques cristaux d'HRP (SIGMA, type VI) sont appliqués à la surface des fibres pendant une durée de 90 minutes (le nerf devient turgescence). Le champ opératoire est alors soigneusement rincé au sérum physiologique (solution saline à 0,9%) pour éviter toute contamination.

La mandibule est replacée en position normale, les muscles rabattus et la zone cutanée suturée.

Dans le groupe des rats témoins, 2 rats subissent la même intervention jusqu'au foramen ovale et le champ opératoire est refermé et suturé aussitôt, sans application de cristaux d'HRP.

Les 2 animaux restants du groupe sont opérés selon la technique décrite précédemment jusqu'au plan de dégagement de l'articulation temporo-mandibulaire. Une petite incision de la capsule est pratiquée et des cristaux d'HRP sont introduits directement dans la cavité articulaire.

Nous tentons, dans cette dernière intervention, de marquer directement les récepteurs articulaires de la capsule.

- Planche 4 -

Dissection de la tête du Rat (côté droit).

Voie d'abord chirurgicale du nerf mandibulaire et de ses branches.

Photo A

Articulation temporo-mandibulaire

Le condyle mandibulaire et son haubanage musculaire.

Photo B

Plan du tronc temporo-massétérique dans la région précondylienne et passage du nerf massétérique au niveau de l'échancrure sigmoïde.

Photo C

Trajet du nerf alvéolaire inférieur dans la fosse ptérygo-maxillaire.

Photo D

Mise en évidence des différentes branches du nerf mandibulaire dans la fosse ptérygo-maxillaire
(tronc postérieur formé de ses 4 nerfs principaux et tronc antérieur temporo-massétérique).

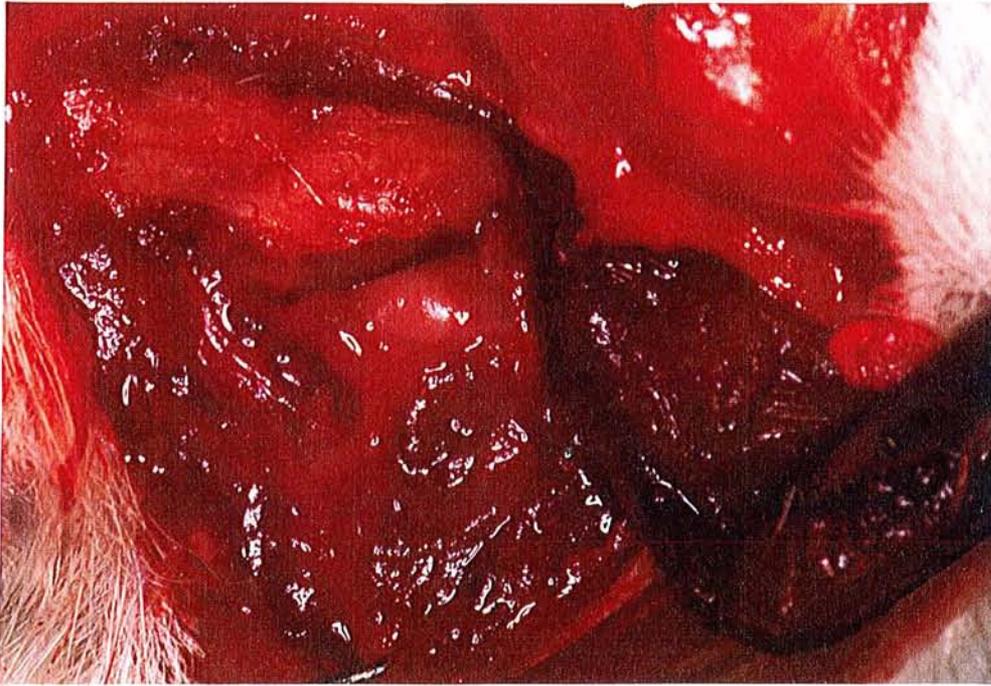
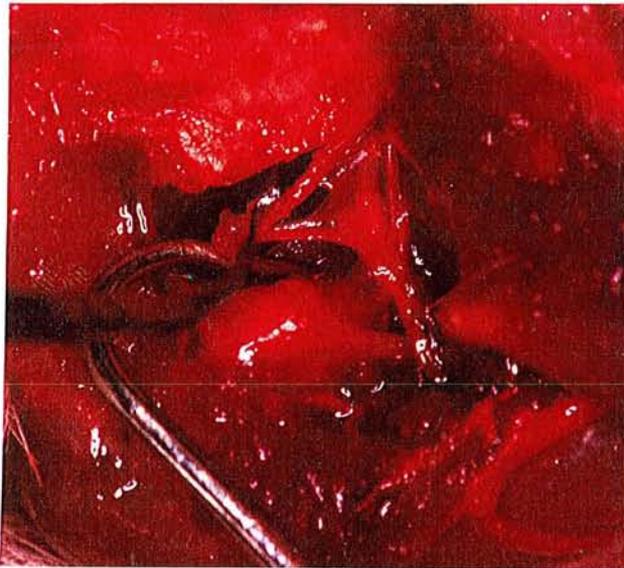
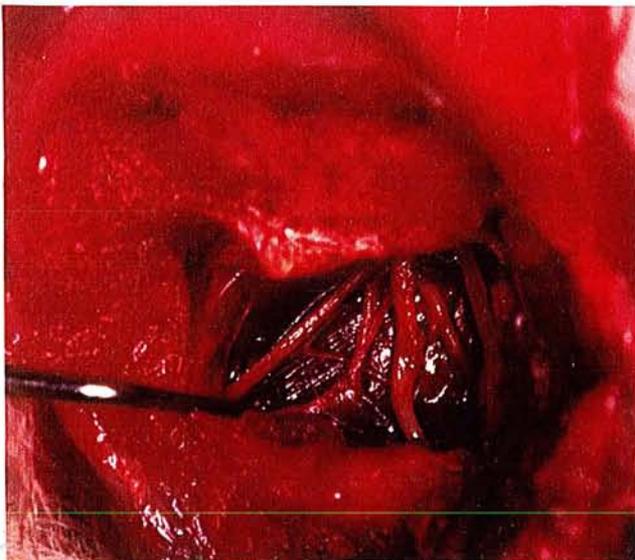
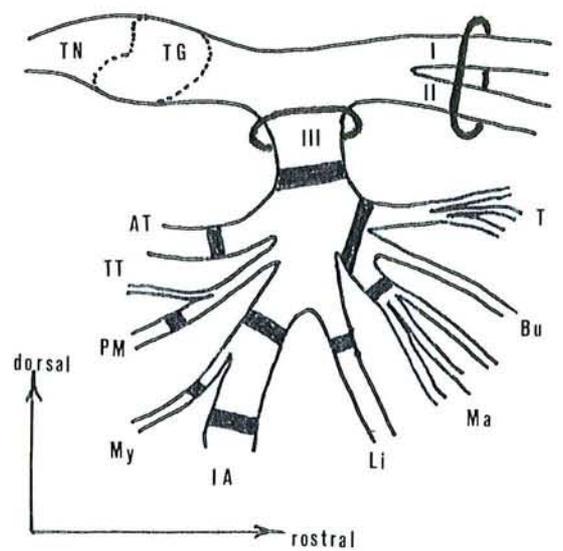
Figure E

Schéma du nerf mandibulaire et de ses branches.

TN	Nerf trigéminal
TG	Ganglion trigéminal
AT	Nerf auriculo-temporal
TT	Nerf du tenseur du tympan
PM	Nerf ptérygoïdien médial
My	Nerf mylo-hyoïdien
IA	Nerf alvéolaire inférieur
Li	Nerf lingual
Ma	Nerf massétérique
Bu	Nerf buccal
T	Rameaux temporaux
I	Nerf ophtalmique
II	Nerf maxillaire
III	Nerf mandibulaire

A

25

**B****C****D****E**

Tous les animaux sont sacrifiés 48 ± 12 heures. après l'intervention.

Des temps, plus courts ou plus longs, provoquent une diminution de l'intensité du marquage ou même une absence de marquage des sites qui normalement sont faiblement colorés.

Notons que lors du temps de survie, les animaux se nourrissent sans problème malgré la mutilation. Toutefois, ils peuvent parfois présenter des troubles oculaires du côté opéré, certainement dûs à une atteinte de l'anneau oculaire musculo-tendineux lors de la dissection du faisceau antérieur du muscle temporal.

-Traitement des tissus

Le temps de survie écoulé, les rats sont anesthésiés profondément (Nesdonal, 100 mg / kg de poids corporel) et perfusés par voie intracardiaque au niveau de l'aorte ascendante avec un litre de sérum physiologique hépariné (solution saline à 0,9%), suivi d'un litre d'une solution de paraformaldéhyde - tampon phosphate 0,1M à 4% (à pH 7,4) et de 2 bains successifs de 500ml de sucrose - tampon phosphate 0,1M à une concentration respective de 10% et 20 % et à une température de 4°C.

L'encéphale est alors prélevé et immergé 24 heures au froid dans un bain de sucrose tamponné à 30%.

Des coupes de 50 μm sont réalisées au microtome à congélation et recueillies dans une solution de tampon phosphate 0, 1M.

Pour chaque groupe de rats, les coupes sont réalisées dans un plan sagittal pour deux animaux et dans un plan frontal pour les deux autres.

Les coupes sont immédiatement traitées en histochimie.

L'activité peroxidasique des tissus marqués par l'HRP est révélée par le 3,3',5,5' tétraméthylbenzidine (TMB) suivant la technique de MESULAM (95, 96).

Les coupes sont montées sur lames gélatinées.

Une coupe sur deux est colorée au rouge neutre (solution à 1%).

Enfin, toutes sont déshydratées dans des bains successifs et croissants d'éthanol et dans un bain de xylène avant d'être recouvertes par une lamelle.

- Observation des tissus

L'observation des coupes sériées se fait au moyen d'un microscope (LEITZ - ORTHOPLAN) en lumière blanche et en lumière polarisée. Cette dernière permet une meilleure observation du marquage des fibres nerveuses et de leurs terminaisons.

Les structures nerveuses marquées sont repérées à l'aide de l'atlas cytoarchitectonique de PAXINOS et WATSON (109) et reproduites sur support papier à l'aide d'une chambre claire.

- Méthode Quantimétrique

Une étude quantimétrique des neurones mésencéphaliques marqués à l'HRP est réalisée pour les 10 premiers groupes de rats.

Le comptage des cellules se fait en ne comptabilisant qu'une coupe sur deux et le nombre total des cellules colorées est estimé par calcul suivant la formule de KONINGSMARK (65):

$$N = n \times S \times s^{-1}$$

où N est le nombre total de cellules estimées (nb. c. e.)

n est le nombre total de cellules comptées (nb. c. c.)

S est le nombre total de coupes histologiques intéressant le noyau mésencéphalique

s est le nombre de coupes histologiques utilisées lors du comptage

Le noyau mésencéphalique, pour cette étude quantimétrique, est divisé arbitrairement en 3 zones topographiques:

- La zone 1 correspond à la partie caudale pontique du noyau.
- La zone 2 correspond à la partie intermédiaire pédonculaire (P.C.S.) du noyau.
- La zone 3 correspond à la partie rostrale colliculaire du noyau.

2.3. Expérimentation 2

2.3.1. Matériel biologique

Deux groupes de 4 rats adultes de souche WISTAR, mâles ou femelles, d'un poids de 250 à 300 grammes ont été utilisés.

2.3.2. Méthodes

- Etude en microscopie photonique

4 rats servent de repérage pour l'organisation anatomique et topographique du noyau mésencéphalique en microscopie photonique.

Après anesthésie et fixation des tissus par perfusion intracardiaque, des coupes du tronc cérébral, d'une épaisseur de 40 μm , sont réalisées dans le plan sagittal, au microtome à congélation (voir protocole de l'expérimentation 1).

Pour chaque série, une coupe sur deux est montée sur lames gélatinées et colorées au bleu de méthylène (0,5%). Les autres coupes sont colorées au crésyl violet (0,5%) suivant la méthode de NISSL.

- Etude en microscopie électronique

Pour l'étude au microscope électronique, la proximité du noyau avec d'autres structures comme le locus coeruleus ou le noyau supratrigéminal exige un repérage histologique précis des cellules mésencéphaliques.

Ces deux noyaux adjacents font partie de la formation réticulée et n'ont normalement aucune relation directe avec les structures périphériques.

Aussi, pour les différencier, les cellules du noyau mésencéphalique sont marquées indirectement à l'aide d'HRP, que nous injectons dans le nerf mandibulaire au niveau du foramen ovale.

4 rats sont opérés suivant la technique chirurgicale décrite précédemment (expérimentation 1). Au niveau du foramen ovale, la racine motrice du nerf mandibulaire est isolée du reste du champ opératoire.

Une goutte d'eau distillée est appliquée pendant 10 minutes, puis aspirée à l'aide d'un papier absorbant.

Des cristaux d'HRP (SIGMA, type VI) sont déposés à la surface de la racine pendant 120 minutes. Le champ opératoire est soigneusement rincé et refermé, la plaie est suturée.

Après un temps de survie de 48 heures, les animaux, profondément anesthésiés, sont sacrifiés par perfusion intracardiaque d'une solution saline à 0,9% et héparinée (250 ml), suivie d'une solution de glutaraldéhyde à 2,5% dans un tampon phosphate 0,1 M à un pH de 7,6 (500 ml).

Le tronc cérébral est prélevé et coupé au vibratome (Tissue Sectioner TC-2, SORVALL) en coupes sagittales de 50 μm .

Toutes les coupes intéressant le noyau mésencéphalique sont traitées en histochimie pour la révélation du marquage à l'HRP.

Le chromogène utilisé pour les tissus destinés à l'observation en microscopie électronique est le 3,3' diaminobenzidinetetrahydrochloride (D.A.B.) selon le protocole de GRAHAM et KARNOVSKY (36).

Après un rinçage dans le tampon phosphate 0,1M, une postfixation dans l'acide osmique et une déshydratation poussée, les coupes sont incluses dans l'épon.

Les blocs obtenus sont coupés à l'aide d'un ultramicrotome REICHERT :

- Des coupes semi-fines de $1\mu\text{m}$ d'épaisseur, colorées au bleu de toluidine (0,5%) servent à l'orientation des blocs et à l'identification des cellules du noyau mésencéphalique.
- Des coupes ultra-fines de 60 à 90 nm d'épaisseur sont alors réalisées et montées sur grille.

Quelques coupes sont contrastées à l'aide de sels de métaux lourds:

- à l'acétate d'uranyl - tampon maléate 0.2M à 0.5% (pH de 5.2) avant l'inclusion
- au citrate de plomb (pH de 12) suivant la coloration de REYNOLDS sur coupes ultra-fines.

Quant à l'observation, elle se fait sur un microscope électronique à transmission PHILIPS CM 12.

3. Résultats et Analyse

La coloration des fibres du faisceau trigéminal, plus ou moins importante suivant le nerf injecté, atteste de l'efficacité de la technique.

Au sein du tronc cérébral, ces contingents fibrillaires se projettent non seulement sur le complexe nucléaire trigéminal, mais aussi sur d'autres structures nucléaires " non trigéminales "

Dans cette présente étude, ne seront envisagés que les marquages cellulaires directement en rapport avec les structures oro-faciales périphériques.

L'établissement d'une cartographie de ces populations cellulaires, en fonction des différentes branches nerveuses constitutives du nerf mandibulaire, va nous permettre secondairement d'appréhender l'organisation architectonique, morphologique et morphométrique des différents noyaux cellulaires impliqués.

3.1. Etude Topographique

Les marquages cellulaires intéressent essentiellement les noyaux moteur et mésencéphalique du trijumeau.

3.1.1. La coloration de NISSL

Les coupes sériées traitées par la méthode de NISSL servent à un repérage spatial des noyaux impliqués au sein du tronc cérébral conformément aux planches de l'atlas à stéréotaxie de PAXINOS et WATSON (109).

- Le noyau mésencéphalique

Le noyau mésencéphalique, situé dorsalement, s'étend sur une longueur variable (3 - 4 mm), du noyau moteur du trijumeau jusqu'au colliculus supérieur (-1,0 mm à + 2,0 mm par rapport aux tiges interauriculaires, point de référence 0).

De par son organisation architectonique particulière, il ne forme pas un noyau bien défini.

Il est constitué de petites "grappes" de cellules dispersées sur toute la superficie de la structure.

Il est formé de 2 parties plus ou moins distinctes :

- au niveau pontique, la partie caudale, de forme triangulaire, s'épanouit sous le plancher du quatrième ventricule, au-dessous du pédoncule cérébelleux supérieur. Elle est accolée au locus coeruleus dans sa portion médiane

- au niveau mésencéphalique la partie rostrale borde la substance grise périaqueducale, au sein de la rétículo parabrachiale.

Pour la commodité de notre étude, nous avons choisi de scinder le noyau mésencéphalique arbitrairement en 3 zones de longueur sensiblement égale (Planche 5).

- La zone 1 est la plus caudale et jouxte le locus coeruleus. Les cellules forment un amas assez compact de forme triangulaire.
- La zone 2 est la zone intermédiaire où les cellules franchissent le réseau fibrillaire du pédoncule cérébelleux supérieur pour arriver dans le mésencéphale.
- La zone 3 est la plus rostrale; les cellules sont disséminées dans la rétículo parabrachiale. Le prolongement axonal de ces cellules forme le tractus du noyau mésencéphalique.

- Le noyau moteur du trijumeau

Ce noyau est une structure bien définie, situé en position médiale par rapport au noyau principal. Il s'étend rostro-caudalement sur une longueur de 1,5 mm (-1,0 mm à + 0,5 mm par rapport aux tiges interauriculaires - Planche 6)

Il est divisé arbitrairement par les auteurs en 2 parties :

- la portion dorso-latérale représente les 3/4 du noyau et s'étend sur toute sa longueur rostro-caudale.
- la portion ventro-médiane représente le dernier quart du noyau et n'intéresse que sa moitié caudale.

Deux amas cellulaires bien distincts jouxtent le noyau principal.

Le premier amas, en position ventrale par rapport au noyau principal, est accolé sur la face interne du faisceau des fibres motrices du trijumeau. Il est appelé noyau accessoire du trijumeau (a 5).

Un amas nucléaire plus important jouxte la partie ventrale du noyau moteur dans sa portion la plus rostro-latérale. Il représente une petite portion du noyau identifié par MEESEN et OLSZEWSKI (94) chez le lapin, sous l'appellation de noyau K, situé entre le noyau moteur et le noyau principal du trijumeau.

Ces subdivisions arbitraires et cette terminologie seront discutées ultérieurement.

- Le noyau moteur du facial

Ce noyau moteur sert de repère topographique caudal aux deux structures précédentes. Le faisceau moteur du noyau facial, situé dorsalement et rostralement par rapport au noyau, est disposé verticalement juste en arrière du noyau moteur du trijumeau.

- Planche 5 -

Organisation topographique du noyau mésencéphalique du trijumeau

(Coloration de NISSL, coupes sagittales - grossissement 25).

Photo A : coupe sagittale à 1,7 mm en dehors du plan sagittal médian

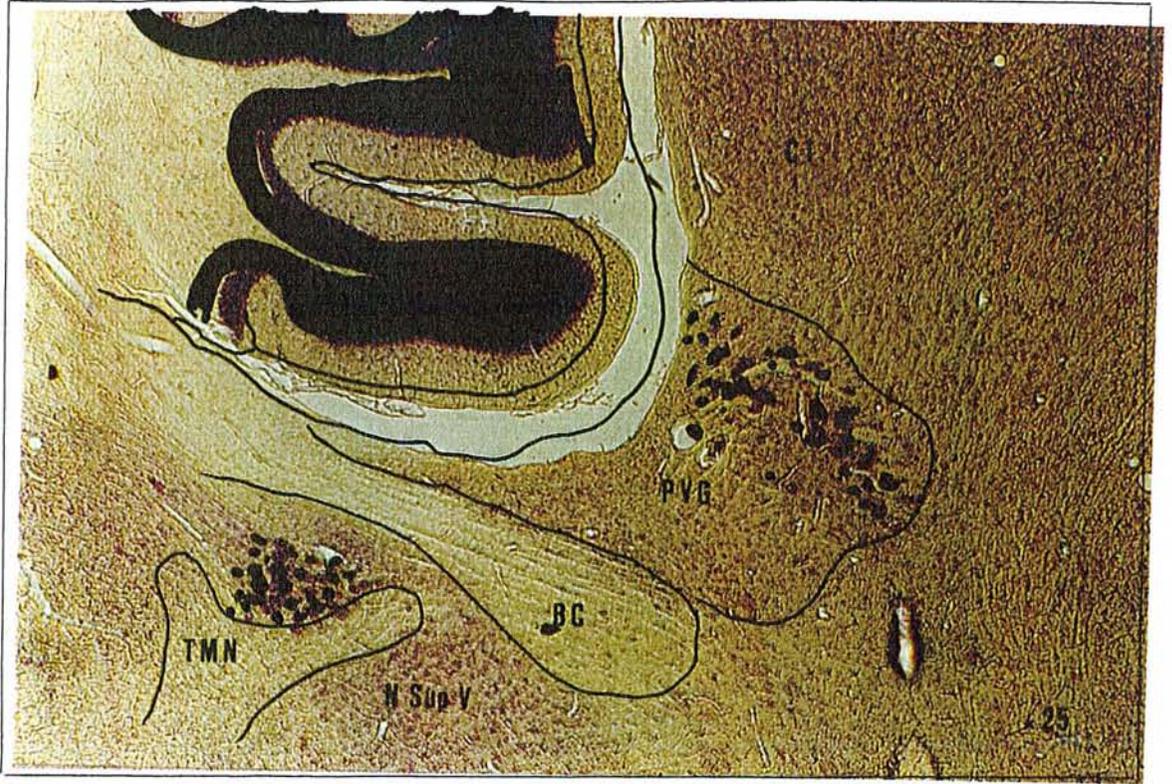
Photo B : coupe sagittale à 1,3 mm en dehors du plan sagittal médian

CI	Colliculus inférieur
BC	Brachium conjunctivum
PVG	Réticulée parabrachiale (substance grise périaqueducale)
N Sup V	Noyau supratrigéminal
TMN	Tractus du noyau mésencéphalique

Zone 1	Partie pontique du noyau mésencéphalique
Zone 2	Partie intermédiaire du noyau mésencéphalique
Zone 3	Partie colliculaire du noyau mésencéphalique

(Divisions arbitraires du noyau pour l'étude topographique et l'analyse quantimétrique)

A



< zone 1 >> zone 2 >> zone 3 >



B



- Planche 6 -

Organisation spatiale du complexe moteur du trijumeau

- Noyau moteur principal
- Noyau moteur accessoire (a 5)
- Noyau K (K).

Figure A : Reconstitution du noyau par coupes sagittales s riees
(du plan externe 2.3 mm - au plan externe 1.5mm)

Figure B : Reconstitution du noyau par coupes frontales s riees
(du plan caudal situ    0.8 mm en arri re du point de r f rence 0
au plan rostral situ    0.2 mm en avant du point de r f rence 0)

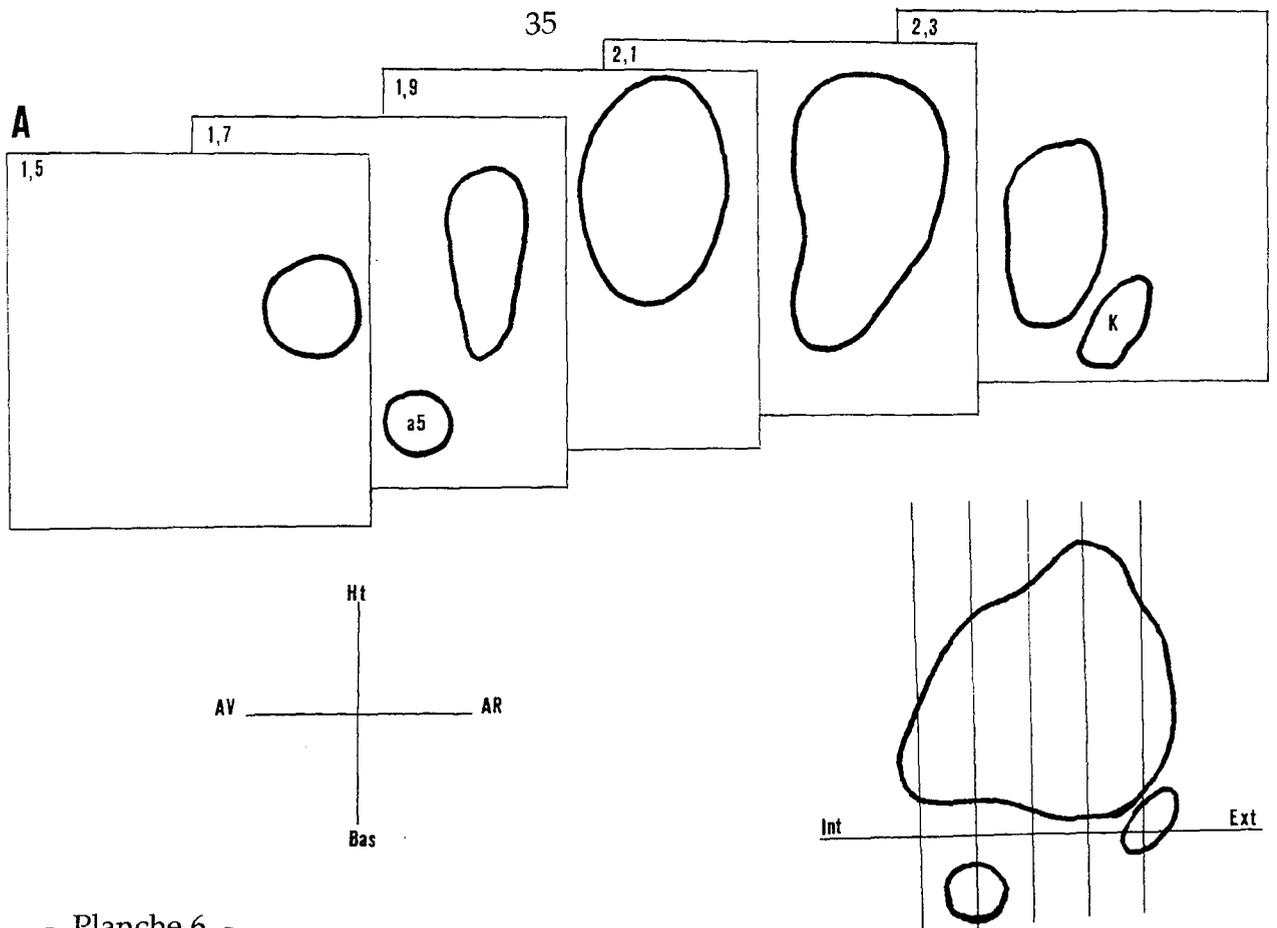
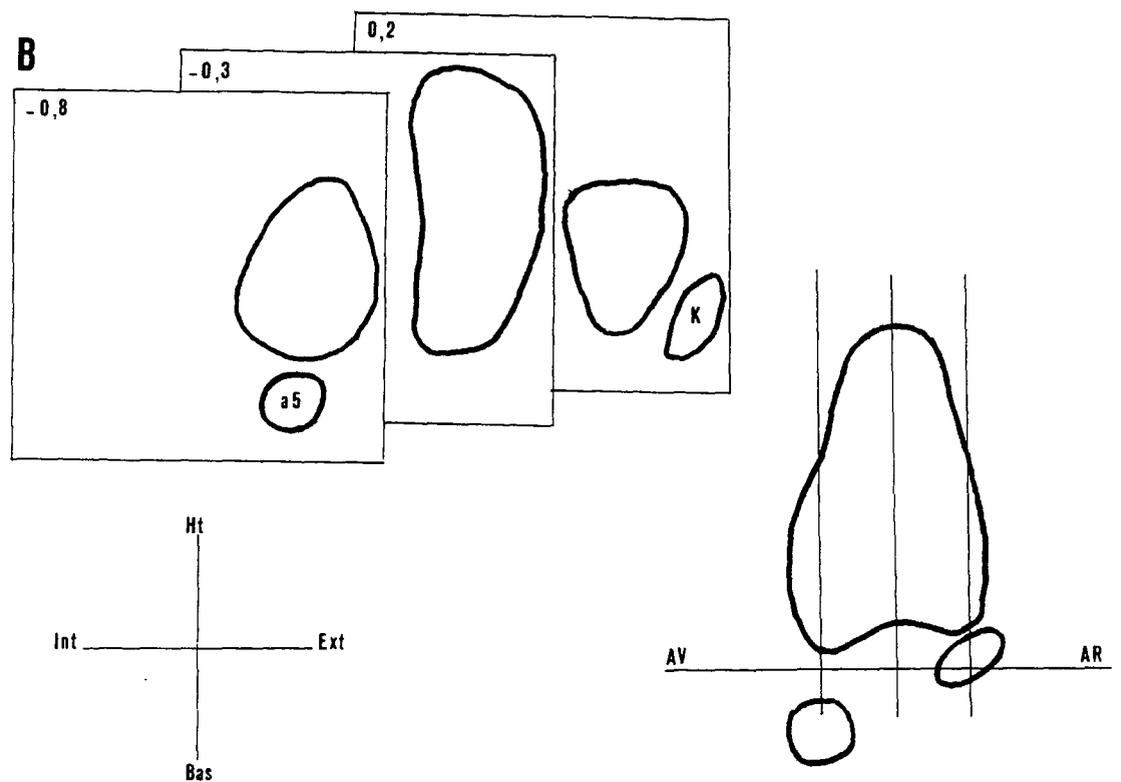


Figure A : Reconstitution du noyau par coupes sagittales s riees

Figure B : Reconstitution du noyau par coupes frontales s riees



La formation réticulée du tronc cérébral comble les espaces internucléaires; le noyau mésencéphalique est directement en relation avec le locus coeruleus, la réticulée mésencéphalique parabrachiale et le noyau supratrigéminal. Le noyau moteur borde la réticulée parvocellulaire du pont. Les faisceaux de fibres des racines motrices des nerfs trijumeau et facial sont noyés dans cette formation.

3.1.2. Le marquage des nerfs à l'HRP

Tous les marquages que nous avons obtenus sont unilatéraux et homolatéraux, quelque soit le nerf étudié.

Se reporter à la planche 7 (figures 1 à 9) et à la planche 8 (photos 1 à 8)

- Le nerf massétérique (groupe 1)

L'intensité et la densité du marquage sont importantes pour les deux noyaux du trijumeau.

Dans le noyau moteur, le marquage intéresse plus de la moitié des cellules de la portion dorso-latérale du noyau. Les cellules colorées à l'HRP sont situées sur presque toute la hauteur du noyau dans les coupes les plus latérales puis elles se concentrent dans une zone plus centrale. Elles sont multipolaires, de forme et de taille variées.

Quatre cellules sont marquées dans le noyau K.

Le noyau mésencéphalique présente des marquages sur toute sa superficie; toutefois la densité des cellules colorées est plus importante dans les zones 1 et 2. Dans la zone 1, les cellules sont volumineuses (45 à 60 μm de diamètre), de forme ovalaire, dotées de nombreuses épines cytoplasmiques.

Dans les deux autres zones, elles sont rondes et ne dépassent pas un diamètre de 25 μm .

Il est intéressant de remarquer que toutes les cellules sont disséminées et aucune ne semble jointive à une autre.

- La racine motrice (groupe 2)

La densité des cellules marquées est très importante.

La quasi-totalité de la portion dorsolatérale du noyau moteur est colorée uniformément, à l'exception d'une petite zone rostro-latérale marquée plus faiblement.

Les populations cellulaires présentent une très grande hétérogénéité de forme et de dimension (grosses cellules étoilées ou pyramidales aux prolongements très longs, petites cellules étoilées aux prolongements courts et cellules fusiformes ou pseudo-unipolaires au prolongement unique, très long).

La portion ventro-caudale du noyau est faiblement colorée ainsi que le petit noyau accessoire situé ventralement par rapport au noyau principal.

Il semble donc que les fibres nerveuses responsables de l'innervation des muscles masticateurs n'empruntent pas toutes la racine motrice .

Une quinzaine de cellules sont colorées dans le noyau K, disséminées sur toute la hauteur du noyau mais avec une plus forte concentration dorsale. Les cellules ont une forme assez homogène : multipolaires, elles sont de taille moyenne (30 μm).

Le noyau mésencéphalique est fortement coloré sur toute son étendue. Toutes les cellules marquées sont fortement colorées en noir intense, ce qui dénote une forte concentration intracytoplasmique d'HRP. La coloration masque le noyau de la cellule.

Si les cellules forment un amas assez compact dans la partie la plus caudale du noyau (zone 1), elles s'organisent en groupes de 3 à 6 cellules souvent jointives, dans les zones 2 et 3.

Notons que les cellules épargnées par le marquage ne forment jamais un groupe cellulaire mais sont disséminées ça et là dans les îlots colorés.

Quelques cellules fusiformes, faiblement colorées, ont été repérées entre le noyau mésencéphalique et le noyau moteur, dans la zone présumée du noyau supratrigéminal.

- Le nerf auriculo-temporal (groupe 3)

L'application de cristaux d'HRP sur le nerf auriculo-temporal a donné des marquages inattendus:

- Le premier intéresse un groupe cellulaire ventro-médian placé sous le noyau moteur principal; nous l'avons identifié comme étant le noyau moteur accessoire du trijumeau.

De forme arrondie, ce noyau est petit mais compact : il est composé de quelques cellules multipolaires de 30 à 50 μm de diamètre, aux fins et longs prolongements. Ce marquage n'est pas systématique, il n'a été mis en évidence qu'au niveau de deux rats du groupe.

- Le deuxième intéresse le noyau mésencéphalique.

Une quinzaine de cellules sont colorées dans la partie pontique du noyau (zones 1 et 2).

Elles sont de forme ronde ou ovale, de taille moyenne (environ 30 μm) et présentent une faible concentration d'HRP intracytoplasmique, en effet la coloration est peu intense.

- Le nerf ptérygoïdien médial (groupe 4)

Quelques cellules, de taille moyenne, sont marquées dans une zone latérale du tiers ventral de la portion dorso-latérale du noyau moteur du trijumeau. A ce niveau, les cellules sont juste dorsales par rapport à un amas dense de cellules non colorées correspondant à la portion ventro-médiane du noyau. Les cellules colorées sont de taille moyenne et de forme hétérogène.

Une dizaine de cellules marquées sont disséminées sur toute la superficie du noyau mésencéphalique.

Notons que, pour un des rats, nous avons obtenu un faible marquage d'HRP (fines granulations éparses intracytoplasmiques) dans 7 cellules de la zone dorso-médiale du noyau moteur du facial. En se référant à l'organisation myotopique de ce noyau, il semblerait que nous avons contaminé le rameau temporal du nerf facial responsable de l'innervation du muscle auriculaire antérieur.

- Le nerf mylo-hyoïdien (groupe 5)

La partie ventro-médiane du noyau moteur est fortement marquée. Toutes les cellules sont fortement colorées, sauf au niveau d'une zone arrondie, plus ou moins centrale, préfigurant le noyau cellulaire non marqué.

Elles forment un ensemble homogène; toutes ont sensiblement la même forme étoilée et leur taille varie de 30 à 40 μm .

Attenant à cet amas cellulaire compact, quelques cellules marquées, de forme pyramidale sont disséminées dans une zone plus rostrale et plus dorsale.

Quelques cellules sont marquées dans le noyau K. Elles sont dans l'ensemble assez faiblement colorées.

Le noyau mésencéphalique est indemne de toute coloration à l'exception de deux cellules faiblement marquées sur un des rats du groupe.

Des cellules intensément marquées ont été retrouvées, disséminées dans la partie dorso-latérale de la formation réticulée parvocellulaire.

Au-dessus de la partie antérieure du noyau moteur du facial, en regard de sa face dorsale, ces cellules forment une colonne ascendante le long de la racine du nerf facial. Multipolaires (25 à 30 μm de diamètre), les somas ont tendance à s'étirer dans le sens dorso-ventral, ce qui confère à ces cellules une forme losangique ou un aspect fusiforme..

- Le nerf alvéolaire inférieur (groupe 6)

Les marquages sont peu nombreux.

Le noyau moteur du trijumeau ne présente aucun marquage à l'exception de son bord rostro-latéral.

Dans les deux plans observés (plan sagittal et plan frontal), une dizaine de cellules marquées sont disposées de façon particulière : disposées en colonne, l'une à la suite de l'autre, elles circonscrivent le bord latéral du noyau sur toute sa hauteur. Pyramidales ou étoilées, elles ont environ 30 μm de diamètre.

Une faible quantité de cellules a été colorée dans le noyau mésencéphalique. La plupart de ces cellules (plus des 4/5 èmes) occupent la partie la plus caudale du noyau; elles sont rondes ou ovalaires et de gros diamètre (environ 40 μm).

Chez un des rats du groupe, deux cellules de la zone 1 étaient jointives et une cellule marquée était localisée dans le réseau fibrillaire du pédoncule cérébelleux supérieur (bc) à mi-parcours entre le tronc cérébral et les noyaux profonds du cervelet.

- Le tronc alvéolaire inférieur (groupe 7)

Il correspond au segment proximal du nerf, avant que celui-ci ne donne le nerf mylo-hyoïdien.

Comme ce tronc nerveux réunit les deux nerfs précédemment étudiés, nous devons observer l'addition des deux marquages correspondants.

Toutes les colorations, mises en évidence précédemment, sont en effet respectées (le noyau moteur est coloré dans sa partie la plus ventro-médiane et sur son bord rostro-latéral, le noyau mésencéphalique, dans sa partie la plus caudale).

Par ailleurs, nous retrouvons chez tous les rats du groupe un contingent important de cellules marquées dans la partie dorso-latérale de la formation réticulée parvocellulaire.

Ce contingent de cellules est similaire à celui mis en évidence après application du traceur sur le nerf mylo-hyoïdien.

Il semble toutefois plus important : il longe la racine motrice du nerf facial, puis dans sa partie la plus dorsale les cellules s'épanouissent en direction caudale.

Les cellules, piriformes ou fusiformes, d'environ 25 μm de diamètre, deviennent plus arrondies et plus petites dans la zone dorsale (environ 15 μm de diamètre).

- Le nerf lingual (groupe 8)

Le seul marquage obtenu après application d'HRP sur le nerf lingual concerne quelques cellules de forme ovale, de 25 à 40 μm de diamètre, situées dans la partie la plus caudale du noyau mésencéphalique (zone 1). L'intensité du marquage est faible.

- La racine sensitive (groupe 9)

Les marquages correspondent à la réunion des marquages du tronc nerveux postérieur (nerf auriculo-temporal, nerf alvéolaire inférieur, nerf lingual).

Le noyau mésencéphalique est coloré en majorité dans sa partie pontique. Sur tous les animaux du groupe, nous retrouvons le marquage de la population cellulaire située dans la réticulée parvocellulaire et la faible coloration du noyau K.

- Le nerf mandibulaire (groupe 10)

L'observation des coupes, après imprégnation du tronc nerveux à son niveau d'émergence au foramen ovale, nous apporte la confirmation des marquages précédents.

Sont marqués:

- Tout le noyau moteur du trijumeau ainsi que quelques cellules du noyau K.
- La quasi-totalité des cellules du noyau mésencéphalique.
- Le contingent des cellules observées dans la réticulée parvocellulaire.

Pour deux des rats du groupe, 3 ou 4 cellules sont marquées dans le noyau supratrigéminal, en position ventrale par rapport au noyau mésencéphalique.

- Le groupe témoin (groupe 11)

* Les deux rats-témoins ont été opérés jusqu'au foramen ovale mais n'ont pas subi d'injection d'HRP.

Après révélation par le T.M.B., aucun marquage, tant cellulaire que fibrillaire, même de faible intensité, n'a été décelé à l'observation.

* Les deux rats qui ont subi une application intra-articulaire d'HRP présentent des marquages d'intensité très faible (la faible granulation intracytoplasmique du traceur est très fine) d'une dizaine de cellules du noyau mésencéphalique.

- Planche 7 -

Marquages cellulaires centraux après application d'HRP sur les différentes branches nerveuses du nerf mandibulaire (V₃)

(Coupes sagittales sériées de 2,5 mm à 0,9 mm par rapport au plan sagittal médian)

- Figure 1 : nerf massétérique (groupe 1)
 Figure 2 : racine motrice (groupe 2)
 Figure 3 : nerf auriculo-temporal (groupe 3)
 Figure 4 : nerf ptérygoïdien médial (groupe 4)
 Figure 5 : nerf mylo-hyoïdien (groupe 5)
 Figure 6 : nerf alvéolaire (groupe 6)
 Figure 7 : nerf lingual (groupe 8)
 Figure 8 : racine sensitive (groupe 9)
 Figure 9 : nerf mandibulaire ou V₃ (groupe 10)

VII	:	nerf facial
amb	:	noyau ambigu
bc	:	pédoncules cérébelleux supérieurs
lc	:	locus coeruleus
nvl	:	noyau vestibulaire latéral
nvm	:	noyau vestibulaire médial
nvs	:	noyau vestibulaire supérieur
nvsp	:	noyau vestibulaire postérieur
ntst	:	noyau du tractus spinal du trijumeau
ol	:	olive bulbaire
pvg	:	formation réticulée parvocellulaire
rlm	:	formation réticulée magnocellulaire
sol	:	noyau du faisceau solitaire

Figure 1

Nerf massétérique (groupe 1)

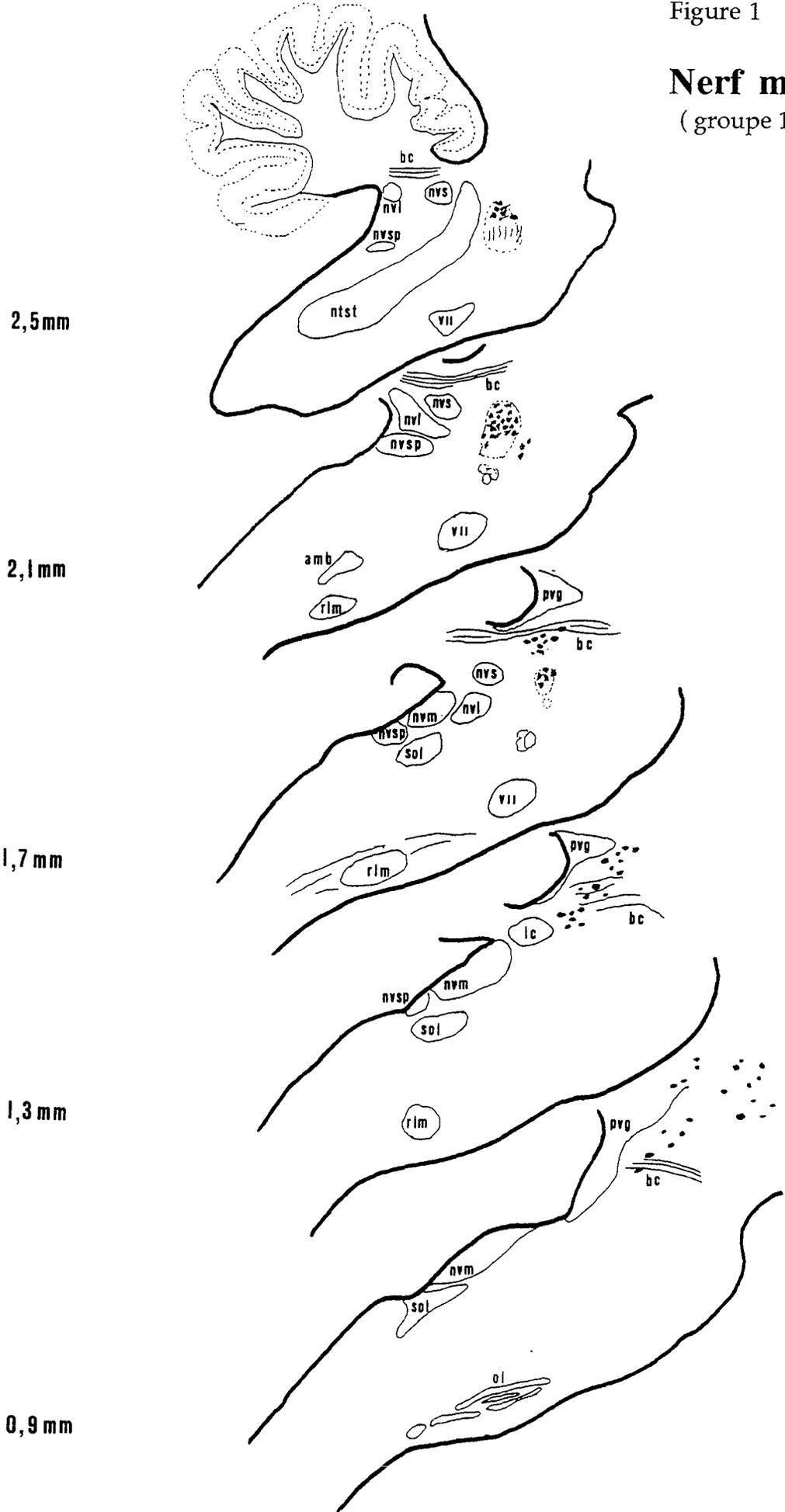


Figure 2

Racine motrice (groupe 2)

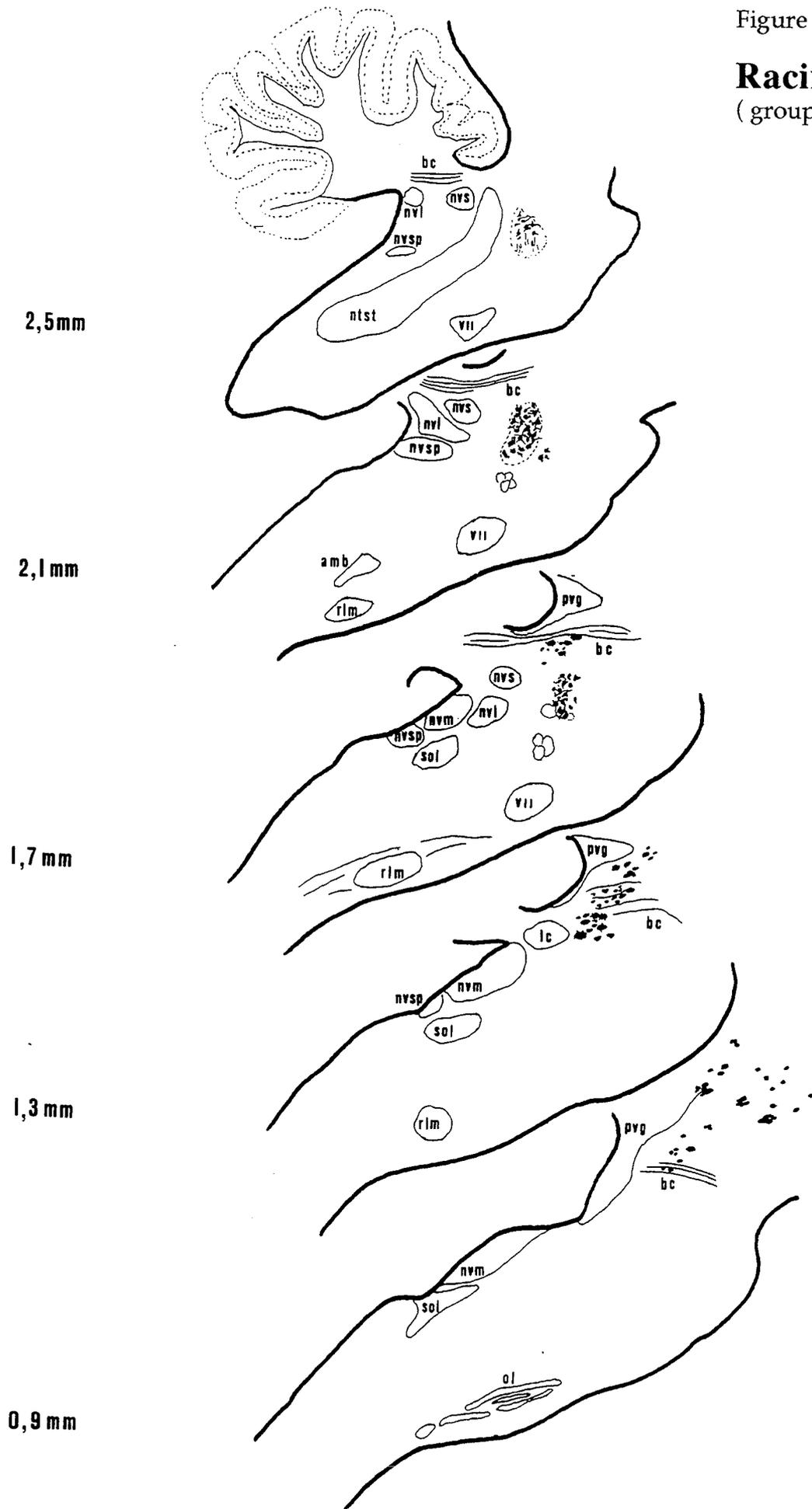


Figure 3

Nerf auriculo-temporal (groupe 3)

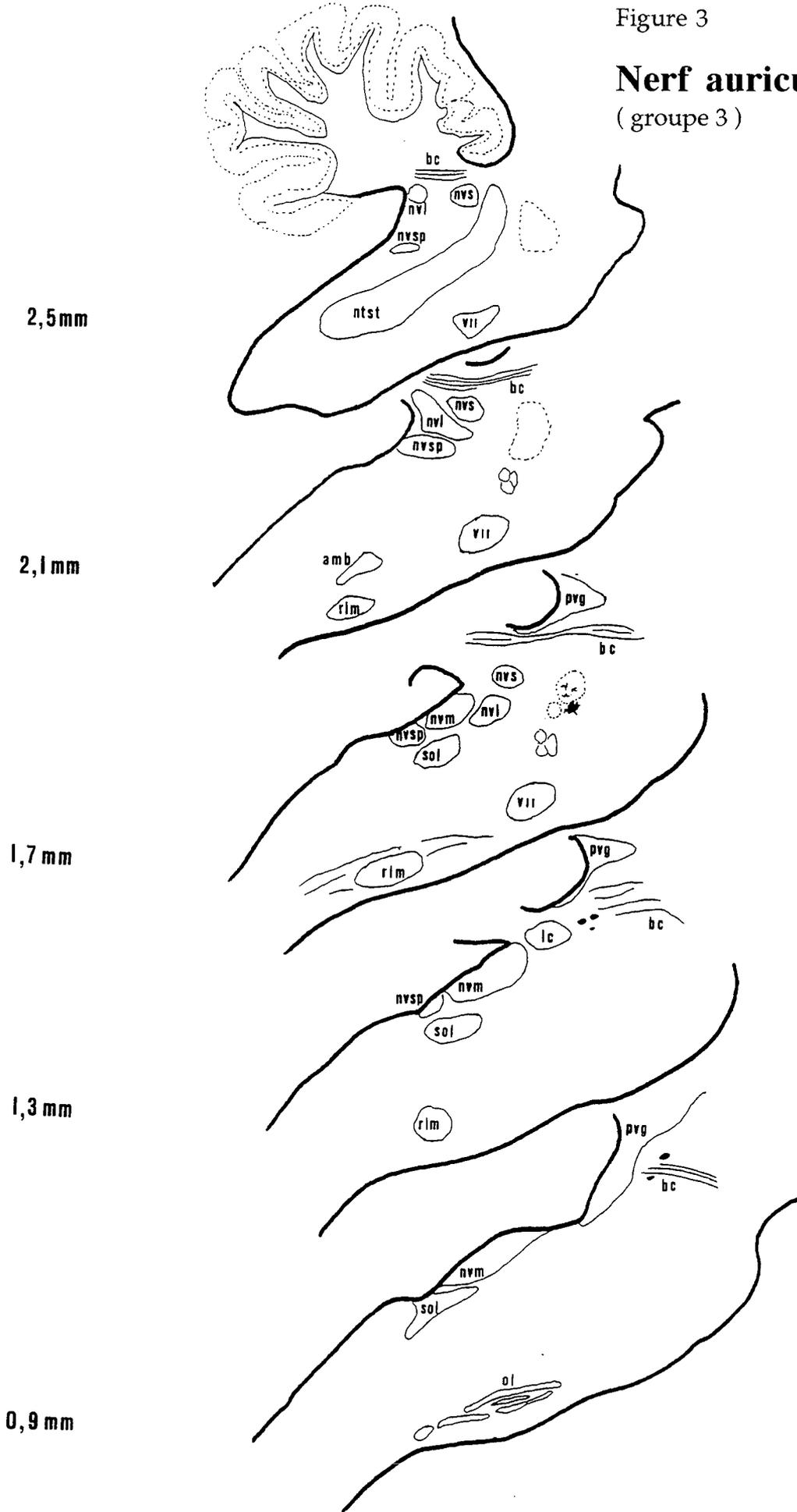


Figure 4

Nerf ptérygoïdien médial (groupe 4)

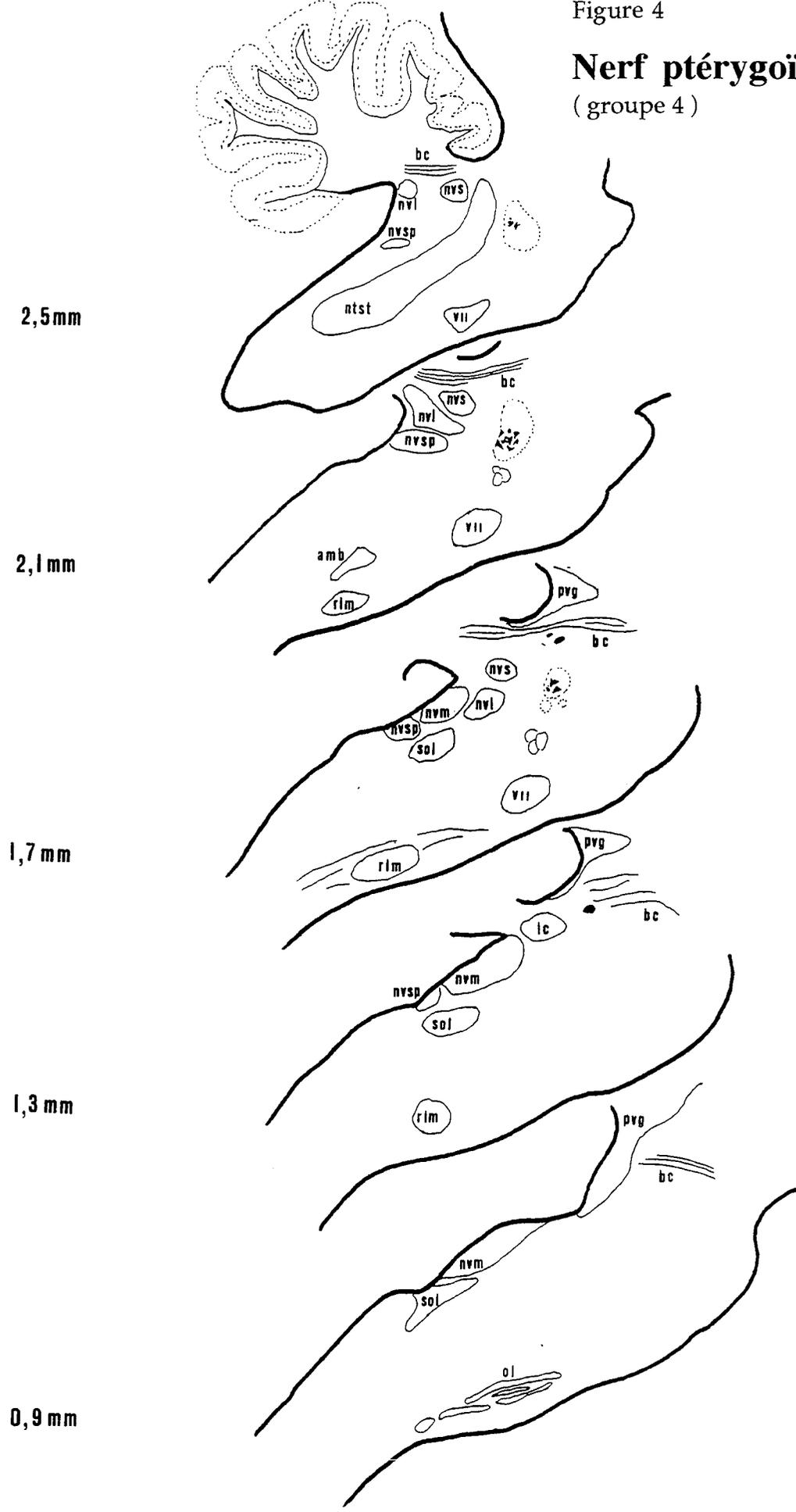


Figure 5

Nerf mylo-hyödien
(groupe 5)

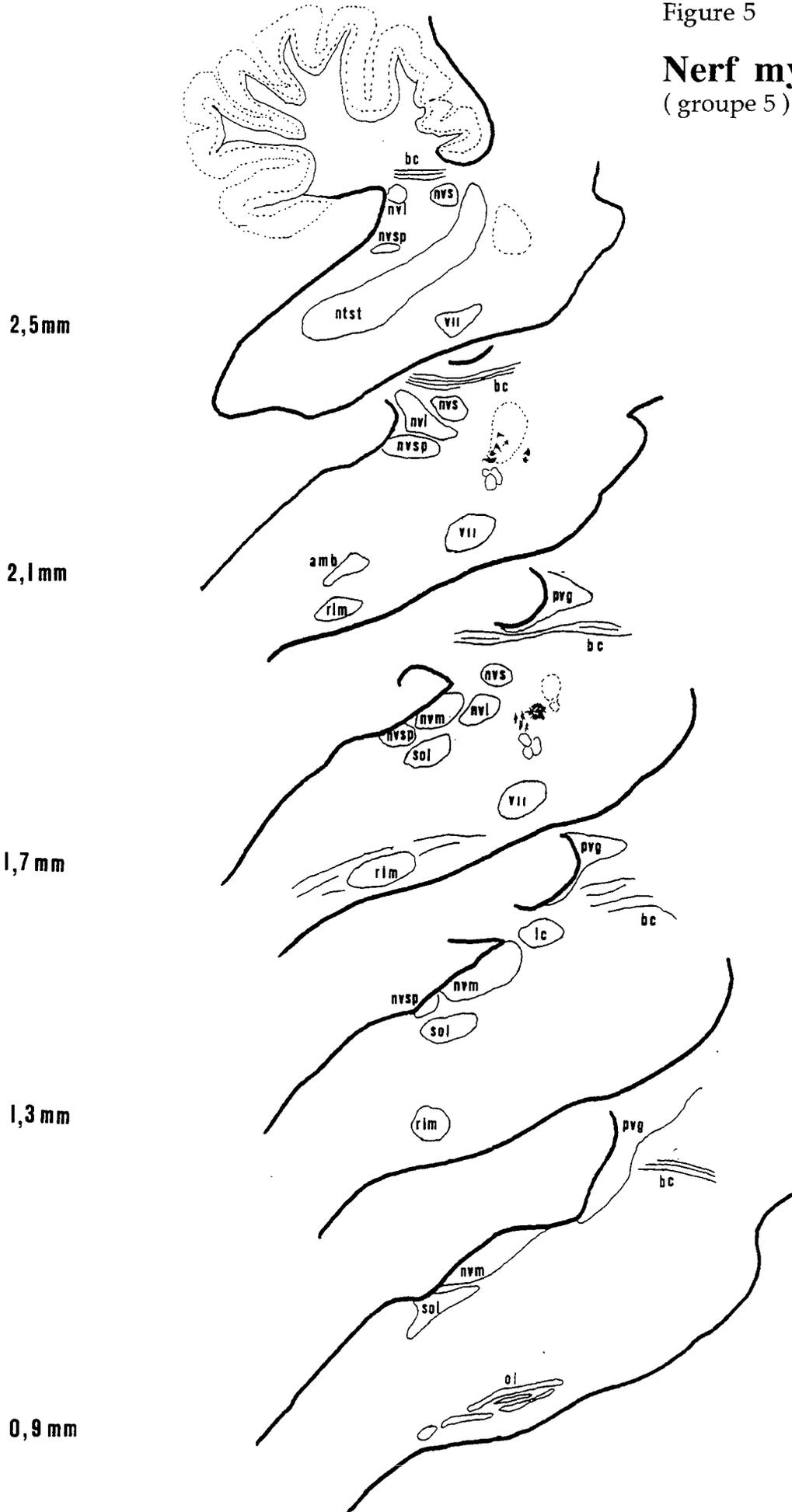


Figure 6

Nerf alvéolaire inférieur
(groupe 6)

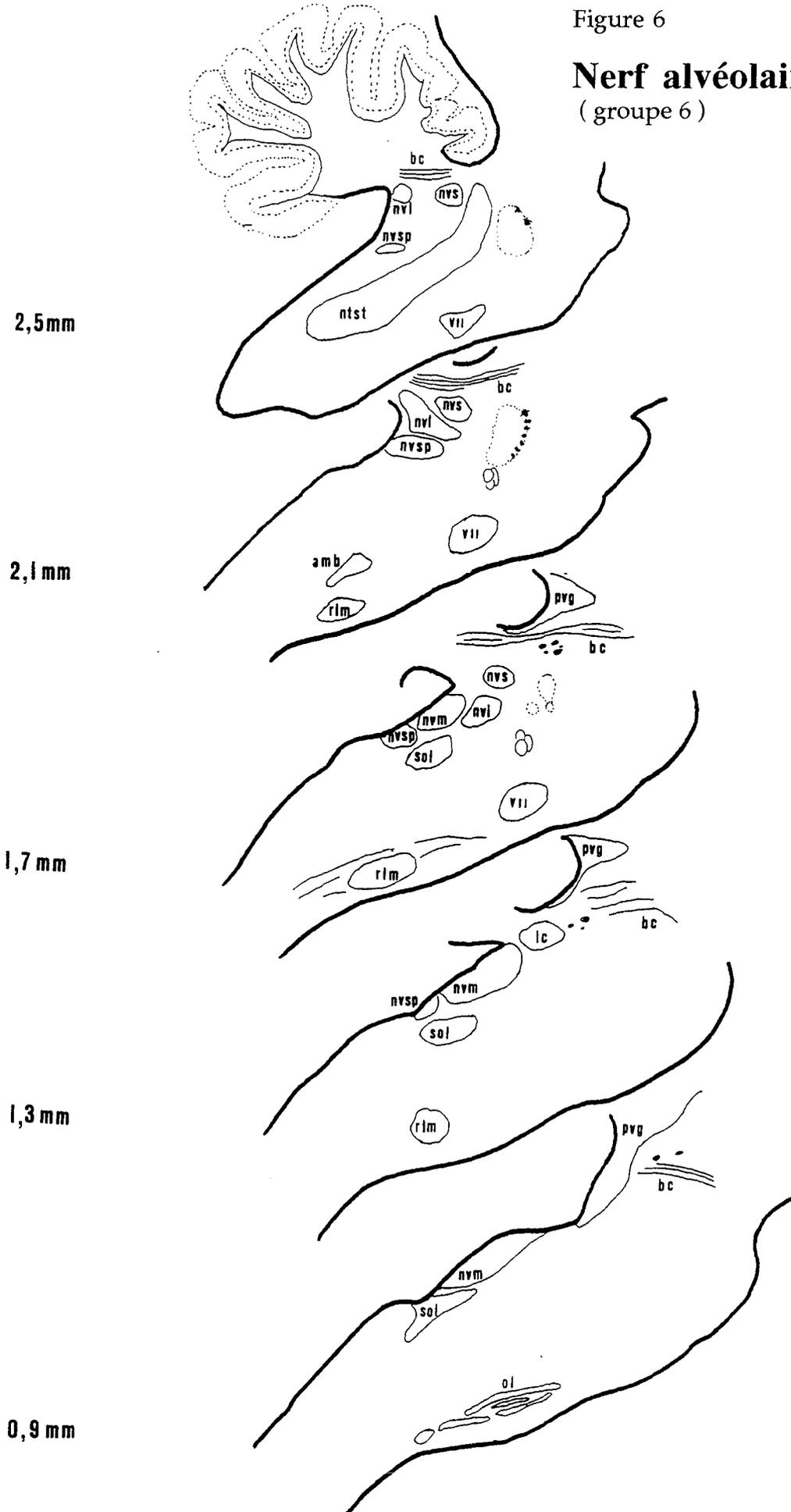


Figure 7
Nerf lingual
(groupe 8)

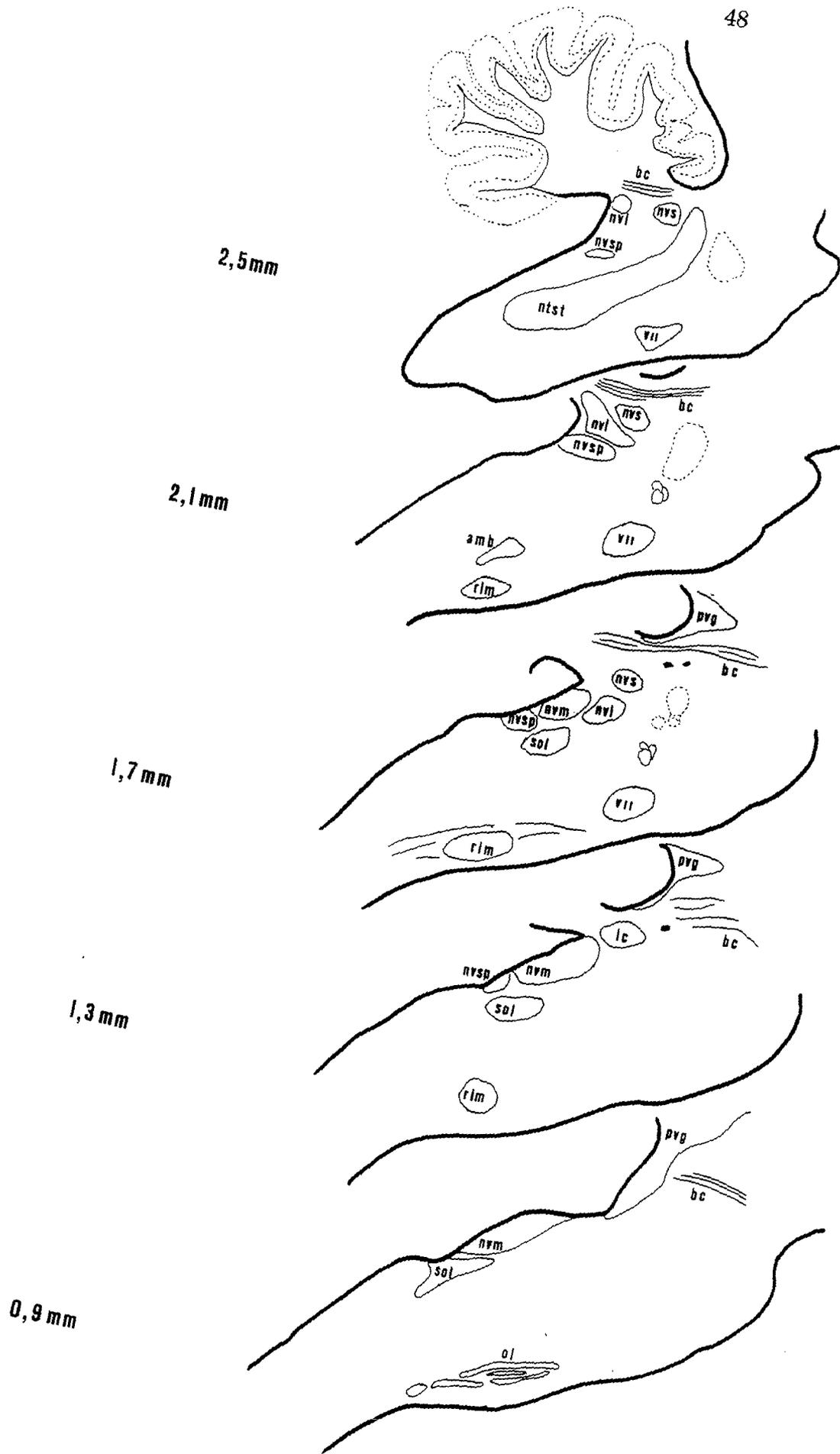


Figure 8

Racine sensitive
(groupe 9)

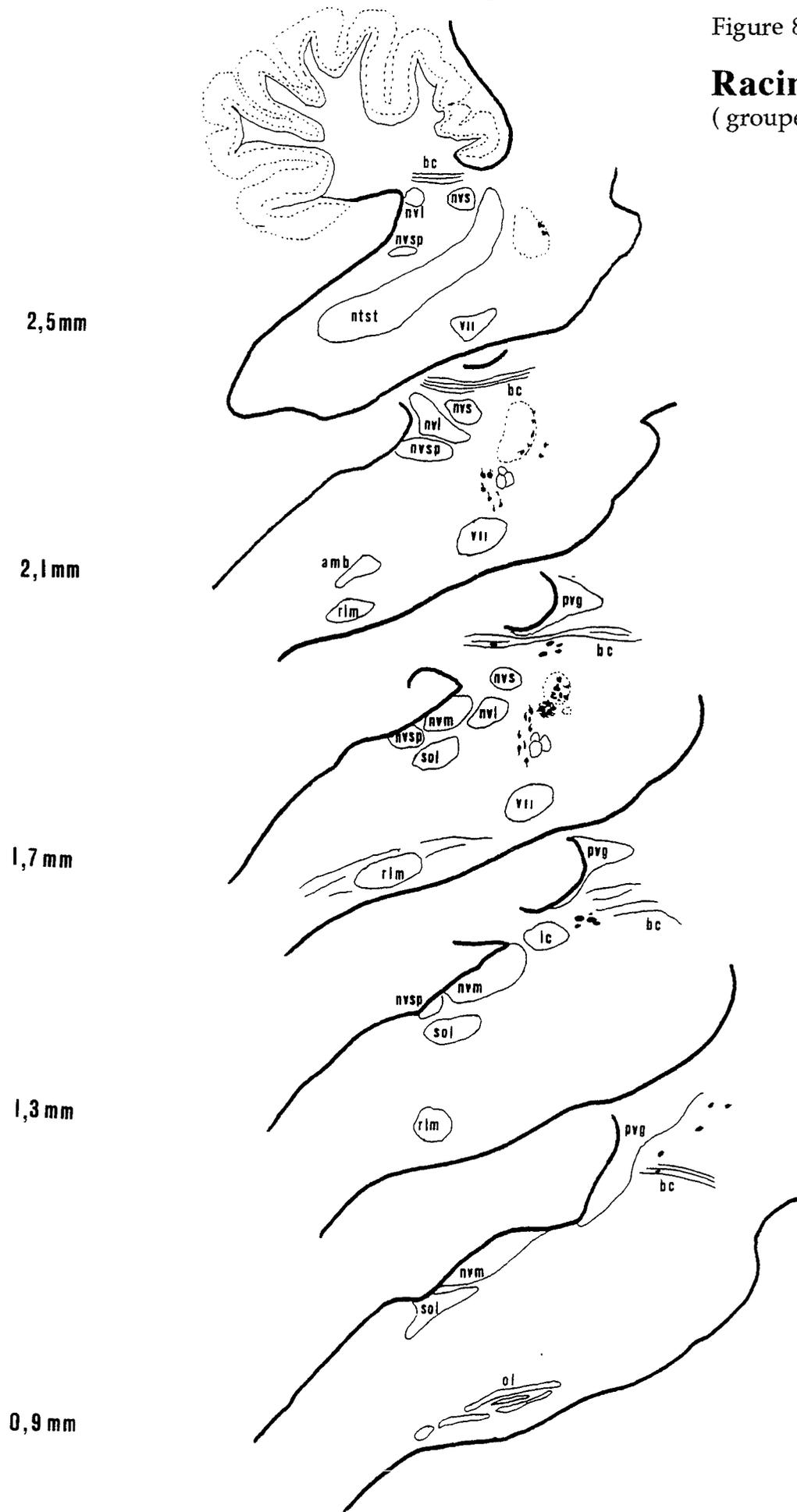


Figure 9

Nerf mandibulaire (groupe 10)

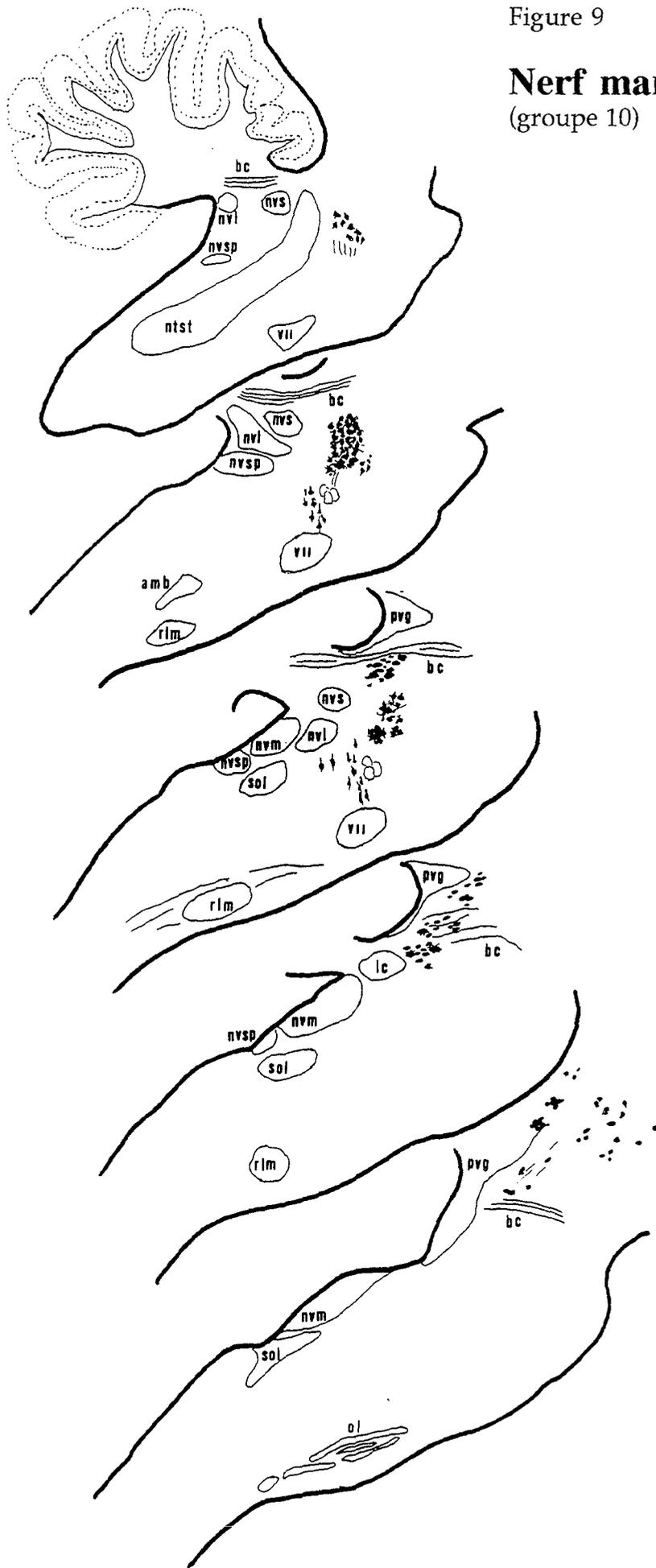
2,5 mm

2,1 mm

1,7 mm

1,3 mm

0,9 mm



- Planche 8 -

Détails de certains marquages cellulaires du tronc cérébral après application de cristaux d'HRP sur les différentes branches nerveuses du nerf mandibulaire.

• Photo 1

Fibres du tractus spinal du trijumeau, marquées à l'HRP
(coupe frontale - grossissement x 250)

• Photo 2

Noyau moteur du trijumeau marqué après application d'HRP sur la racine motrice. (Portion dorso-latérale).

Partie caudale du noyau mésencéphalique du trijumeau, en dorsal.

Noyau K, en ventral.

(coupe sagittale - grossissement x 63)

• Photo 3

Noyau moteur du trijumeau marqué par application d'HRP sur la racine sensitive (Portion ventro-médiane).

(coupe frontale - grossissement x 100)

• Photo 4

Détail de la portion dorso-latérale du noyau moteur du trijumeau.

(coupe sagittale - grossissement x 250)

• Photo 5

Cellules marquées à l'HRP dans la portion la plus rostrale de la rétículo parvocellulaire du tronc cérébral après marquage du nerf alvéolaire inférieur.

(coupe sagittale - grossissement x 250)

• Photo 6

Noyau mésencéphalique du trijumeau - Détail de la zone 2 après marquage du nerf massétérique.

(coupe sagittale - grossissement x 250)

• Photo 7

Noyau mésencéphalique du trijumeau après marquage du nerf mandibulaire.

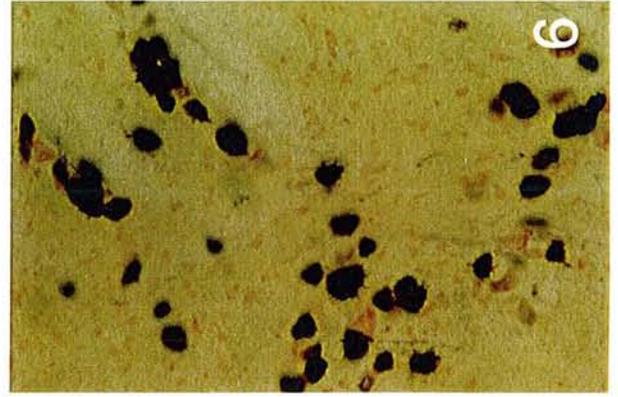
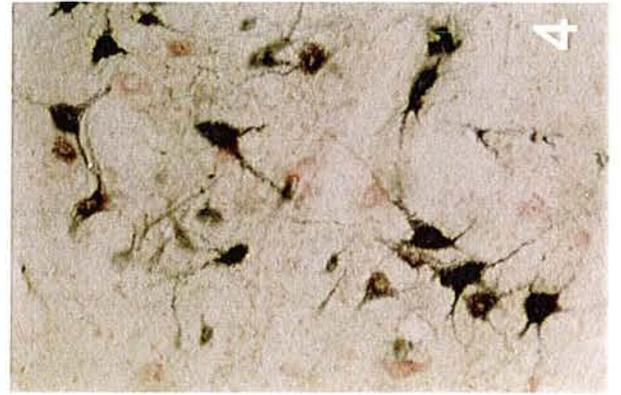
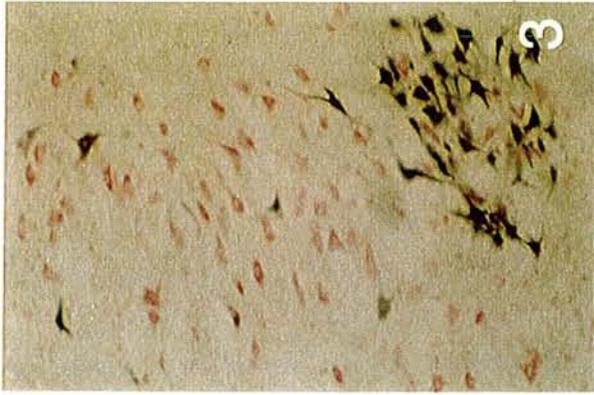
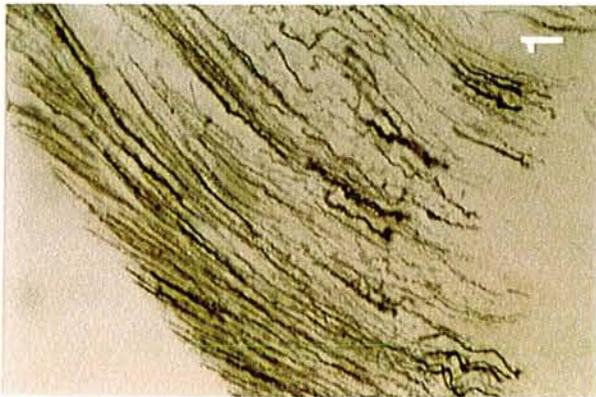
(coupe sagittale - grossissement x 250)

• Photo 8

Noyau mésencéphalique du trijumeau après marquage du nerf massétérique - Détail de la zone 1

Cellule multipolaire dans la partie la plus ventrale du noyau.

(coupe sagittale - grossissement x 250)



- Planche 9 -

Détails de la configuration cellulaire du complexe sensitivo-moteur trigéminal après application de cristaux d'HRP sur les différentes branches nerveuses du nerf mandibulaire

• Photo A

Noyau mésencéphalique: zones 1 et 2 après marquage de la racine motrice (x 100)
Notons dans la zone 1 les cellules marquées en position ectopique dans le locus coeruleus et le noyau supra-trigéminal sous-jacent.

• Photo B

"Grappes mésencéphaliques": amas cellulaires regroupant jusqu'à 10 cellules jointives entre elles par des gap-jonctions. (x 250)

• Photo C

Cellule au soma arrondi pourvue de 2 prolongements fibrillaires (x 250)

• Photo D

Détails d'une cellule permettant de faire la différence entre les prolongements fibrillaires et les épines cytoplasmiques. (x 160)

• Photo E

Cellules regroupant toutes les erreurs de lecture possibles dans l'interprétation de la configuration cellulaire : déformations du cytoplasme par les structures adjacentes, fibres de passage, épines cytoplasmiques (x 250).

A



B



C



D



E



Quelques cellules disséminées principalement dans la moitié rostrale du noyau moteur du trijumeau présentent le même type de marquage.

Ces résultats nous confortent dans l'idée que des fibres musculaires périarticulaires, mises en évidence lors de la dissection, participent à la formation de la capsule articulaire.

Ainsi, les cellules colorées dans le noyau mésencéphalique sont certainement en relation avec les cellules marquées dans le noyau moteur. Ces dernières résulteraient d'une contamination des motoneurones des fibres musculaires qui assurent le haubanage articulaire.

Notons enfin que, pour chaque rat, les populations des neurones de second ordre étaient indemnes de tout marquage.

Cette vérification systématique permet de prouver que les résultats obtenus ne sont pas dûs à un passage transynaptique de l'HRP.

3.2. Organisation architectonique

Le dépouillement cartographique des résultats observés permet une étude architecturale des deux noyaux du trijumeau.

3.2.1. Le noyau moteur du trijumeau

La planche 10 (tableau A et figure B) résume l'organisation architectonique et topographique des motoneurones au sein du noyau moteur en fonction du nerf injecté en périphérie.(10 groupes).

Le noyau moteur principal présente deux zones topographiques indépendantes et bien délimitées suivant la structure et la fonction du groupe musculaire intéressé.
On parle d'organisation "myotopique"

- La portion dorsolatérale du noyau

Elle regroupe les motoneurones des quatre muscles masticateurs ou muscles de fermeture à savoir les muscles temporal, masséter et ptérygoïdiens médial et latéral.

- Planche 10 -

Le noyau moteur du trijumeau et son organisation

- Tableau A -

Organisation topographique des populations des motoneurones intéressées par le marquage à l'HRP des différentes branches du nerf mandibulaire.

Les groupes 3, 5, 6, 7, 8 et 9 correspondent aux nerfs purement sensitifs

- 0 = aucun marquage
- + = faible densité de cellules marquées
- ++ = densité moyenne de cellules marquées
- +++ = forte densité de cellules marquées

Figure B -

Organisation architectonique des populations neuronales responsables de la motricité des différents muscles de l'appareil manducateur

	Portion dorso-latérale				Portion ventro-médiane	Noyau A ₅	Noyau K	Réticulée
	Interne (1.9)	Centrale (2.1)	Externe (2.3)	Bord rostro-latéral				
1	+	++	+++	0	0	0	+	0
2	+++	+++	+++	0	0	0	++	0
3	0	0	0	0	0	?	0	0
4	+	+	++	0	0	0	0	+
5	+	0	0	0	+++	0	+	0
6	0	0	0	?	0	0	0	0
7	0	0	0	?	+++	0	+	++
8	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	?	+++	0	+	++
10	+++	+++	+++	+	+++	+	++	++

- Tableau A -

- | | |
|----------------------------|--------------------------------|
| 1 : n.masséterique | 6 : n. alvéolaire inférieur |
| 2 : racine motrice | 7 : tronc alvéolaire inférieur |
| 3 : n. auriculo-temporal | 8 : n. lingual |
| 4 : n. ptérygoïdien médial | 9 : racine sensitive |
| 5 : n. mylo-hyoidien | 10 : n. mandibulaire (V3) |

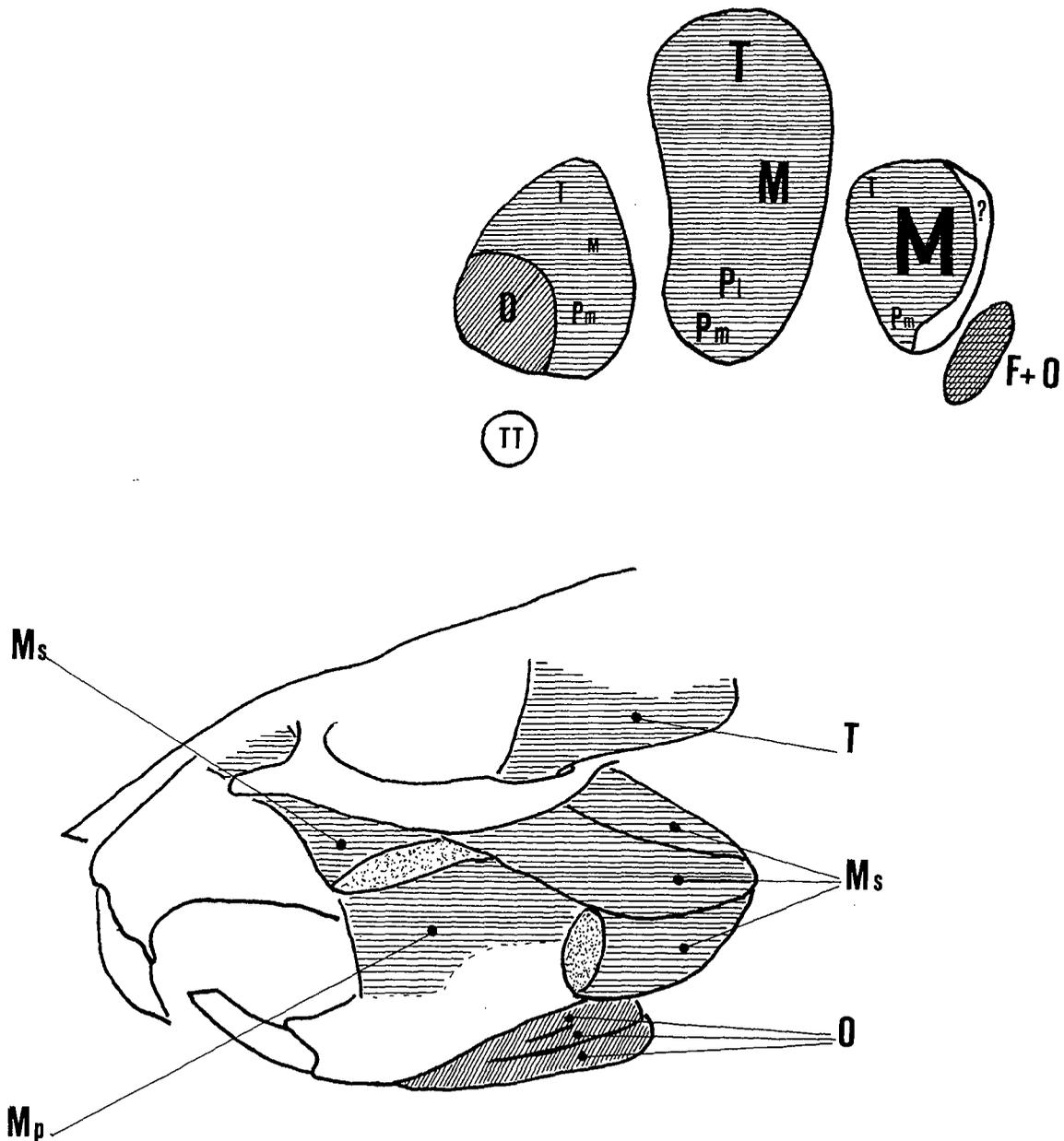
- Le noyau moteur principal est subdivisé en deux parties :

-Portion dorso-latérale

- *Interne Ces trois zones correspondent aux plans
- *Centrale sagittaux de l'atlas de PELLEGRINO et al (111)
- *Externe
- *Bord rostro-latéral

Portion ventro-médiane

- Noyau K : Groupe cellulaire K (selon MEESEN et al. 94)
- Noyau A₅ : Noyau moteur accessoire du trijumeau
- Réticulée : Formation réticulée parvocellulaire du tronc cérébral



- Figure B -

- F : Muscles de fermeture (Temporal, Masséter, Ptérygoidien médial)
 M : Muscle masséter
 T : Muscle temporal
 P : Muscles ptérygoïdiens
 m : Muscle ptérygoïdien médial
 l : Muscle ptérygoïdien latéral
 O : Muscles d'ouverture (Mylo-hyoïdien, Digastrique, ventre antérieur, Transverse de la mandibule).
 TT ; Muscle du tenseur du tympan

- Latéralement, le masséter occupe toute la hauteur du noyau sauf la partie la plus rostrale.

Puis, au fur et à mesure que les coupes deviennent plus internes, le contingent cellulaire diminue et représente les 2/3 postérieurs d'une zone intermédiaire centrale située entre le contingent du temporal en haut et celui des ptérygoïdiens en bas.

- Les motoneurones du muscle temporal sont en position plus rostrale et plus médiale que ceux du masséter. Comme ces derniers, ils sont plus nombreux dans la partie caudale du noyau.

- Les deux ptérygoïdiens médial et latéral occupent le 1/3 ventral de cette zone dorsolatérale.

Il est difficile de différencier leur position respective mais il semblerait que le contingent du ptérygoïdien médial, en forme de virgule, s'épanouissant d'une zone latérale vers une zone plus ventrale, caudale et médiane, entoure le contingent du muscle ptérygoïdien latéral situé plus ventro-médialement.

Ce dernier semble en continuité avec la portion ventro-médiane du noyau.

Nous savons que le ptérygoïdien latéral a également un rôle d'ouverture de la mâchoire ce qui pourrait expliquer sa position par rapport aux autres muscles d'ouverture.

Ces différents contingents cellulaires ne peuvent être distingués suivant des critères morphologiques.

Toutefois, on observe sur toute l'étendue de cette partie dorsolatérale une hétérogénéité de forme et de dimension suivant une répartition générale bimodale:

✳ **De grosses cellules multipolaires étoilées pouvant atteindre jusqu'à 50 μm de diamètre**, sont dispersées dans tout le noyau mais leur concentration est plus importante dans des zones plus ventrales et plus internes.

Elles ont la forme caractéristique de toute cellule motrice. Elles donnent naissance généralement à 3, 4 ou 5 dendrites primaires qui se ramifient sur une distance de 50 à 100 μm , en dendrites secondaires, voire tertiaires. Ces dendrites présentent souvent des varicosités.

Cependant, certaines de ces cellules adoptent un aspect piriforme, avec un prolongement principal très long. Elles sont nombreuses dans la partie supérieure des coupes latérales et dans la partie centrale des coupes les plus médianes de cette portion dorso-latérale, ce qui semble correspondre plus précisément à la zone des motoneurones du nerf massétérique.

GONZALES et al. (32) ont décrit le même type de motoneurones chez *PLEURODELES WALTII* (un Urodèle de la famille des Amphibiens).

Par la même technique hodologique (HRP par transport rétrograde), ces auteurs ont montré que le noyau moteur du trijumeau est formé de deux zones distinctes.

Dans une portion rostrale, parallèlement à la surface du quatrième ventricule, le noyau forme un amas compact de cellules piriformes dont le tronc dendritique principal est dirigé ventro-latéralement suivant la direction des fibres de la racine motrice du trijumeau, alors que dans la partie caudale du noyau les cellules sont polygonales.

Les auteurs semblent attribuer cette différence de forme à une différence de fonction des muscles sur lesquels ces cellules se projettent.

Ainsi cet aspect piriforme des cellules pourrait être un trait primitif, le signe d'une population phylogénétiquement plus ancienne ou pourrait s'expliquer tout simplement par le fait que le grand axe des cellules se trouve dans un plan différent de celui de la coupe.

*** D'autre part, on trouve de petites cellules étoilées aux prolongements courts, d'un diamètre inférieur à 12 μm , occupant les espaces entre les grosses cellules motrices.**

La présence de ces deux types de cellules (de gros et de petit diamètre) pourrait s'expliquer par le fait que les muscles masticateurs sont riches en fuseaux neuromusculaires et sont innervés par conséquent par deux types de motoneurones :

- les motoneurones *alpha* correspondraient aux grosses cellules multipolaires caractéristiques.

- la population des petites cellules étoilées correspondrait aux motoneurones *gamma*, responsables de la tension du récepteur fusorial.

Nous y reviendrons dans la discussion.

- La portion ventro-médiane du noyau (partie caudale du noyau)

Elle regroupe les motoneurones des muscles du plancher de la cavité buccale ou muscles d'ouverture de la gueule, à savoir le mylo-hyoïdien, le ventre antérieur du digastrique et le muscle transverse de la mandibule.

L'organisation myotopique ne peut être déterminée de façon plus précise puisque les cristaux d'HRP ont été appliqués au contact de l'extrémité proximale du nerf mylo-hyoïdien, juste au niveau de sa fixation avec le nerf alvéolaire inférieur.

La population cellulaire est compacte et homogène : les cellules sont multipolaires et ont un diamètre qui oscille entre 20 et 35 μm .

Leurs prolongements sont très courts: les cellules étant très proches les unes des autres, elles n'ont peut-être pas besoin d'un réseau dendritique très développé pour établir des contacts entre elles.

- Le noyau accessoire du trijumeau

Il concentre le contingent des cellules motrices du muscle tenseur du tympan.(62)
Nous n'avons pas observé ce marquage de façon systématique si ce n'est après traitement du nerf mandibulaire et de la racine motrice.

Sur un des rats du groupe 3 (nerf auriculo-temporal), nous avons identifié un petit amas de cellules marquées, en position ventrale par rapport au noyau principal, comme étant le noyau accessoire du trijumeau (a5).

Le nerf tenseur du tympan est un rameau collatéral du nerf ptérygoïdien médial. Prenant naissance dans la partie la plus proximale du nerf ptérygoïdien, juste à l'émergence du foramen ovale, il emprunte un trajet postérieur.

Très fin, nous avons dû l'isoler par mégarde avec le nerf auriculo-temporal et le contaminer lors du marquage de ce dernier.

Par ailleurs, son marquage est inexistant dans le groupe 4 (nerf ptérygoïdien médial) car l'application d'HRP s'est faite au niveau d'une portion plus distale du nerf.

La population cellulaire de ce noyau est sensiblement identique à celle des muscles d'ouverture. Homogène, constituée de cellules multipolaires de taille moyenne, elle est toutefois moins dense.

Notre étude n'a pas permis de différencier les motoneurones qui composent le nerf du tenseur du voile du palais.

A l'instar du nerf du tenseur du tympan, ce dernier, très fin, s'individualise dans le segment proximal du nerf ptérygoïdien médial, pour se porter immédiatement, en un trajet très court vers le bas, l'avant et le dedans, dans le muscle homonyme.

De même, MIZUNO et al (97), SASAMOTO (126) n'ont pu isoler le contingent nerveux dans leur étude chez le rat.

Par contre, KELLER et al. (62), en 1983, ont démontré, chez le chat, que le muscle était innervé par un contingent de motoneurones situé dans la zone la plus rostrale de la portion ventro-médiane du noyau moteur principal.

Par ailleurs, nos résultats ont montré qu'une petite colonne cellulaire, placée sur le bord rostro-latéral du noyau, prenait une coloration au niveau des rats intéressés par le tronc alvéolaire inférieur.

Cette colonne cellulaire jouxte le contingent des motoneurones massétéris dans les deux tiers dorsaux du noyau et celui du ptérygoïdien médial dans le tiers ventral restant.

Notre idée première avait été d'approprier ces cellules au muscle buccinateur. Ce muscle est traversé par le nerf buccal, branche du tronc antérieur. Mais, il est généralement admis que ce dernier est à ce niveau exclusivement sensitif et par conséquent ne prend aucune part à l'innervation motrice du buccinateur.

La reproductibilité des résultats excluent une éventuelle contamination mais des techniques chirurgicales plus précises sont nécessaires pour apporter une explication.

3.2.2. Le noyau mésencéphalique du trijumeau

- Etude des coupes marquées à l'HRP

Le contingent fibrillaire afférent, plus ou moins marqué suivant le nerf périphérique concerné par le marquage à l'HRP, prend naissance dans la partie la plus caudale du noyau mésencéphalique, dorsalement par rapport au noyau moteur du trijumeau. Il s'épanouit en un trajet oblique dorso-rostral jusque dans la région colliculaire, cédant au fur et à mesure de son passage, des "grappes" de corps cellulaires tous orientés suivant un même axe horizontal.

A l'opposé des autres noyaux du complexe nucléaire trigéminal, le noyau mésencéphalique ne présente pas d'organisation somatotopique précise.

La planche 11 résume l'étude morphologique (tableau A) et l'analyse quantitative (tableaux B et C) de ce noyau.

Les fibres afférentes du noyau mésencéphalique n'empruntent pas toutes le trajet de la racine motrice du trijumeau.

- D'après notre étude quantitative, environ 90 % des cellules du noyau sont d'origine proprioceptive (fibres Ia des fuseaux neuromusculaires des muscles de fermeture) et sont en contact avec l'organe récepteur périphérique par l'intermédiaire de la racine motrice du trijumeau.

Les 2/3 de ces cellules sont d'origine massétérique.

Pour ce muscle, comme pour le temporal, les cellules marquées sont disséminées sur toute l'étendue du noyau sans discrimination spatiale.

- Par contre, le contingent cellulaire, dont les afférences sont véhiculées par la racine sensitive, se concentre essentiellement dans la moitié caudale du noyau.

La moitié de cette population environ (soit 4% du nombre total des cellules mésencéphaliques), est de nature proprioceptive, d'origine périodontale.

Ces afférences sont véhiculées par le nerf alvéolaire inférieur.

Planche 11 -

Le noyau mésencéphalique du trijumeau et son organisation

- Tableau A -

Distribution de la configuration du noyau mésencéphalique après application d'HRP sur les différentes branches du nerf mandibulaire.

- Tableaux B et C -

Quantimétrie cellulaire du noyau mésencéphalique du trijumeau après application de cristaux d'HRP sur le nerf mandibulaire et de ses différentes branches.

- Tableau des valeurs calculées et estimées

nb.c.c. Nombre de cellules marquées

nb.c.e. Nombre de cellules estimées pour tout le noyau
(d'après la formule de KONINGSMARK).

- Histogrammes caractérisant le nombre de cellules marquées pour l'ensemble du noyau (échelle des ordonnées) divisé arbitrairement en 3 zones topographiques (échelle des abcisses).

-Les zones grisées correspondent aux afférences proprioceptives ou autres véhiculées par la racine sensitive et ses branches.

- Tableau B -

VIII Nerf mandibulaire

RM Racine motrice

Ma Nerf massétérique

RS Racine sensitive

- Tableau C -

Li Nerf lingual

AT Nerf auriculo-temporal

AI Nerf alvéolaire inférieur

PM Nerf ptérygoïdien médial

	% C / n.t.	% C / n.V ₃	Cellules unipolaires Ø > 30 µm	Cellules unipolaires Ø < 30 µm	Cellules multipolaires
1	55	70	+++	++	+
2	78	90	+++	+++	+
3	1,8	2,1	0	+	0
4	0,6	0,7	+	+	0
5	0	0	0	?	0
6	2,7	3,1	+	0	0
7					
8	0,7	0,8	+	0	0
9	10	11,7	+	+	0
10	85	100	+++	+++	+

- Tableau A -

- | | |
|---------------------------|---------------------------------------|
| 1: n. massétérique | 6: n. alvéolaire inférieur |
| 2: racine motrice | 7: tronc alvéolaire inférieur |
| 3: n. auriculo-temporal | 8: n. lingual |
| 4: n. ptérygoïdien médial | 9: racine sensitive |
| 5: n. mylo-hyoidien | 10: n. mandibulaire (V ₃) |

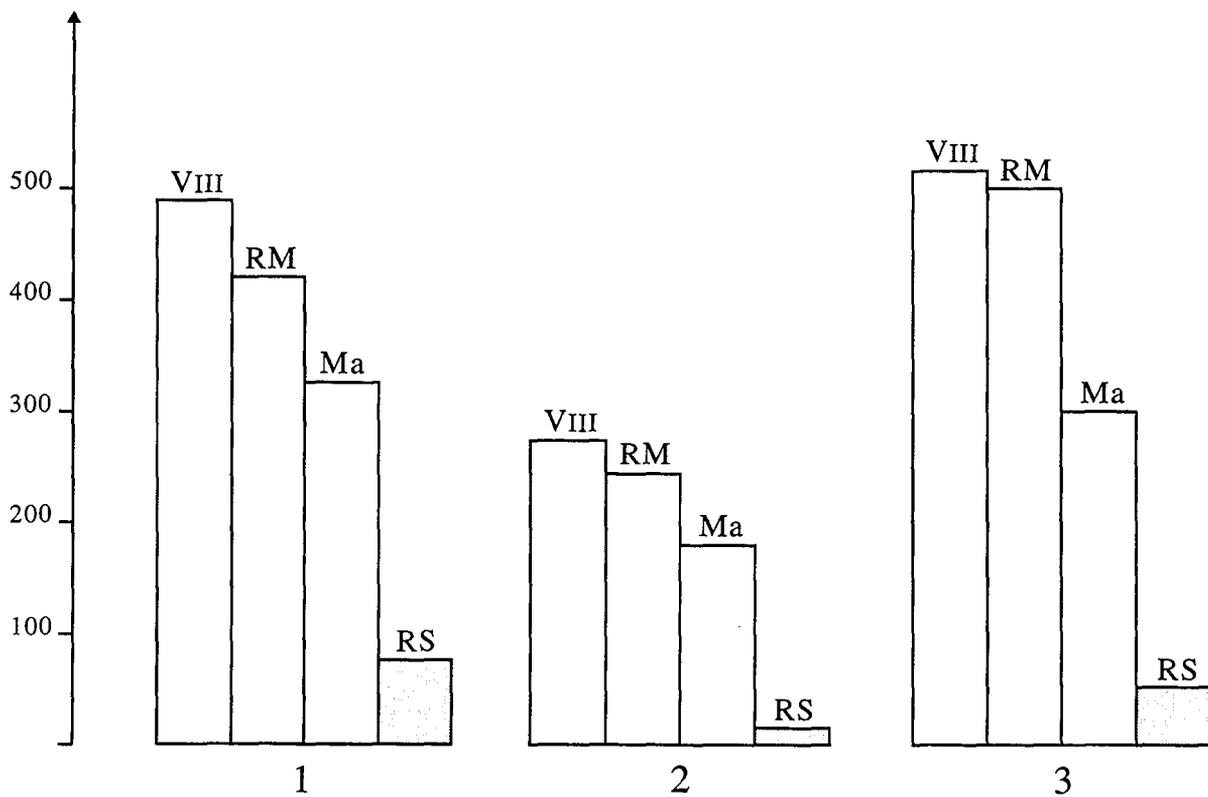
% C/nb.t.: pourcentage de cellules marquées à l'HRP par rapport au nombre total de cellules du noyau (environ 1500 cellules)

% C/V₃ : pourcentage de cellules marquées à l'HRP par rapport au nombre de cellules issues du nerf mandibulaire

- | | |
|-----|--------------------|
| 0 | = marquage nul |
| + | = marquage faible |
| ++ | = marquage modéré |
| +++ | = marquage intense |

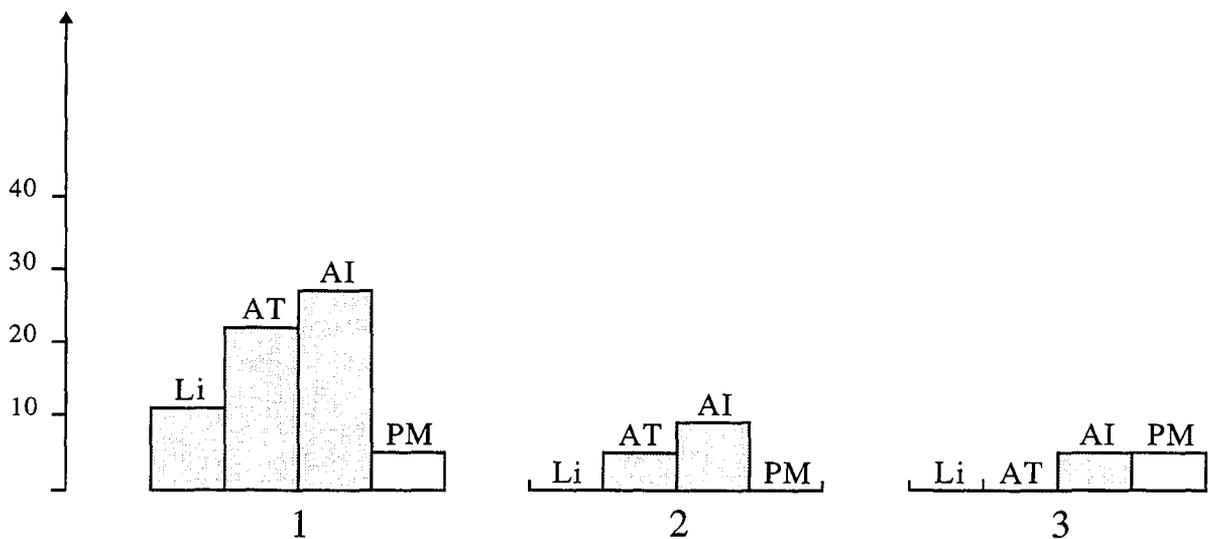
	N. Mandibularis V III		Radix Motoria R.M.		N. Massetericus Ma		Radix Sensoria R.S.	
	nb.c.c	nb.c.e	nb.c.c	nb.c.e	nb.c.c	nb.c.e	nb.c.c	nb.c.e
1	273	491	235	423	182	328	42	76
2	153	275	136	245	100	180	13	23
3	288	518	279	502	168	302	29	52
Total	714	1284	650	1170	450	810	84	151

- Tableau B -



	N. Lingualis Li		N. Auriculotemp. A.T.		N. Alveolaris Inf A.I.		N. Pteryg. Med P.M.	
	nb.c.c	nb.c.e	nb.c.c	nb.c.e	nb.c.c	nb.c.e	nb.c.c	nb.c.e
1	6	11	12	22	15	27	3	5
2	0	0	3	5	5	9	0	0
3	0	0	0	0	3	5	3	5
Total	6	11	15	27	23	41	6	10

- Tableau C -



Les afférences de l'autre moitié semblent véhiculer des informations sensibles de nature non proprioceptive puisqu'elles intéressent des nerfs comme le nerf lingual.

Il est intéressant de noter la différence de densité d'HRP intracytoplasmique suivant le nerf concerné.

- Les nerfs de la racine motrice donnent des colorations très denses : les granules d'HRP sont si nombreux qu'ils masquent totalement le noyau cellulaire.
- Pour les trois nerfs du tronc postérieur (nerf lingual, nerf auriculo-temporal et nerf alvéolaire inférieur), les vésicules d'HRP intracytoplasmiques sont peu nombreuses et confèrent aux cellules marquées un aspect granulaire.

Les groupes cellulaires décrits par HINRICHSEN et al. (41,42) sont formés d'une population cellulaire hétérogène.

En effet, lorsque l'application d'HRP se fait sur les différentes branches du nerf mandibulaire, les cellules colorées ne présentent pas ou très rarement, des rapports de contiguïté entre elles.

Ces contacts n'apparaissent qu'après injection d'HRP dans les troncs nerveux ou le nerf mandibulaire.

ROKX et al. (122) ont utilisé un double marquage en fluorescence pour montrer que les afférences massétériques et temporales peuvent être mêlées, au sein d'un même groupe cellulaire, à une ou plusieurs cellules non colorées.

Plusieurs types cellulaires ont été mis en évidence :

* **De grosses cellules ovalaires pseudo-unipolaires** sont observées plus généralement dans les zones 1 et 2 du noyau.

Elles sont de configuration semblable aux cellules ganglionnaires. Elles ont une taille qui varie de 30 à 40 μm et sont parfois dotées d'épines cytoplasmiques.

Ces cellules intéressent essentiellement les informations proprioceptives de nature fusoriale, en particulier d'origine massétérique. Un petit contingent caudal est de nature périodontale.

Ces cellules deviennent plus petites et plus arrondies dans la zone 3. Leur diamètre oscille entre 15 et 20 μm .

* **De petites cellules ovalaires, pseudo-unipolaires** s'intercalent entre les grosses cellules. Leur diamètre est d'environ 15 μm et elles ne présentent généralement pas d'épines cytoplasmiques.

* **Quelques cellules multipolaires** ont été mises en évidence dans les zones 1 et 2 avec toutefois une prédominance dans la partie la plus ventro-caudale du noyau. Elles sont généralement de taille assez importante (environ 30 μm).

- L'étude des coupes semi-fines et ultra-fines

Elle s'est faite sur les zones 1 et 2, plus faciles à repérer topographiquement que la zone 3.

- **Sur les coupes semi-fines**, les granulations intracytoplasmiques d'HRP nous permettent de situer les neurones de premier ordre qui nous intéressent. (Planche 12)

Les cellules sont ovoïdes; si les cellules de petit diamètre ont une forme bien régulière, celles de gros diamètre se caractérisent par des contours très irréguliers : la membrane semble déformée par les astrocytes et les nombreux vaisseaux sanguins qui s'y accolent. La déformation parfois est telle qu'elle semble étirer le cytoplasme, conférant à la cellule un aspect multipolaire.

La mise en évidence d'une cellule de forme pyramidale dans la zone pontique du noyau, nous apporte la preuve que des cellules multipolaires existent dans le noyau mésencéphalique.

Un important treillis de fibres myélinisées délimite les différents groupes cellulaires.

Les cellules sont dotées d'un volumineux noyau de 10 à 20 μm de diamètre, formé d'une chromatine claire et d'un gros nucléole.

Le noyau peut être excentré et les granulations intracytoplasmiques, normalement homogènes et disséminées dans toute la cellule, se concentrent alors en amas chromatiques autour du noyau.

- **En microscopie électronique**, les cellules sont électrodenses, ce qui souligne la richesse des organites intracytoplasmiques. (Planche 13 - Photos A à E)

Le réticulum endoplasmique est très abondant. Il est représenté par de petits amas de citernes membraneuses, sans arrangement spatial particulier, noyés au milieu de nombreux polysomes ou ribosomes libres (corps de NISSL).

A la périphérie de la cellule, le réticulum endoplasmique peut devenir très important. Les citernes membraneuses se disposent alors en lamelles parallèles à la surface membranaire.

Plusieurs appareils de GOLGI sont disséminés dans le cytoplasme à proximité du noyau : ils forment des dictyosomes de 3 à 5 citernes membraneuses aux extrémités desquelles se détachent des vésicules électroniquement claires ou denses.

Les mitochondries, nombreuses, soulignent une activité métabolique intense. On les trouve groupées autour des corps de NISSL, des appareils de GOLGI ou le long de la membrane cytoplasmique. Rondes ou en bâtonnets, elles sont de taille variable (120 nm en moyenne) et présentent de longues crêtes mitochondriales et une fine granulation.

Des faisceaux de neurofilaments (8nm) et de neurotubules (25 nm) sont dispersés dans tout le cytoplasme comme s'ils supportaient l'architecture du neurone; disposés entre les amas du réticulum endoplasmique, ils semblent compartimenter le cytoplasme en zones fonctionnelles.

Les particules lysosomiales sont remarquablement nombreuses et diverses :

- certaines, de taille variable, sont homogènes et électrodenses. Elles sont la preuve de notre marquage à l'HRP. Certaines vésicules golgiennes et citernes endoplasmiques sont également remplies du même matériau électrodense. Les vésicules fusionnent alors pour former les grosses vacuoles lysosomiales.
- d'autres, grosses, sont des corps multivésiculaires.
- d'autres encore, très volumineuses (environ 60 nm), sont de structure hétérogène : des globules clairs se disposent principalement en périphérie de la vésicule, au sein d'une matrice électrodense.

Par contre, aucune particule de glycogène n'a été mise en évidence.

Le noyau cellulaire est volumineux et présente quelques indentations. Son nucléoplasme est clair, formé d'hétérochromatine dispersée.

La membrane cytoplasmique présente de nombreuses édentations : des épines cytoplasmiques, contenant des neurofilaments et du réticulum endoplasmique, sont disposées à la surface de toute la cellule.

Pour HINRICHSEN et al. (43), elles serviraient à accroître le métabolisme de la cellule par augmentation de sa surface.

Des zones maculaires ou "gap-junctions" signent les jonctions soma-somatiques : une ligne de mitochondries s'organise dans les deux cellules de part et d'autre de l'épaississement membranaire.

Les jonctions axo-somatiques sont rares.

La majorité des synapses que nous avons pu observer sont de type axo-dendritique, plusieurs synapses pouvant intéresser le même dendrite.

Elles sont généralement asymétriques, avec des vésicules synaptiques claires et rondes.

- Planche 12 -

Le noyau mésencéphalique du trijumeau: étude cytologique en microscopie photonique

• Photo A

Partie caudale du noyau mésencéphalique - Coloration de NISSL (x 100).
Notons la relation avec le locus coeruleus adjacent.

• Photo B

Détails de la partie caudale du noyau mésencéphalique - Coloration de NISSL (x 250).

Les cellules ont une forme générale ovale ou ronde d'un diamètre variable même si elles semblent parfois déformées par des cellules adjacentes ou des cellules gliales.

• Photo C

Coupe semi-fine (1 μ m d'épaisseur) de la zone 2 du noyau mésencéphalique. (x 250).

Cellules entre les fibres du pédoncule cérébelleux supérieur.

• Photo D

Détails des cellules mésencéphaliques de la zone 2 (x 400).

Notons les deux types de populations pseudo-unipolaires de grosse taille et de petite taille.

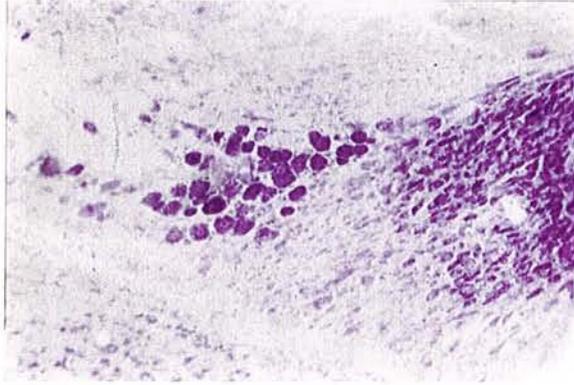
Notons également les noyaux cellulaires excentrés

• Photos E et F

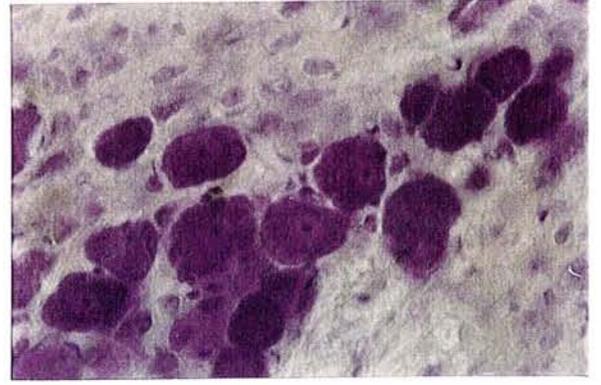
Détails morphologiques des cellules mésencéphaliques de la zone 1 (x 400).

Notons la différence entre les cellules de la photo E déformées par les structures adjacentes (faisceaux de fibres et vaisseaux) et la cellule multipolaire de la photo F de forme pyramidale.

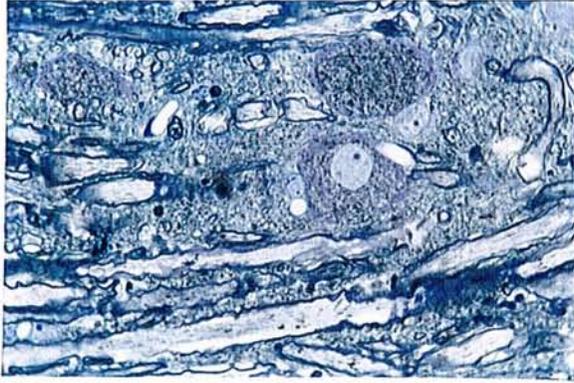
A



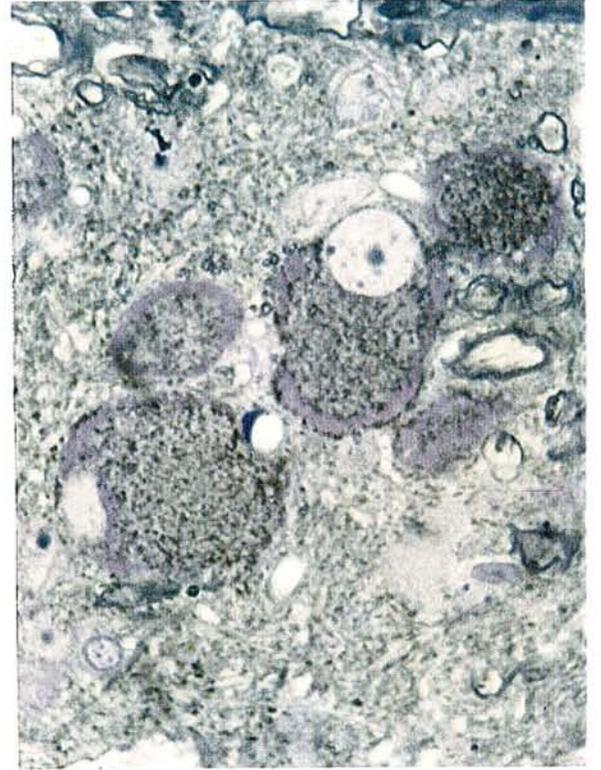
D



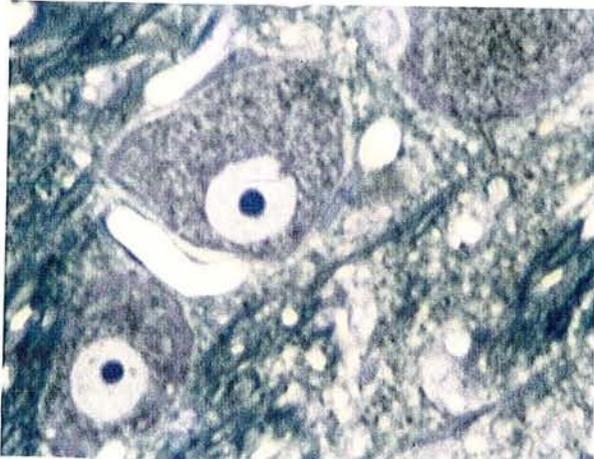
C



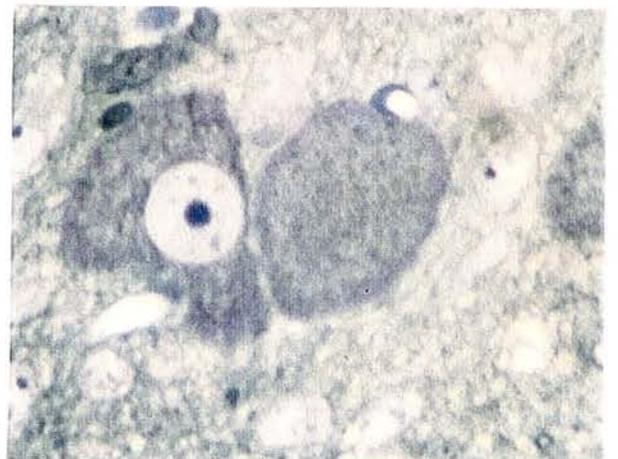
D



E



F



- Planche 13 -

Morphologie ultrastructurale de cellules du noyau mésencéphalique
(Photos de microscopie électronique)

• Photo A

Détail d'une cellule mésencéphalique (x 3.000).

Notons le noyau cellulaire (N) avec sa chromatine diffuse et la densité des organites intracytoplasmiques : amas d'ergastoplasme (E), appareils de GOLGI (G), mitochondries (M) et particules d'inclusions diverses (flèches) , circonscrites par une membrane et composées d'un matériel hétérogène.

• Photo B

Détail du cytoplasme d'une cellule (x 13.000).

Des particules lysosomiales électrodenses de tailles différentes, disséminées dans le cytoplasme, contiennent de l'HRP (flèches).

(T : microtubules, R : ribosomes libres, G : appareil de Golgi).

• Photo C

Détail de la photo B (x 22.000).

• Photo D

Détail du cytoplasme périmembranaire (x 13.000)

Amas de réticulum endoplasmique et de ribosomes libres.

(Ni : corps de Nissl, T : microtubules).

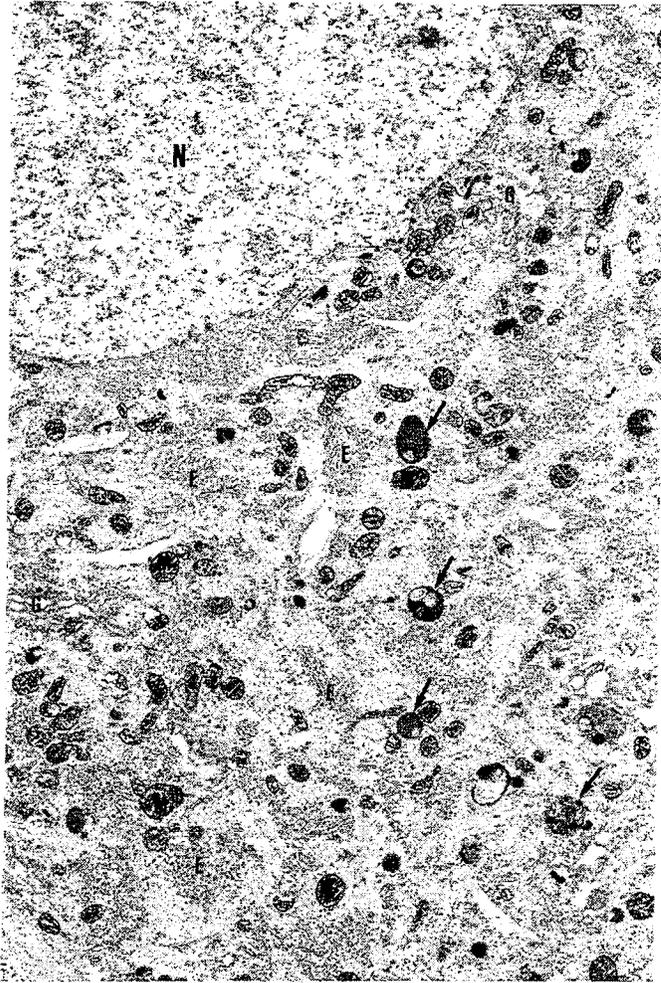
• Photo E

Détail d'une cellule mésencéphalique et de son environnement fibrillaire (x 17.000)

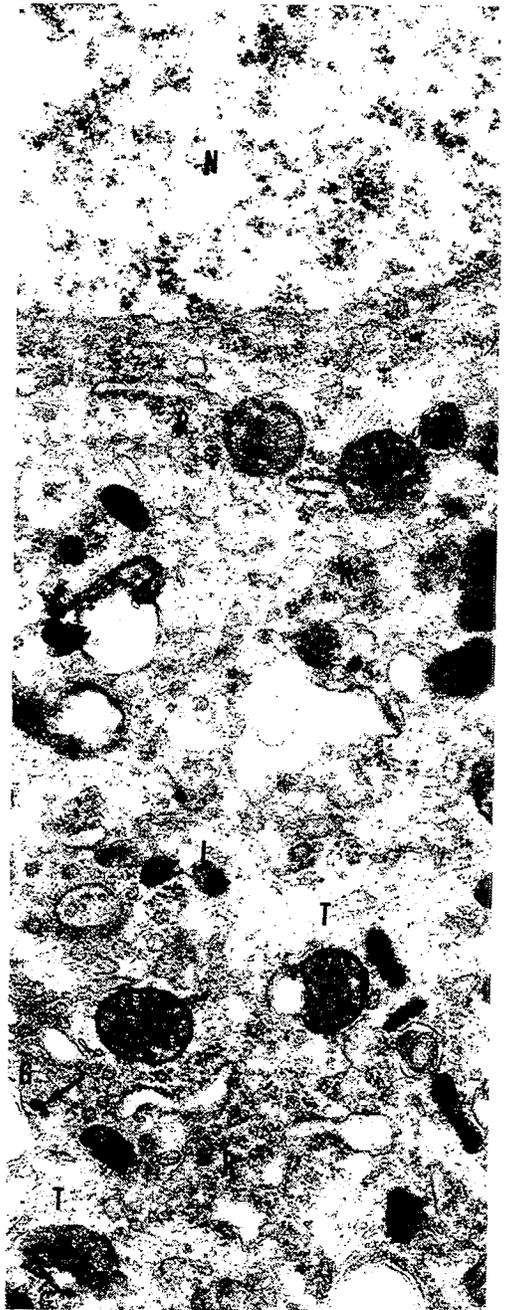
Notons l'importance des mitochondries (M) et des vésicules synaptiques (V).

(* caractérise une épine cytoplasmique de la cellule et les flèches montrent les zones synaptiques interfibrillaires).

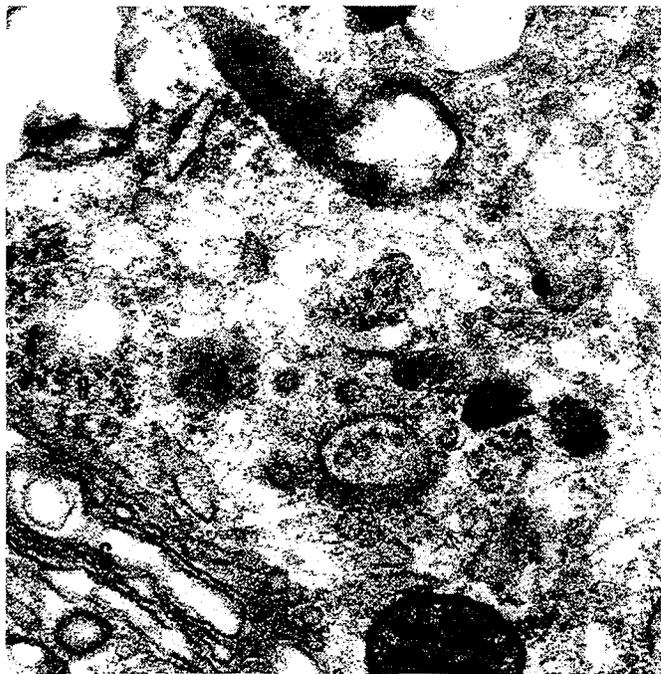
A



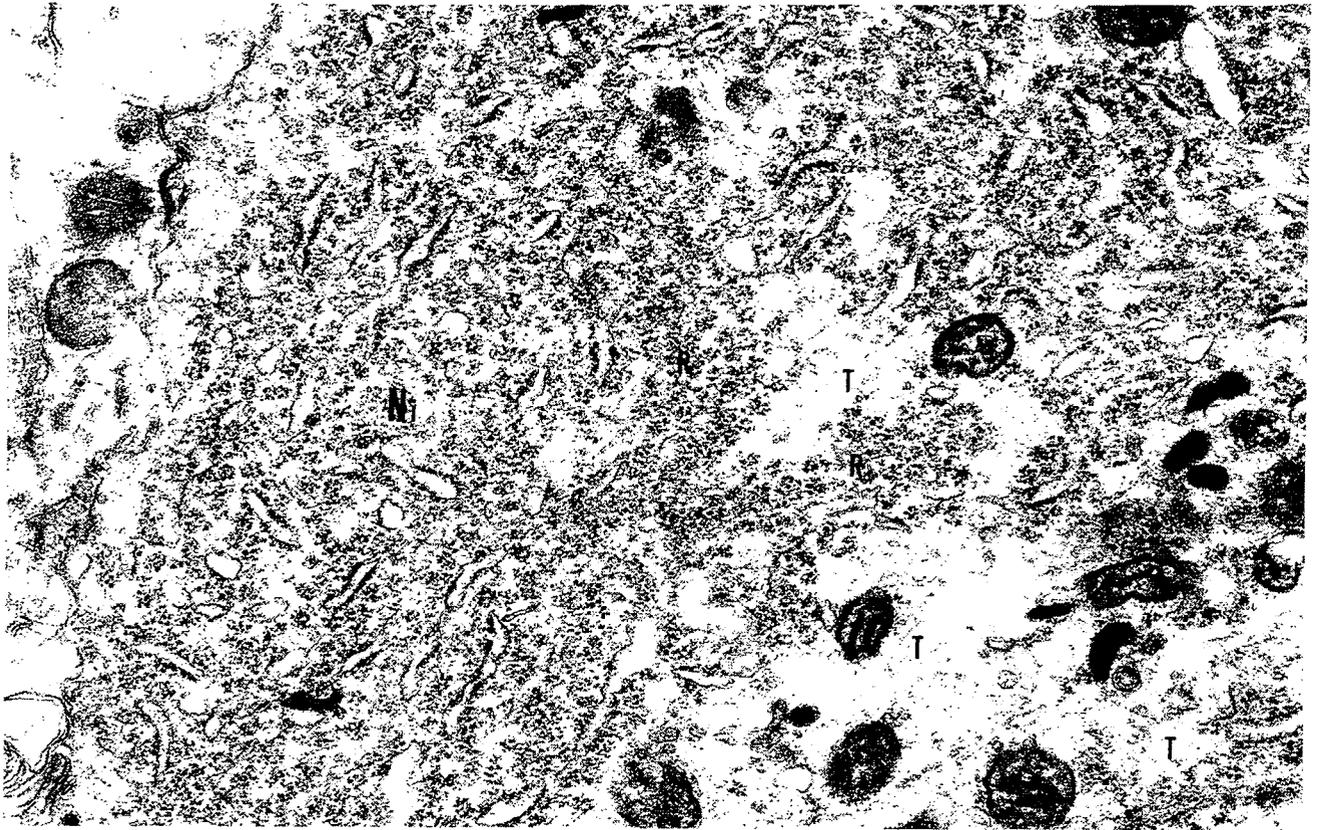
B



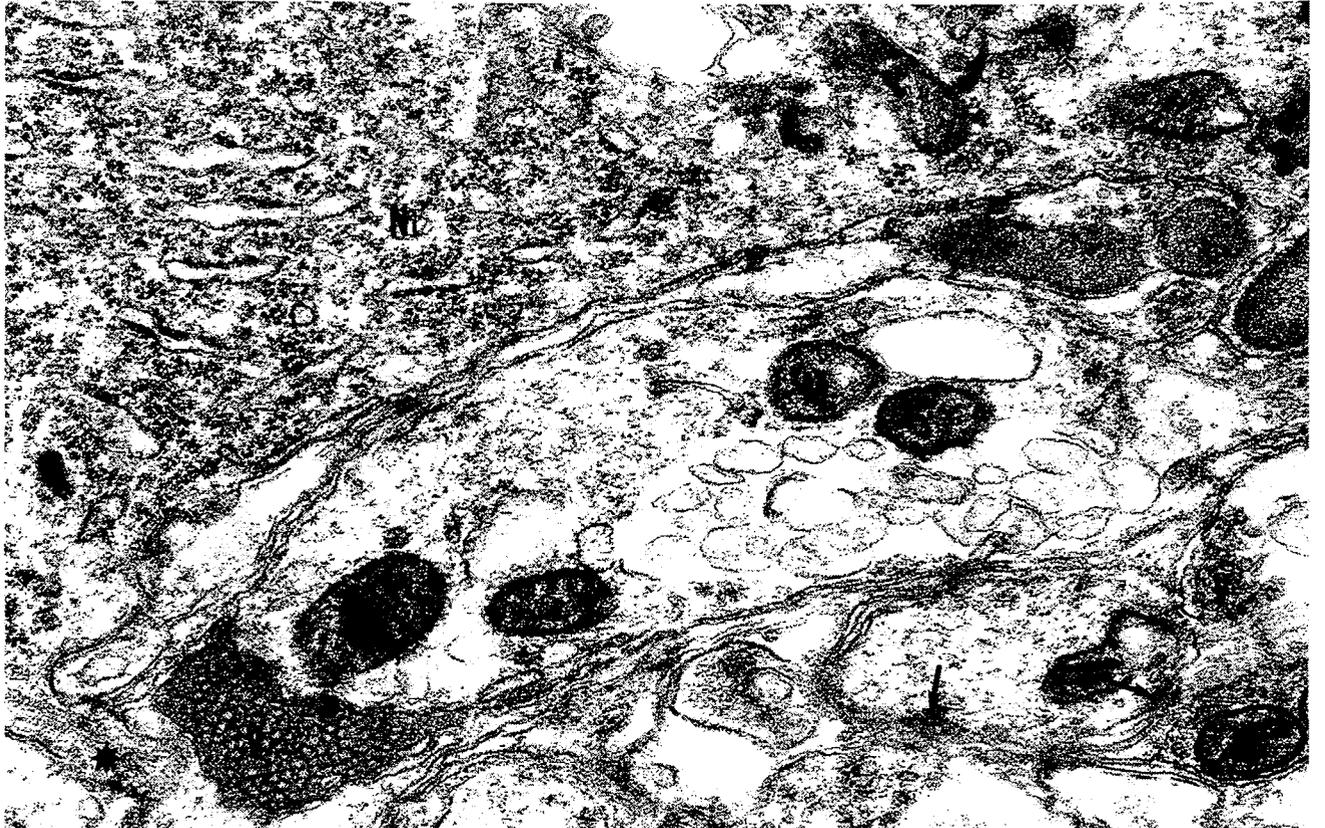
C



D



E



4. Discussion

4.1. Fiabilité de la technique

- L'HRP est un bon traceur rétrograde et il est le marqueur de base de toutes les études d'odontologie visant à établir une cartographie centrale de sites périphériques.

Pour l'abord quantitatif des marquages obtenus, il fallait nous assurer que l'ensemble du contingent fibrillaire considéré soit en contact avec l'enzyme; aussi, l'application de cristaux d'HRP à la surface du nerf sectionné nous paraissait une technique plus précise que l'injection d'HRP au contact des récepteurs périphériques et moins sélective que l'injection de l'enzyme directement dans le nerf concerné.

Nous avons vu que le marquage présentait des images différentes selon la concentration d'enzyme intracytoplasmique.

MESULAM (96) a montré que la prise et le transport d'HRP sont fonction de l'activité du neurone.

TSAI et al. (141) ont utilisé cet argument dans l'interprétation de leurs résultats concernant une cartographie centrale des différentes branches nerveuses du nerf facial. Ils expliquent que le faible marquage des motoneurones du nerf auriculaire postérieur est dû au fait que les oreilles du rongeur ont des mouvements peu actifs en corollaire de l'activité neuronale peu intense qui existe au niveau de leur contrôle.

Nous ne nous risquons pas à tirer de semblables conclusions dans notre étude, car il nous semble que de nombreux facteurs interviennent dans la captation de l'enzyme. De plus, le taux d'enzyme intracytoplasmique est également fonction de la qualité des organites des cellules concernées.

- En ce qui concerne la dissection, le marquage des différentes branches nerveuses du tronc postérieur du nerf mandibulaire présente certaines difficultés:

- L'abord de la région ptérygo-maxillaire requiert une dissection minutieuse des différents plans musculaires.

- Les risques de contamination sont accrûs en raison de la riche vascularisation de la région.

- Enfin, le réseau des branches collatérales issues des nerfs alvéolaire inférieur et ptérygoïdien médian explique les quelques colorations qui paraissent discutables.

4.2. Distribution fibrillaire du nerf trijumeau

Il est généralement admis que le tractus mésencéphalique du trijumeau véhicule des informations proprioceptives de la sphère oro-faciale jusqu'au noyau mésencéphalique.

Ce contingent fibrillaire, satellite de la racine motrice au niveau du pont, passe sous la racine sensitive et le ganglion trigéminal pour rejoindre ensuite le nerf mandibulaire.

En fait, il ne semblerait pas que la distribution des fibres à destinée mésencéphalique soit aussi simple puisque nous avons montré dans notre étude que la racine sensitive en contenait également.

Par ailleurs, des auteurs ont montré que le noyau mésencéphalique recevait également des informations des deux autres branches du trijumeau, nerf ophtalmique : CORBIN al. (21), ALVARADO - MALART et al. (4), MATESZ (91) et nerf maxillaire : JERGE (56), GONZALO - SANZ et al. (33), MATESZ (91).

RYU et al. (124) ont étudié l'organisation des contingents fibrillaires du trijumeau, chez le chien, par la méthode de dégénérescence et ont montré que la racine motrice est composée de deux faisceaux. Dans le tronc cérébral, le faisceau ventral est satellite de la racine sensitive alors que le faisceau médian reste isolé. Puis, en amont du ganglion trigéminal, ces deux faisceaux fusionnent pour former la racine motrice classiquement décrite par tous les auteurs.

Partant du principe que les cellules mésencéphaliques, issues des première et deuxième branches du trijumeau, sont situées dans la partie caudale du noyau, les auteurs ont également montré par des lésions sélectives du noyau que :

- les fibres du V₃ passent essentiellement dans le faisceau ventral de la racine motrice, en nombre moindre dans le faisceau médian et très faiblement dans la racine sensitive.
- les fibres des V₁ et V₂, à l'opposé, empruntent essentiellement la racine sensitive, en traversant le ganglion trigéminal.

Il est difficile de trouver une rationalisation dans cette distribution fibrillaire; mais il semble qu'elle s'établisse plutôt selon un critère topographique que selon un critère fonctionnel.

4.3. Distribution cellulaire centrale

Le premier point important à retenir est que tous les marquages cellulaires obtenus dans notre étude sont strictement ipsilatéraux au nerf injecté : afférences primaires du noyau mésencéphalique et motoneurones de la voie finale commune sont donc organisés uni- et homo-latéralement.

4.3.1. Le noyau moteur du trijumeau

• *Il est intéressant de noter que l'organisation topographique et cytoarchitectonique du noyau reflète parfaitement l'organisation de la musculature périphérique comme si " la voie finale commune", dont le point de départ est représenté par les contingents de motoneurones, nécessitait une similitude d'organisation entre le niveau central et le niveau périphérique.*

Le noyau est subdivisé en deux parties fonctionnellement distinctes : muscles d'ouverture dans la portion ventro-caudale et muscles de fermeture dans la portion dorso-latérale du noyau moteur principal.

De plus, les muscles agonistes situés dans une même région périphérique ont des représentations centrales adjacentes.

Dans l'ensemble, nos résultats confirment ceux des différents auteurs qui ont travaillé sur le noyau moteur du trijumeau avec la même technique : MATSUDA et al. (92) sur le lapin , MIZUNO et al. (97) et JACQUIN et al. (55), respectivement chez le chat et le rat.

Les trois subdivisions (noyaux *alpha*, *beta*, *gamma*) décrits chez le lapin correspondent aux deux zones fonctionnelles mises en évidence chez le rat et le chat:

- Le noyau *alpha* caudo-ventro-médian est l'homologue de la portion ventro-caudale puisqu'il concentre les motoneurones des muscles mylo-hoïdien (en position dorso-latérale) et ventre antérieur du digastrique (en position ventro-médiane).

Cette portion occupe le tiers caudal du noyau.

- La portion dorso-latérale, par contre, réunit les deux noyaux *beta* et *gamma*.

Le noyau *beta* situé rostro-ventro-médialement abrite les motoneurones du muscle ptérygoïdien latéral alors que le noyau *gamma* plus dorsal abrite les trois muscles de fermeture temporal, masseter et ptérygoïdien médian.

Cette subdivision chez le lapin souligne la dualité fonctionnelle du muscle ptérygoïdien latéral. Mixte, puisqu'il participe à l'ouverture et à la fermeture de la mâchoire, sa population cellulaire est située juste à la jonction entre les deux contingents de motoneurones.

• *Mais si l'hétérogénéité fonctionnelle se traduit au niveau de l'arrangement cellulaire au sein du noyau, les contingents cellulaires présentent une certaine unité structurale.*

Toutes les cellules sont multipolaires, dotées d'une arborisation dendritique primaire et secondaire, voire tertiaire.

Certains épaississements au niveau des dendrites ressemblent plus à des varicosités qu'à des épines dendritiques. Notre traceur ne pénétrerait-il pas dans les épines?

Nos marquages ont toutefois montré l'existence d'une répartition bimodale de la population neuronale en fonction de la taille des cellules.

Des neurones multipolaires de petite taille (10 à 12 μm) sont disséminés dans toute la portion dorso-latérale du noyau avec une prédominance dans ses deux-tiers supérieurs.

D'après les travaux de LIMWONGSE et al. (77) ces petites cellules correspondraient aux motoneurones *gamma*.

SESSLE (128) a confirmé par électrophysiologie que les deux types de motoneurones *alpha* et *gamma* existent dans le noyau.

Il est intéressant de noter, dans notre étude, que la population de motoneurones de petite taille est inexistante dans la portion ventro-médiane et très rare dans le tiers ventral de la portion dorso-latérale, zone des deux muscles ptérygoïdiens connus pour être très pauvres en fuseaux neuro-musculaires.

Par la méthode de GOLGI, CARD et al. (13) ont identifié, chez le chat, une population semblable de petits motoneurones *gamma* mais disposés en périphérie du noyau.

Par contre, MOGOSEANU et al. (98) soulignent l'absence d'un marquage de telles cellules après application de cristaux d'HRP-WGA ou d'HRP liée à la toxine B du choléra dans le corps de trois muscles masticateurs. Il semblerait ici que la différence des résultats obtenus soit due à l'utilisation de traceurs, peut-être trop spécifiques.

• Notre étude a révélé l'existence d'un groupe de cellules, situé dorso-latéralement par rapport au noyau moteur principal. Ignoré par PELLEGRINO et al. (111), nous l'avons identifié dans l'atlas de PAXINOS et WATSON (109), comme étant la portion la plus rostrale du groupe de cellules K.

Ce groupe a été mis en évidence, chez le lapin, par MEESEN et al. (94) en 1949 et décrit comme étant responsable de l'innervation du muscle du tenseur du tympan.

JACQUIN et al. (55) chez le rat, après injection d'HRP dans la racine motrice trigéminal obtient un marquage dans une zone topographique semblable qu'il nomme noyau intertrigéminal.

Tendu entre l'extrémité rostrale du noyau moteur trigéminal et le bord caudal du colliculus inférieur, il regrouperait selon les auteurs les motoneurones de ce muscle impliqué dans l'appareil auditif.

KELLER et al. (62) chez le chat, démontrent que les motoneurones de ce muscle forment un noyau accessoire, s'étendant en position ventrale le long des deux tiers rostraux du noyau moteur principal.

Il distingue deux groupes cellulaires distincts:

- un groupe cellulaire ventral situé sous le noyau principal
- un groupe cellulaire ventro-latéral

Ce dernier semble correspondre au noyau intertrigéminal de JACQUIN ou au noyau de cellules K de MEESEN

Nos travaux confirment ces travaux précédents.

Comme KELLER, nous avons identifié le noyau moteur accessoire du trijumeau et marqué les motoneurones du muscle tenseur du tympan.

Comme JACQUIN, nous avons coloré des cellules dans le groupe cellulaire rostro-latéral après injection d'HRP dans la racine motrice ou dans le nerf mandibulaire.

Par contre, les marquages observés à ce niveau ont été obtenus également après application de cristaux d'HRP sur les nerfs mylo-hyoïdien et massétérique.

Ce groupe de cellules K constituerait donc un second contingent de cellules motrices pour les muscles masséter, mylo-hyoïdien et digastrique.

L'ensemble de nos marquages au niveau du tronc cérébral infirme l'idée d'une éventuelle contamination.

Récemment, en 1992, DONGA et al. (25), se déclarent les premiers à avoir mis en évidence un tel marquage chez le lapin.

Ils expliquent cette découverte par l'utilisation d'un temps de survie très long supérieur à cinq jours.

Nous venons de démontrer qu'une telle organisation existe chez le rat.

Mais, même si ces quelques résultats s'accordent avec ceux de DONGA et al. (25) chez le lapin, ils nécessitent des investigations plus poussées pour permettre d'élaborer une hypothèse fonctionnelle.

Les seules données dont nous disposons actuellement sont:

- que ces muscles impliqués dans la mastication ou dans la fonction auditive sont tous dérivés du premier arc branchial
- que nous avons observé une certaine somatotopie dans ce noyau suivant le nerf envisagé.

Pour KOLTA et al. (64) ce noyau de cellules K contiendrait des récepteurs sérotoninergiques de types 2 et 3 comme le noyau moteur principal du trijumeau et, par conséquent, jouerait un rôle majeur dans la genèse du rythme masticatoire.

4.3.2. La formation réticulée parvocellulaire

Nous avons été surpris de trouver des cellules marquées dans la partie rostrale de la réticulée parvocellulaire : de taille moyenne, ces cellules multipolaires semblent s'étirer dans le sens dorso-ventral, en direction médiale, le long de la racine du nerf facial.

Deux populations cellulaires particulières sont situées dans cette zone de la réticulée.

- Pour MATSUDA et al. (92), TRAVERS (139), les motoneurones des deux muscles stylo-hyoïdien et ventre postérieur du digastrique sont des cellules disséminées dans la formation réticulée, le long de la racine fibrillaire du nerf facial.

De même, SZEKELY et al. (135) démontrent que les cellules motrices des muscles innervés par le facial, mais non impliqués dans la mimique faciale, ne se situent pas dans un des cinq sous-noyaux du noyau moteur principal du facial, mais forment plutôt un groupe de cellules au-dessus et en avant du précédent noyau.

Ils le nomment noyau accessoire du nerf facial et décrivent des somas multipolaires, à l'aspect piriforme, allongés dans le sens dorso-ventral, disposés le long de la racine du nerf facial, en regard des motoneurones trigéminaux des muscles mylo-hyoïdien et ventre antérieur du digastrique, avec lesquels ils partagent des caractéristiques fonctionnelles communes.

Si nous attribuons nos résultats à ces marquages précédents, cela voudrait dire que nous avons créé une contamination des muscles stylo-hyoïdien et ventre postérieur du digastrique, voire même des rameaux homonymes du nerf facial qui, selon HEBEL et al. (40), prennent naissance à l'émergence du trou stylo-mastoïdien.

L'homogénéité des résultats et leur répartition systématique au niveau de tous les rats d'un même groupe, excluent les risques d'une contamination périphérique ou le passage transynaptique du traceur enzymatique .

De plus, les cellules que nous avons marquées, ne forment pas un noyau propre, mais sont disséminées dans une zone étendue entre le noyau moteur facial et le noyau du faisceau solitaire

- JACQUIN et al. (54), après injection d'HRP dans la portion mandibulaire du ganglion trigéminal et dans les quatre nerfs périphériques constitutifs du tronc postérieur, obtiennent, entre autres, des marquages fibrillaires dans la réticulée parvocellulaire sous-jacente au noyau du faisceau solitaire ainsi que des marquages au niveau d'une cinquantaine de corps cellulaires disséminés dans la réticulée située dorsalement par rapport au noyau moteur du facial.

Ces cellules, n'ayant été colorées qu'au niveau de la préparation transganglionnaire du contingent des neurones mandibulaires, les auteurs en concluent que ces marquages résultent d'une contamination de la racine motrice qui, à ce niveau, adhère à la face ventrale du ganglion trigéminal.

Suivant les travaux de CONTRERAS et al. (17), ils émettent l'hypothèse que ces cellules auraient leur origine dans le noyau salivaire inférieur; leur marquage rétrograde proviendrait d'une lésion traumatique, par pression ou par piqûre, exercée par l'extrémité de la micropipette, au niveau même où leurs axones longent la portion mandibulaire du ganglion trigéminal pour atteindre le ganglion otique.

Notons que MARFURT et al. (90), après application d'HRP-WGA dans différents sites du ganglion trigéminal, chez le rat, obtiennent les mêmes marquages de la réticulée malgré une introduction très superficielle de la micropipette.

Il semblerait donc que ces cellules marquées au sein de la formation réticulée parvocellulaire soient des neurones d'origine salivaire.

Leur axone se dirigerait vers le ganglion otique en empruntant le trajet du nerf trijumeau.

Il semblerait toutefois, que, contrairement à l'hypothèse de JACQUIN, ces neurones passent par la racine sensitive du trijumeau pour suivre le trajet du tronc alvéolaire inférieur.

4.3.3. Le noyau mésencéphalique du trijumeau

Comparativement à la coloration de NISSL, le marquage à l'HRP nous permet une lecture plus exacte de la configuration cellulaire et de l'arrangement des neurones au sein du noyau mésencéphalique.

Mais, bien que l'expertise de nos résultats au niveau du noyau moteur du trijumeau confirme la précision de nos marquages périphériques, nous n'avons trouvé aucune ordonnance structurale ou somatotopique au niveau de ce noyau sensitif.

- L'organisation neuronale

Le noyau mésencéphalique forme une colonne de cellules qui s'étend du noyau moteur du trijumeau jusqu'au colliculus supérieur, soit sur 4 mm environ.

Nous avons trouvé une extension moindre par rapport à celle des autres auteurs, mais cette valeur subit de nombreuses variations individuelles.

Il est intéressant de noter que quelques cellules du noyau ont été observées en position ectopique dans le pédoncule cérébelleux supérieur ou à proximité de l'attache du voile médullaire antérieur.

BRODAL et al. (10) en ont même identifiées dans les lobes I et II du cervelet (classification de LARSELL, 72).

Leur présence à ce niveau peut s'expliquer par le fait que ces structures sont vraisemblablement, au cours du développement, sur le trajet de migration des cellules mésencéphaliques.

Nous avons vu que le noyau mésencéphalique ne présente pas d'organisation somatotopique précise, comparable à celle des autres noyaux du trijumeau.

Mais souvent, ces cellules se regroupent; elles établissent des contacts somatosomatiques particuliers, type "macula adherens" tel que HINRICHSEN et al. (41) ou ALLEY (2) les ont décrits.

Ces groupes cellulaires, visibles sur toute la hauteur du noyau, sont tout particulièrement nombreux dans la zone 1 et la partie caudale de la zone 3 (portion sous-colliculaire). Composées généralement de 3 à 4 cellules, ces formations peuvent devenir plus importantes et regrouper jusqu'à 10 cellules.

Nous avons vu que leur originalité tient dans le fait qu'elles sont composées de cellules hétérogènes, tant au niveau de la nature du récepteur que de la structure périphérique innervée.

ROKX et al. (122) ont montré, dans leur étude en double fluorescence, que les fibres proprioceptives, issues des muscles temporal et masséter, pouvaient intégrer le même groupe cellulaire.

BAKER et al. (7) accordent à ces contacts intercellulaires une activité électrique. Ce couplage électronique entre les cellules du même groupe jouerait un rôle important d'amplification ou d'intégration des activités musculaires dans les réflexes de la mâchoire.

Pour ROKX et al., cette organisation structuro-fonctionnelle confère certaines propriétés temporelles à l'activité des afférences fusoriales, temporales et massétélines.

- La morphologie cellulaire

Nous avons mis en évidence deux populations cellulaires distinctes: toutes les deux sont formées de somas pseudo-unipolaires, ronds ou ovalaires et présentent les caractéristiques des cellules ganglionnaires. Par contre, ces cellules se différencient par leur grande (sup. à 25 μm) et petite (inf. à 25 μm) taille.

Nous aurions aimé pouvoir attribuer cette différence physique, à des structures périphériques spécifiques mais une distribution précise est impossible.

- Les fibres nerveuses véhiculées par la racine sensitive ont généralement un péricaryon de taille moyenne, oscillant entre 20 et 30 μm . Seules les cellules d'origine périodontale, situées dans la partie la plus caudale du noyau et débordant sur le noyau supratrigéminal, sont de taille importante et peuvent atteindre 40 μm de diamètre.

- Les fibres de la racine motrice présentent une plus grande hétérogénéité de taille. Nous avons vu que les grosses cellules, pouvant atteindre 40 μm de diamètre, sont plus particulièrement impliquées dans l'innervation proprioceptive des principaux muscles masticateurs, masséter et temporal.

Déjà, ALLEN, en 1919, (cité par CAPRA et al., 15) apparentait les grosses cellules du noyau mésencéphalique à celles qui, observées dans les ganglions rachidiens, sont responsables de l'innervation des fuseaux neuromusculaires des muscles somitiques.

- Comme la population des cellules de petite taille est également marquée après application de l'enzyme au niveau du nerf temporo-massétéral, celle-ci ne peut que participer à l'innervation proprioceptive des muscles et provenir, ou des organes de GOLGI ou des fuseaux neuromusculaires.

Il est à présent admis, par tous les auteurs, que les organes tendineux, comme les récepteurs de la capsule de l'articulation temporo-mandibulaire, empruntent la racine sensitive et établissent leurs corps cellulaires dans le ganglion trigéminal.

Deux types de fibres innervent le fuseau neuromusculaire :

✱ Les fibres Ia, annulo-spiralées, myélinisées, ont un diamètre qui oscille entre 12 et 20 μm .

✱ Les fibres II, "en bouquet", sont plus faiblement myélinisées et ont un diamètre variant de 4 à 12 μm .

Il serait hasardeux de vouloir établir une classification morphologique des corps cellulaires mésencéphaliques en fonction des fibres afférentes périphériques, mais pourquoi ne pas attribuer aux fibres II, de faible diamètre, un péricaryon plus petit que celui des fibres Ia, plus fortement myélinisées.

L'existence d'un troisième type de neurone dans le noyau mésencéphalique est toujours très controversée. Multipolaires, ces cellules semblent présenter une morphologie très différente suivant les espèces animales.

- NOMURA et al.(102) sont les seuls auteurs à avoir mis en évidence une population importante de cellules multipolaires (1 à 9 dendrites lisses) chez le chat.

Selon ces auteurs, elle représente environ 40% du nombre total des cellules mésencéphaliques et occupent exclusivement la partie rostrale du noyau.

- CAPRA et al. (15), chez le même animal, décrivent des cellules semblables sans pour autant les considérer comme une population cellulaire à part entière.

Ils remarquent que, dans le contingent des cellules arrondies de gros diamètre, certaines semblent émettre, à partir du corps cellulaire, plus d'un prolongement. Quelques unes de ces extensions sont fines et lisses, se terminent sous la forme de renflements terminaux et ressemblent à des axones, alors que d'autres sont plus épaisses, irrégulières et ressemblent à des dendrites.

Les auteurs localisent ces cellules dans la partie rostrale du noyau, mais ils n'excluent pas une position plus caudale, difficilement observable par le fait de la forte concentration des cellules à ce niveau qui peut masquer les dendrites.

- ROKX et al. (119), chez le rat, notent la présence d'une faible proportion de cellules bipolaires, fusiformes, dans la partie caudale du noyau.

Lors de la lecture des marquages, et de l'analyse des résultats, il convient d'écarter successivement tous les risques d'erreurs que nous pouvons commettre au niveau du noyau mésencéphalique.

Nous nous sommes servi ici de tous les arguments critiques cités par les différents auteurs qui ont travaillé sur le sujet.

- Bien que les cellules mésencéphaliques soient fortement chromophiles, la juxtaposition "intime" des deux noyaux, mésencéphalique et locus coeruleus, est telle que les populations cellulaires paraissent parfois intriquées : il n'est pas rare de trouver des cellules d'un des deux noyaux sur le territoire supposé de l'autre.

WALBERG (142), dans son étude chez le chat, met en garde contre cette confusion possible.

Il reste très prudent quant aux cellules observées en périphérie du noyau, en regard du locus coeruleus, à proximité du noyau supratrigéminal ou noyées dans la réticulée parabrachiale.

En accord avec cet auteur, nous ne considérerons comme "positives" et d'origine trigéminal, que les cellules multipolaires localisées au sein de la population des cellules pseudo-unipolaires.

- La distinction doit être faite également avec les "épines cytoplasmiques" présentes tout particulièrement sur les cellules de gros diamètre.

Ce type de cellules est important après application des cristaux d'HRP sur les branches nerveuses responsables de l'innervation des muscles de fermeture et se localise préférentiellement dans la zone 1 du noyau.

Selon ALLEY (2), ces "épines cytoplasmiques" auraient une fonction nutritive, et serviraient à accroître le métabolisme cellulaire par augmentation de la surface d'échange avec l'environnement.

Fréquemment observées au niveau des neurones des jeunes animaux et des espèces animales inférieures, elles seraient peut-être des neurites vestigiaux qui n'auraient pas involué lors de la maturation cellulaire.

Cet auteur montre qu'au cours des stades 9 à 13 de la vie *in utero*, les cellules mésencéphaliques présentent un certain nombre de petits prolongements qui leur confèrent un aspect multipolaire. En fin de stade 13, un grand nombre des neurites disparaît, ne laissant qu'un prolongement majeur; cependant, parfois, certains peuvent persister à l'âge adulte.

PANNESE (107) confirme l'origine de ces extensions cytoplasmiques. Cet auteur pense qu'elles auraient aussi, chez l'embryon, un rôle d'arrangement spatial, et serviraient à regrouper les cellules en "grappes".

Moins nombreux que ces extensions cytoplasmiques, les prolongements dendritiques sont beaucoup plus longs et ne possèdent pas la même densité de marquage.

- FACCIOLI et al. (30), en microscopie électronique à balayage, montrent que, lorsque la densité cellulaire est importante, les cellules adoptent une forme polyhédrique.

Elles peuvent subir en effet des déformations dues à des facteurs mécaniques naturels comme la pression exercée par des faisceaux de fibres nerveuses qui les entourent, par un vaisseau ou par des cellules gliales qui s'accolent à elles.

Dans la zone 2, certaines cellules, en franchissant le pédoncule cérébelleux supérieur, adoptent une forme de fuseau. Il semble s'agir d'une déformation du corps neuronal due à la pression des contingents fibrillaires adjacents car nous n'avons pas identifié de prolongements de part et d'autre du corps cellulaire.

Il faut se baser sur la présence de prolongements dendritiques pour déterminer si l'aspect polygonal de la cellule correspond à une multipolarité.

Mais encore faut-il prouver sans équivoque que ces prolongements ne sont pas des axones de passage mais proviennent bien du neurone observé.

Dans notre travail, l'observation des coupes nous ont montré:

- Quelques cellules rondes ou ovalaires, assez semblables à celles décrites par NOMURA et al. (102) ou CAPRA et al. (15), sont retrouvées dans la zone 2 et la partie caudale de la zone 3.

Ces cellules, de gros diamètre, présentent deux à trois prolongements fins et longs de configuration différente de celle des épines cytoplasmiques; mais nous ne pouvons pas affirmer, de façon précise, que ces prolongements partent tous du corps cellulaire.

LUO et al. (83), récemment, ont identifié une morphologie neuronale semblable par la technique de l'HRP en injection intracellulaire. Toutefois, des études ultrastructurales sont nécessaires pour définir clairement la nature des ces extensions.

- *Quelques rares cellules de forme pyramidale ont été observées dans la partie caudale du noyau.*

Le fait de les isoler sur coupes semi-fines nous a permis de les observer de façon précise.

ROKX n'estime pas leur nombre à plus de 5% du nombre total.

Devons-nous accorder une spécificité topographique, fonctionnelle ou autre à ce contingent de cellules multipolaires ?

- SAIGAL et al. (125) ont montré chez le mouton que les cellules de type multipolaire sont les seules à être impliquées dans les connexions trigémino-cérébelleuses.

KARAMANLIDIS (60) confirme ces résultats chez la chèvre. De plus, il montre que ces cellules se projettent exclusivement sur le cortex cérébelleux alors que des cellules unipolaires de gros diamètre se projettent sur les noyaux cérébelleux.

RUGGIERO et al. (123) concluent à des spécificités d'espèces en démontrant chez le lapin que les cellules trigémino-cérébelleuses sont unipolaires.

Chez le rat, ces neurones multipolaires font partie des fibres afférentes de premier ordre puisque nous les avons marqués dans notre étude.,

- Ils ne sont pas d'origine oculo-motrice comme CORBIN (21) l'avait supposé car nous les avons colorés après marquage des nerfs impliqués dans l'innervation des muscles responsables de la mastication et plus particulièrement dans le nerf massétérique.

De même, NOMURA et al.(102) ont montré que la grande majorité des cellules multipolaires, chez le chat, innerve les muscles de fermeture.

Nous pensons que le contingent mis en évidence est trop faible pour que nous puissions accorder une spécificité à ces cellules.

La présence de dendrites paraît logiquement augmenter les possibilités d'activation de ces neurones. Cette caractéristique morphologique confère peut-être aux cellules un rôle particulier au sein même de l'organisation fonctionnelle du noyau plutôt que dans leur rapport avec la périphérie.

- L'approche ultrastructurale des cellules mésencéphaliques

Notre étude ultrastructurale n'est qu'une approche à des investigations que nous voulons poursuivre en microscopie électronique.

Jusqu'à présent, pour des raisons techniques, nos résultats ne se sont pas révélés à la hauteur de nos espérances.

Comme nous voulions marquer les cellules mésencéphaliques, nous avons choisi, en premier lieu, de révéler l'HRP par la technique sur bloc de GRAHAM et KARNOVSKY (36).

Pour le ganglion trigéminal, le marquage ne s'est pas révélé trop mauvais; en effet les cellules ganglionnaires sont situées en périphérie des faisceaux de fibres et l'imprégnation tissulaire au DAB était suffisante; par contre, pour le noyau mésencéphalique, la technique s'est révélée désastreuse.

Après adaptation de la technique sur coupes de 100 μm les colorations ont été meilleures mais l'épaisseur du tissu est telle que le champ d'exploitation cellulaire est minime.

Notre but est de poursuivre ces investigations en utilisant des chromogènes plus performants comme le DAB intensifié au Nickel ou le TMB -Tungstate stabilisé au DAB-Cobalt, selon la technique de WEINBERG et van EYCK (cités par LLEWELLYN-SMITH et al., 81).

Les cellules du noyau mésencéphalique présentent toutes les caractéristiques d'une cellule ayant un important métabolisme de synthèse et un système développé de transport axoplasmique. Notons, par contre, l'absence de granules de glycogène, qui normalement caractérisent les neurones nécessitant une grande énergie.

- L'analyse quantitative et topographique

Le tableau ci-dessous réunit les travaux quantitatifs déjà effectués sur le noyau mésencéphalique du trijumeau chez le rat.

AUTEURS	Nb total de cellules	Portion Caudale (%)	Longueur (mm)
→	1200-1500	60	3.0
Hinrichsen et Larramendi (1969)*	2434	50	3.84
Rakhawy et al. (1972)*	1127-1910	80	2.98-5.19
Foster (1973)*	578		
Sivanandasingham et Warwick (1976)*	638-748		
Rokx et al. (1986)	1000-1600	60	4.5
Raappana et Arvidsson (1993)	950-1700		5.0

* cité par Rokx et al. (119)

Si les résultats accusent des écarts très importants, les travaux les plus récents de ROKX et RAAPPANA montrent tout de même une certaine homogénéité dans l'estimation du nombre total de cellules.

Nos résultats sont toutefois très proches de ces auteurs qui ont utilisé des techniques diverses : la coloration de NISSL pour RAKHAWY et al. (118), le transport rétrograde de PHA-L (Phaseolus Vulgaris Leuco-agglutinine) pour ROKX et al. (119), le transport axonal d'HRP-Toxine B du choléra pour RAAPPANA et al. (116).

Notons que, dans toutes ces études, la limite supérieure de la zone pontique correspond arbitrairement au zéro de référence de l'atlas de PAXINOS et WATSON (109). Aussi, nous avons dû faire une correction approximative du pourcentage des cellules présentes dans la partie caudale du noyau en additionnant les valeurs des zones 1 et 2.

Les différences enregistrées peuvent être dues à de nombreux facteurs comme :

- * Le traitement des tissus: en effet des coupes en congélation peuvent créer une distorsion, voire un éclatement des cellules par shrinkage.
- * La technique de coloration utilisée: coloration de NISSL, traceurs *in vivo* plus spécifiques,...
- * La lecture des coupes tissulaires :
 - Bien que les cellules du noyau mésencéphalique soient très chromophiles, il est difficile d'apprécier la différence entre une cellule de petite taille et l'extrémité d'une cellule de gros diamètre déjà enregistrée sur la coupe adjacente. Normalement une cellule est comptée lorsque son noyau est visible, mais comment faire si le marquage intracellulaire est tel qu'il masque le noyau.
 - Le noyau mésencéphalique a des limites mal définies et certaines cellules peuvent échapper au comptage si elles sont en position ectopique.

Enfin, il faut garder à l'esprit que des expérimentations comme les nôtres ne peuvent nous donner qu'une analyse quantitative approximative; en effet, bien que l'application de cristaux d'HRP à la surface du nerf sectionné soit moins sélective que l'injection de l'enzyme à l'aide d'une micropipette, la technique ne nous permet pas de contrôler le phénomène de captation et, par conséquent, nous n'avons aucune assurance que le marquage intéresse l'ensemble du contingent fibrillaire.

Nous avons constaté, tout comme ROKX et al. (119), que le nombre total des cellules variait considérablement d'un animal à l'autre.

Par conséquent, outre les facteurs techniques décrits précédemment, il semblerait que la taille du noyau soit tributaire de facteurs, fonctionnels ou autres, propres à l'animal.

Les cellules sont réparties uniformément sur toute la surface du noyau mais avec des concentrations moindres dans la zone intermédiaire ou zone de transition, au niveau de laquelle le noyau mésencéphalique et son tractus traversent le pédoncule cérébelleux supérieur (JERGE, 56).

Considéré comme le noyau de la proprioception, le noyau mésencéphalique, en fait, innerve un nombre assez limité de récepteurs particuliers de la région oro-faciale: fuseaux neuromusculaires des muscles manducateurs, récepteurs périodontaux, mécano-récepteurs ou autres récepteurs tactiles intrabuccaux ou de la capsule articulaire.

Les fibres Ia et II des fuseaux neuromusculaires des muscles manducateurs occupent toute la surface du noyau. Toutefois, la proportion est moindre dans sa partie la plus rostrale.

Pour chaque muscle, la quantité de cellules marquées est strictement proportionnelle au nombre des récepteurs fusoriaux.

ROKX et al. (122), par l'intermédiaire d'un double marquage en fluorescence (True Blue et Diamidine Yellow injectés indifféremment dans les muscles masséter et temporal), ont parfaitement illustré la différence de marquage cellulaire et la différence de distribution des fuseaux neuromusculaires qui existent entre ces deux muscles de fermeture : le muscle masséter du rat contient 90 à 130 fuseaux neuromusculaires, soit 3 à 4 fois plus que le muscle temporal.

Le muscle ptérygoïdien médial est très pauvre en récepteurs fusoriaux. Notre étude n'a pas pu déterminer si le muscle ptérygoïdien latéral en possédait. La présence de fuseaux neuromusculaires dans le muscle ptérygoïdien latéral est très controversée et semble varier suivant les espèces animales (KUBOTA et al. 66, 68). S'ils existent chez le rat, ils n'excèdent pas la dizaine (RAKHAWY et al. 117). NOZAKI et al. (105), en 1983, par une technique combinant l'électrophysiologie et l'injection d'HRP dans ce muscle, ont démontré, chez le cobaye, l'existence de cellules d'origine fusoriale dans la moitié caudale du noyau mésencéphalique. Les auteurs remarquent que cette situation n'est pas aléatoire mais qu'elle correspond au site des récepteurs périodontaux, les deux étant impliqués dans le mécanisme polysynaptique des réflexes d'ouverture.

•En ce qui concerne les muscles d'ouverture, les résultats sont très discutés et dépendent de la présence ou non de fuseaux neuromusculaires dans ces muscles. RAKHAWY et al. (117), dans leur étude, citent, sans toutefois les dénombrer, leur présence en très faible quantité dans le ventre antérieur du digastrique.

Pour notre part, nous n'avons obtenu aucun marquage dans le noyau mésencéphalique pour les muscles mylo-hyoïdien et digastrique.

Si les afférences de la "racine motrice" se distribuent sur toute la surface nucléaire, celles véhiculées par la racine sensitive se focalisent de façon prédominante dans la partie caudale du noyau. Plus des trois quarts des mécano-récepteurs périodontaux et ceux issus des nerfs auriculo-temporal et lingual se concentrent dans la zone 1.

Environ 20% des cellules mésencéphaliques sont indemnes de toute coloration après dépôt d'HRP au niveau du nerf mandibulaire.

Quelle est l'origine de ces cellules ?

- Nous savons que les deux autres branches du nerf trijumeau véhiculent des afférences d'origine mésencéphalique.

- L'injection d'HRP dans le nerf sous-orbitaire, branche terminale du nerf maxillaire (V2), chez le rat, a montré des neurones marqués, d'origine périodontale, dans la partie caudale du noyau mésencéphalique trigéminal et dans le noyau supratrigéminal adjacent (33).

Les cellules ont la morphologie classique de type ganglionnaire. Ce dernier marquage est un exemple de localisation ectopique possible des neurones mésencéphaliques.

- Le nerf ophtalmique (V1) véhicule les afférences proprioceptives des muscles oculo-moteurs.

Mais les travaux concernant ce sujet ont, jusqu'à présent, donné des résultats très controversés.

- * Pour certains auteurs, la mobilité réflexe du globe oculaire n'est pas assujettie à un étirement des fuseaux neuromusculaires et, par conséquent, ne peut s'apparenter à une proprioception de type fusorial.

- * Les corps cellulaires de ces neurones propriocepteurs ont été décrits indifféremment dans le ganglion trigéminal et dans le noyau mésencéphalique du trijumeau.

Chez *XENOPUS* (Amphibien), 10 à 15% des cellules du noyau mésencéphalique viennent de l'innervation des muscles extra-oculaires (HISCOCK et al. 44). Les auteurs invoquent la petite taille des muscles droits latéral et médian et oblique inférieur, lorsqu'ils obtiennent des marquages peu satisfaisants après injection d'HRP à leur niveau.

ALVARADO - MALART et al. (4) colorent des cellules dans la moitié caudale du noyau mésencéphalique, avec une faible densité dans le tiers postérieur, après injection d'HRP au niveau des muscles oculo-moteurs du chat.

Chez le rat, ces muscles ne sont pas individualisés dans une gaine. Très fins, ils se présentent, pour chacun d'entre eux, sous la forme de quelques fibres musculaires isolées.

L'injection d'un traceur à ce niveau ne peut être obtenue sans contamination et l'abord du nerf ophtalmique, satellite du nerf maxillaire, est difficile. Ces caractéristiques anatomiques expliquent peut-être le manque de références bibliographiques sur le sujet.

- Enfin, il ne faut pas oublier qu'il existe, au sein du noyau mésencéphalique, une population de neurones de second ordre issus probablement de la plaque alaire embryologique.

Leurs caractéristiques sont encore, à l'heure actuelle, imprécises.

- L'abord fonctionnel

COPRAY et al. (20) ont montré par immunohistochimie que les cellules du noyau mésencéphalique, contrairement aux autres cellules du tronc cérébral, sont recouvertes presque entièrement par des prolongements gliaux. Ces derniers élaborent de nombreux contacts synaptiques avec le soma. Selon ces auteurs, cette "couverture astrocytaire" servirait à isoler les neurones afférents primaires et préserver leur haute spécialisation de toute contamination par des informations non spécifiques. Elle serait également impliquée dans le "tamponnement ionique" du micro-environnement de ces cellules et jouerait un rôle dans le métabolisme ou la récupération des neurotransmetteurs à ce niveau.

Nous avons vu que les cellules du noyau mésencéphalique sont dotées de synapses axo-somatiques. Bien que ces contacts soient peu importants, ils sont uniques et n'existent pas au niveau des cellules ganglionnaires. Les synapses axo-dendritiques sont plus nombreuses. Leur signification fonctionnelle n'est pas claire puisque la stimulation électrophysiologique du neurone mésencéphalique ne déclenche pas de réponse postsynaptique.

COPRAY et al. (18, 19), LIEM et al. (74, 75, 76,) ont montré que l'iontophorèse d'un certain nombre de neurotransmetteurs et peptides, détectés à ce niveau, ne déclenche pas de réponses électrophysiologiques mais exerce plutôt une influence trophique à long terme, basée sur un système de récepteurs enzymatiques. Un tel système est généralement associé à des effets lents de modulation de l'activité neuronale comme le maintien d'un métabolisme basal, la diminution de l'excitabilité neuronale ou celle de la synthèse de neurotransmetteurs, la régulation du nombre et de l'efficacité des récepteurs pré-et post-synaptiques. Il semblerait que ce réseau synaptique fasse partie d'un même réseau neuronal afférent qui s'étend sur toute la région mésencéphalique, englobant certains noyaux de la rétículo comme le locus coeruleus ou le noyau parabrachial.

Des hypothèses fonctionnelles, empruntées aux auteurs, seront développées dans la dernière partie de notre étude.

4.4. Conclusion

Nous aurions aimé trouver plus de rationalité dans l'organisation périphérique et segmentaire de la proprioception oro-faciale.

Issues de récepteurs divers, les fibres empruntent les deux racines du trijumeau pour aller se projeter sur le complexe nucléaire trigéminal.

Le noyau mésencéphalique supporte les fibres afférentes des muscles masticateurs et certaines du ligament périodontal mais abrite également des fibres de nature non proprioceptive.

Par contre, le noyau moteur n'intéresse que les organes musculaires et présente une grande organisation topographique.

Nous pouvons affirmer que le noyau mésencéphalique du trijumeau n'est pas le simple homologue d'un ganglion périphérique.

Outre sa localisation centrale inhabituelle et singulière, il se distingue par de nombreuses particularités :

- ✱ L'existence d'épines cytoplasmiques.
- ✱ L'arrangement cyto-architectural des cellules groupées en unité fonctionnelle (potentialisation de l'activité d'une des cellules sur l'ensemble du groupe).
- ✱ La présence de cellules multipolaires et d'un important réseau de synapses axo-dendritiques et axo-somatiques.
- ✱ La richesse de ces connexions afférentes et efférentes avec des noyaux centraux, autres que ceux du trijumeau.
- ✱ La présence de neurones afférents de second ordre.

Il faut noter que ces caractéristiques sont constantes; le noyau manifeste un haut degré de conservation dans l'échelle phylogénétique, tant au niveau cytologique qu'au niveau de ses relations synaptiques et de ses fonctions.

De récentes études anatomiques ont montré que le noyau établit des connexions centrales très diverses sur tout l'axe neuronal, incluant des cibles comme la formation réticulée, l'hypothalamus, le cervelet ou la moelle épinière cervicale. Ces connexions permettent une participation directe ou indirecte à des arcs réflexes polysynaptiques.

Le noyau mésencéphalique est non seulement un relais majeur dans les circuits oro-faciaux, mais aussi un système important d'intégration au niveau de la proprioception inconsciente trigéminal.

En raison de sa position stratégique, au centre de toute une régulation réticulaire, végétative et sensori-motrice, il joue un rôle important de modulateur des informations somato-sensorielles et des réflexes de la mâchoire.

Le noyau mésencéphalique participe donc à l'ensemble de la kinesthésie mandibulaire.

Cette approche fonctionnelle sera développée dans la troisième partie de notre travail car elle doit être incluse dans tout le système de commande et de contrôle des fonctions crânio-faciales réflexes et automatiques.

Nous venons d'étudier les connexions périphériques de la proprioception inconsciente. Il nous faut à présent aborder ses connexions centrales. Nous nous focaliserons plus spécifiquement sur le cervelet, un des centres majeurs de contrôle des fonctions réflexes et automatiques.

Depuis quelques décennies, de nombreux auteurs ont souligné l'importance du rôle du cervelet dans le comportement alimentaire.

Il participe au contrôle d'un ensemble de praxies que nous pouvons englober sous le terme de neuro-motricité alimentaire et qui regroupe la prise alimentaire et les activités motrices mandibulaires et oro-faciales dans la mastication et la déglutition.

Il participe également au contrôle de la digestion des aliments par l'intermédiaire de ses riches connexions avec les centres végétatifs.

PARTIE 2

Le trijumeau et ses rapports avec le cervelet.

1. Introduction

1.1. Le cervelet

Le cervelet constitue chez tous les Vertébrés un important centre d'intégration supra-segmentaire.

Dans les groupes inférieurs à vie aquatique, il est en étroite corrélation avec le système vestibulo-latéral.

A partir des Tétrapodes, tout en restant lié à l'appareil vestibulaire et à l'équilibration, il est reconnu pour jouer un rôle dans le contrôle et la régulation des mouvements volontaires et involontaires, de l'ajustement postural et de la tonicité musculaire.

L'importance de ses responsabilités fonctionnelles est évidente compte-tenu que le volume du cervelet a plus que triplé au cours du dernier million d'années.

Il est réduit à sa portion médiane, vermienne chez les Vertébrés inférieurs.

Les hémisphères cérébelleux, légèrement esquissés chez les Oiseaux, ne prennent une réelle importance qu'à partir des Mammifères. Dans cette dernière classe, leur masse et leur complication s'accroissent régulièrement au fur et à mesure que l'on s'élève dans l'échelle phylogénétique, atteignant un maximum chez les Primates et chez l'Homme.

Embryologiquement, le cervelet provient des lames alaires du métencéphale. Celles-ci présentent d'abord un épaississement, puis se rejoignent sur la ligne médiane pour former la plaque cérébelleuse.

Chez les Mammifères, cette plaque va subir une croissance très importante, à la fois en direction dorsale et en direction caudale. Ce développement est tel que l'extrémité caudale du cervelet se recourbe en direction céphalique: sur des coupes sagittales, le cervelet prend alors une forme de C très fermé, à convexité dorsale.

Si au début de l'ontogénèse la concavité du C est occupée par un véritable ventricule cérébelleux, celui-ci se réduit de plus en plus, puis se comble totalement en raison de l'épaississement considérable des formations blanches.

Le cervelet est un "organe" isolé: situé au-dessous des hémisphères cérébraux et en arrière du tronc cérébral, il est uni à ce dernier et, par là, relié au reste du système nerveux central, par trois paires de pédoncules formés d'épais tractus de fibres.

Enfin rostralement, le cervelet est en continuité avec le tectum mésencéphalique par une lame mince de substance blanche: le voile médullaire antérieur.

1.1.1. Sa structure

La simple observation de la surface du cervelet montre que celui-ci comporte une partie médiane, le vermis, et deux masses latérales, les hémisphères cérébelleux. La surface de ces trois portions est parcourue par de nombreux sillons, plus ou moins nets et profonds. Leur complexité et leurs différences, individuelles et spécifiques, ont suscité de nombreux travaux et de nombreuses classifications. Les nombres des subdivisions et la terminologie actuelle s'appuient sur des arguments à la fois phylogénétiques et ontogénétiques (Planche 14). Nous fonderons essentiellement notre description sur les travaux de LARSELL, JANSEN et BRODAL (cités par ITO, 49).

1.1.2. Ses connexions

Le système connectif du cervelet est multiple et s'établit aussi bien avec le niveau périphérique (niveau segmentaire) qu'avec divers niveaux centraux. Un classement synthétique des voies, empruntant chacun des trois pédoncules, est représenté sur les deux tableaux de la planche 15 (tableaux A et B) et le schéma de la planche 16.

- les afférences

Les voies afférentes proviennent des structures médullaires, du tronc cérébral et du cortex cérébral (tableau A).

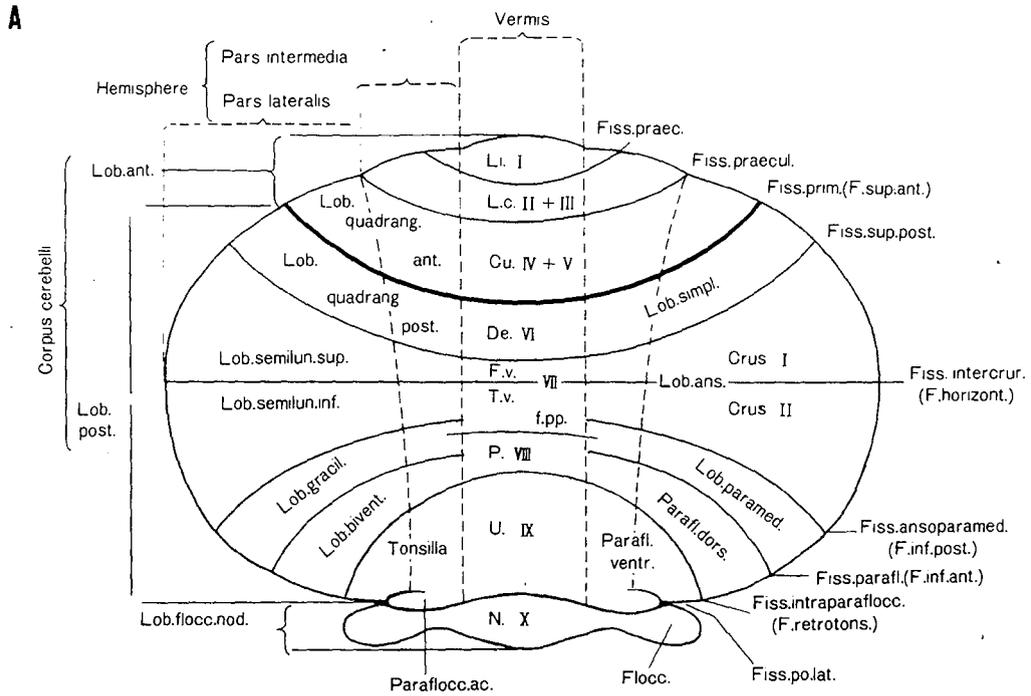
Elles atteignent le cervelet directement par l'intermédiaire des fibres moussues ou indirectement par l'intermédiaire des fibres grimpanes, après relais dans l'olive bulbaire.

SHOJAEIAN et al. (131) ont montré, par l'intermédiaire d'un modèle animal cérébelleux (souris staggerer) que le développement de cette dernière structure est étroitement liée à la maturation structuro-fonctionnelle du cervelet.

Certains auteurs, NIEUWENHUYS (101), et BISHOP et al. cités par NIEUWENHUYS, ont identifié, par des méthodes techniques immunocytochimiques, un autre type d'afférences dont l'organisation architectonique au niveau du cervelet ne peut ni s'apparenter aux fibres moussues, ni aux fibres grimpanes.

En effet, ces fibres, de type sérotoninergique et noradrénergique (respectivement issues des noyaux du raphé et du locus coeruleus), semblent se terminer sur toutes les couches corticales.

Elles apparaissent sous la forme d'un réticulum dans la couche granulaire, d'un plexus dans la couche des cellules de PURKINJE et de fibres à disposition transversale ou radiale dans la couche moléculaire.



- Planche 14 -

Morphologie du cervelet

A. Structure lobaire et lobulaire du cervelet

La nomenclature utilisée chez l'homme (côté gauche) est différente de celle des autres mammifères (côté droit) selon ITO d'après JANSEN et BRODAL, 1954.

B. Coupe sagittale du cervelet du rat (x 5,7) selon LARSELL, 1952.

C. Systématisation topographique du cervelet du rat (vue frontale) selon GOODMAN et SIMPSON, 1961.

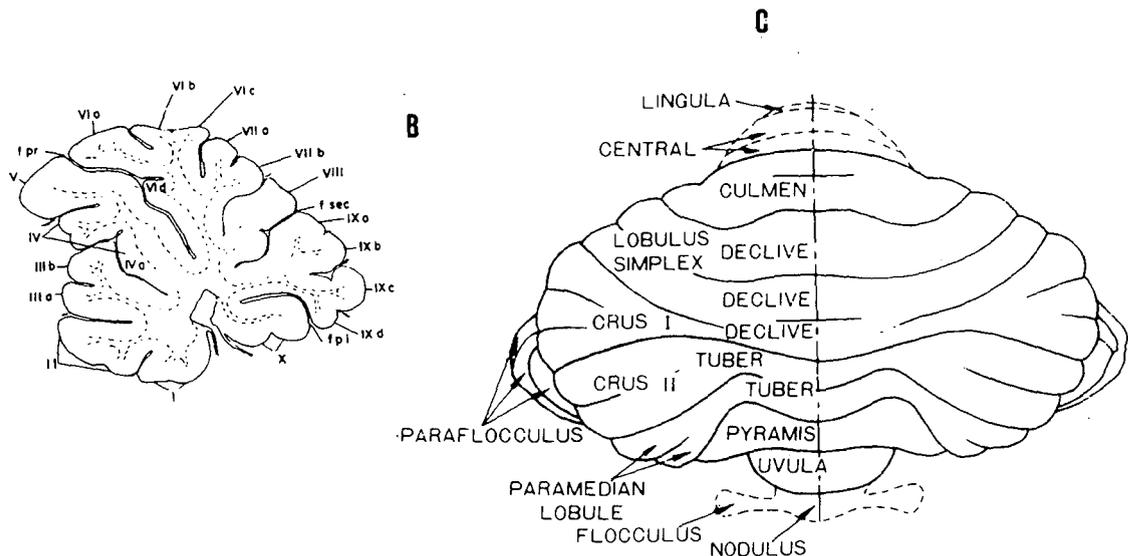


Tableau A

FAISCEAUX ENVISAGES	PROVENANCE	TRAJET	DESTINEE	NIVEAU FONCTIONNEL
AFFERENCES CORTICO-CEREBELLEUSES	CORTEX CEREBRAL (relais pontique)	P.C.M.	TOUT LE CERVELET SAUF LOBE FLOCULO-NODULAIRE	PALEOCERVELET NEOCERVELET (influence du cortex cérébral)
AFFERENCES TECTO-CEREBELLEUSES	TECTUM (relais pontique)	P.C.S. P.C.M.	TOUT LE CERVELET (lobe ansiforme surtout)	PALEOCERVELET (influx auditifs , visuels , sensitifs , cutanés)
AFFERENCES RETICULO-CEREBELLEUSES	NOYAUX RETICULAIRES (relais pontique)	P.C.M.	PROJECTIONS DIFFUSES	PALEOCERVELET NEOCERVELET (messages diversés)
AFFERENCES OLIVO-CEREBELLEUSES	OLIVE BULBAIRE	P.C.I.	PROJECTIONS DIFFUSES (fibres grimpantes)	PALEOCERVELET (influx corticaux et spinaux)
AFFERENCES TRIGEMINO-CEREBELLEUSES	NOYAUX DU TRIJUMEAU	P.C.I. P.C.S.	LOBE ANTERIEUR ET LOBE POSTERIEUR	NEOCERVELET PALEOCERVELET (messages nociceptifs, discriminatifs et proprioceptifs)
AFFERENCES VESTIBULO-CEREBELLEUSES	PERIPHERIE OU NOYAUX VESTIBULAIRES BULBO-PROTUBERANTIELS	P.C.I.	LOBULE FLOCULO-NODULAIRE	ARCHEOCERVELET (voies de contrôle de l'équilibration)
AFFERENCES SPINO-CEREBELLEUSES - FAISCEAU DIRECT POSTERIEUR DE FLECHZIG - FAISCEAU CROISE ANTERIEUR DE GOWERS - FAISCEAU SPINO-CUNEO-CEREBELLEUX	MOELLE EPINIÈRE RELAYS AU NIVEAU DU NOYAU DE VON MONAKOW	P.C.I. P.C.S. P.C.I.	LOBE ANTERIEUR ET PARTIE VERMIENNE DU LOBE POSTERIEUR CULMEN	PALEOCERVELET (messages proprioceptifs)

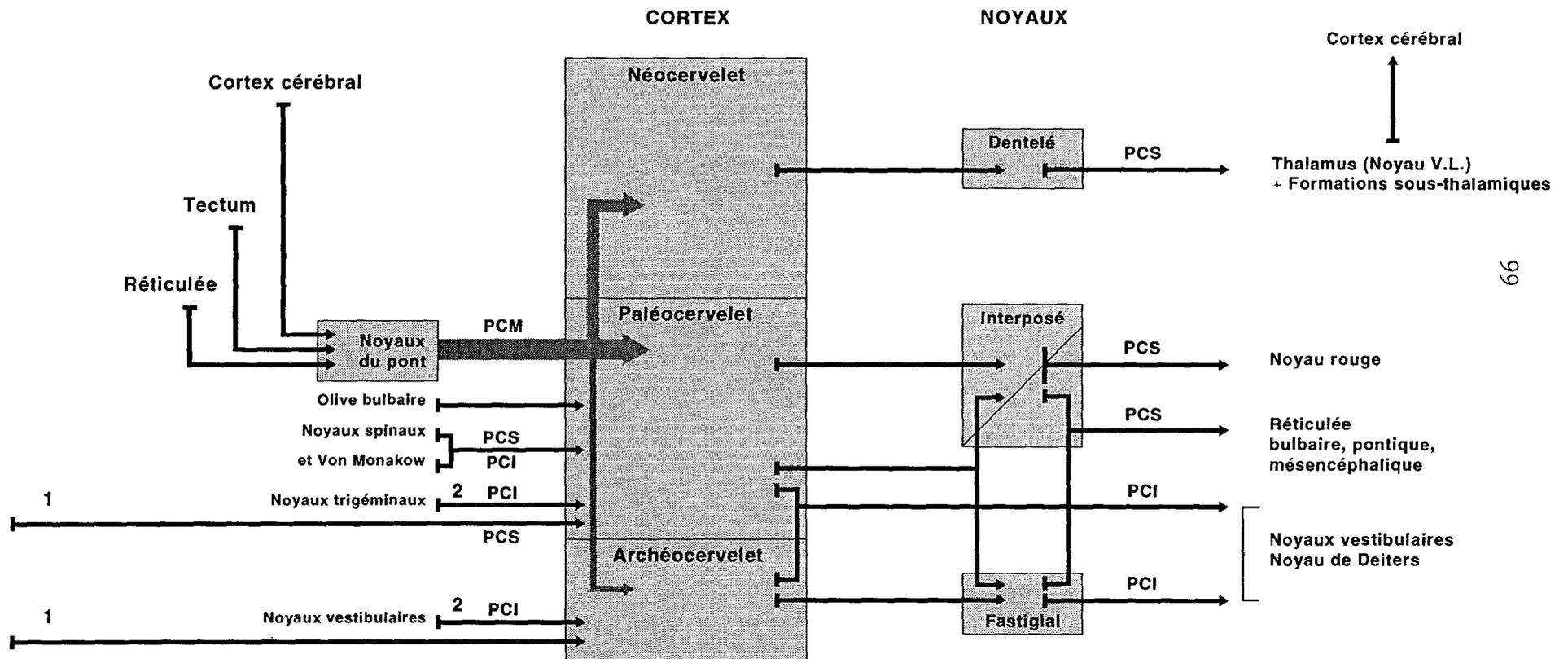
Tableau B

FAISCEAUX ENVISAGES	PROVENANCE	TRAJET	DESTINEE	NIVEAU FONCTIONNEL
EFFERENCES CEREBELLO-THALAMIQUES	NOYAU DENTELE (NOYAU INTERPOSE)	P.C.S.	FORMATIONS SUS-THALAMIQUES ET THALAMIQUES (noyau ventro-latéral)	NEOCERVELET
EFFERENCES CEREBELLO-RUBRIQUES	NOYAU EMBOLIFORME + NOYAU GLOBULEUX	P.C.S.	NOYAU ROUGE	PALEOCERVELET
EFFERENCES CEREBELLO-RETICULAIRES	- NOYAU FASTIGIAL - NOYAUX GLOBULEUX ET EMBOLIFORME	P.C.S. P.C.S.	- FORMATIONS RETICULEES PONTIQUE ET BULBAIRE (noyaux réticulaires latéraux et mésencéphaliques) - FORMATION RETICULEE PONTO-BULBAIRE + RETICULEE MESENCEPHALIQUE	PALEOCERVELET
EFFERENCES CEREBELLO- VESTIBULAIRES DIRECTES	LOBE FLOCULO-NODULAIRE + VERMIS	P.C.I.	NOYAUX VESTIBULAIRES + NOYAU LATERAL (de Deiters)	ARCHEOCERVELET ET PALEOCERVELET
EFFERENCES FASTIGIO-VESTIBULAIRES - CONTINGENT DU FAISCEAU UNCINE - CONTINGENT DE FIBRES DIRECTES	NOYAU FASTIGIAL	- DANS LE FAISCEAU UNCINE DE RUSSEL - P.C.I.	- COMPLEXE VESTIBULAIRE (noyau de Deiters) - COMPLEXE VESTIBULAIRE (noyau de Deiters)	ARCHEOCERVELET

Afférences

CERVELET

Efférences



Des fibres, de même apparence et de même architecture, proviendraient également de l'hypothalamus et de la substance grise centrale et se projetteraient sur tout le cortex cérébelleux, principalement au niveau du vermis et de la région paravermienne (DIETRICH et al, 24).

Si le rôle de ces connexions n'est actuellement pas encore défini, la responsabilité fonctionnelle du cervelet est telle que leur existence ne doit pas nous surprendre. Nous y reviendrons ultérieurement.

- Les efférences

L'ensemble des voies efférentes est représenté par les axones des cellules de PURKINJE.

Ces fibres, après un relais dans un noyau cérébelleux, font à nouveau relais au niveau du diencéphale, du mésencéphale ou de la rétículo, avant de rejoindre les centres moteurs segmentaires ou la rétículo (Tableau B).

1.1.3. Ses fonctions

Bien que le cervelet soit un "organe" unique, chaque "hémi-structure" assure l'organisation motrice, en majorité homolatérale, à l'inverse de ce qui se passe pour les systèmes pyramidal et extra-pyramidal.

Jusqu'en 1950, le cervelet était considéré comme le "ganglion principal de la proprioception" (SHERRINGTON, 1906, cité par BERNTSON et al., 9)

Des ablations sélectives des différents lobules cérébelleux ont permis à CHAMBERS et al. (16), en 1955, d'établir une véritable somatotopie des projections tactiles sur le cervelet. Celle-ci a permis à ses auteurs de diviser longitudinalement le cervelet en zones fonctionnelles cortico-nucléaires.

Actuellement, cette "théorie zonale" est abandonnée: les données récentes sur la distribution topographique des fibres afférentes, la multiplicité des points possibles de convergence et l'existence d'associations intracorticales ont montré que le cervelet ne peut plus être considéré comme une mosaïque de projections juxtaposées mais plutôt comme un centre d'intégration au niveau duquel toutes les informations convergent et associent leurs efforts.

Depuis quelques décennies, tous les auteurs le considèrent comme une structure suprasegmentaire au même titre que le cortex cérébral.

Il exercerait un rôle de coordination et de contrôle dans presque toutes les fonctions dans lesquelles le système nerveux est impliqué.

Si le rôle du cervelet est bien connu de tous, les auteurs accordent un intérêt moindre à l'influence que joue le cervelet sur les fonctions végétatives ou la régulation des émotions et des réactions comportementales.

Des stimulations électriques de certaines régions du paléocervelet peuvent déclencher, complémentirement aux simples ajustements moteurs, des réponses comportementales nécessitant une organisation praxique, complexe comme la prise alimentaire, l'auto-toilettage ou un comportement d'attaque (BERNTSON et al, 9).

L'ablation du noyau fastigial ou de tout le cervelet provoque des troubles végétatifs dont certains sont irréversibles:

- Le cervelet, par l'intermédiaire de ses afférences d'origine splanchnique et vagale et de ses connexions thalamiques, exerce une influence sur les mécanismes de contrôle de la tension cardiovasculaire, de la respiration ou de la mobilité et de l'absorption gastro-intestinales (LISANDER et al., 80).
- MAHLER et al. (85) ont montré que l'ablation totale du cervelet modifie considérablement les phases chimiques de la digestion et qu'elle provoque une malabsorption irréversible des protéines, acides gras et glycérol.

Il semblerait, par conséquent, que le réseau fibrillaire particulier, issu des structures hypothalamiques, réticulées ou limbiques, soit le point de départ de la modulation, au sein du cervelet d'une stratégie activatrice orientée vers l'accomplissement d'actes moteurs biologiquement significatifs comme les besoins alimentaires, les réactions de défense, l'accouplement ...

Ces comportements stéréotypés sont adaptés aux conditions de l'environnement et s'expriment alors à travers les exigences de la posture, de l'équilibre et de la voie finale commune.

Enfin, il apparaît maintenant que la mémorisation de certains types de réponses acquises puisse être engrammée dans le cervelet, en particulier dans les zones phylogénétiquement les plus récentes.

YEO et al. (146) utilisent le réflexe conditionné du clignement de l'oeil chez le lapin comme modèle expérimental d'un apprentissage sensori-moteur. Ils ont montré que le cervelet n'est pas le seul à jouer un rôle dans la régulation de cet apprentissage associatif; l'olive bulbaire, et les noyaux du pont avec lesquels il est en relation sont également impliqués dans ce système.

Mais si le cervelet intervient de façon directe sur l'apprentissage moteur en assurant le stockage de l'information, pour LALONDE et al. (71), il exerce également un rôle indirect dans certains apprentissage d'ordre cognitif, pour lesquels l'engrammation ne se fait pas à son niveau mais plutôt sur une structure-cible en étroite connexion avec lui.

1.2. Les rapports trigémino- cérébelleux

1.2.1. La fonction masticatrice

L'importante corrélation qui existe entre le cervelet et l'organisation fonctionnelle de la sphère oro-faciale n'est plus à prouver et les auteurs s'accordent tous à considérer que la "supra-structure" est directement impliquée dans l'intégration des automatismes masticatoires.

JACQUART et al. (50), EHRMANN et al.(29), ont démontré, à l'aide des dosages de DNA, RNA, SDH et phosphatases alcalines, que l'acquisition de la fonction occluso-dentaire s'établit conjointement à la maturation de certains lobes cérébelleux, connus pour recevoir des afférences trigéminales (lobes uvula, paramédian, Crus I et Crus II). Ceux-ci connaissent un maximum d'activité mitotique entre le 9ème et le 18ème jour avec un pic au 15ème jour, date à laquelle les premiers mouvements masticatoires apparaissent.

Par ailleurs, le rat cérébellectomisé a servi de modèle pathologique pour l'étude du rôle du cervelet dans la sensori-motricité alimentaire (JACQUART et al., 51). L'observation des surfaces d'usure dentaire à l'aide de la méthode des répliques a révélé que l'absence de cervelet entraîne une augmentation de l'abrasion molaire et des fractures dentaires importantes, accompagnées d'une diminution des rayures et stries de l'émail (travaux non publiés).

Ces premiers résultats font état d'un rôle de contrôle du cervelet dans le déterminisme de l'intercuspidation molaire et l'orientation spatiale de la mandibule dans ses mouvements.

La finesse de l'équipement proprioceptif de l'appareil manducateur justifie les nombreux travaux qui ont été réalisés sur l'odontologie des rapports trigémino-cérébelleux.

1.2.2. Les afférences trigémino-cérébelleuses de second ordre

De nombreux auteurs, au moyen de techniques diverses, ont travaillé sur les connexions établies entre le complexe nucléaire trigéminale et le cervelet.

Dans les études par dégénérescence, BRODAL et al. (10) et KARAMANLIDIS (60), dans celles par électrophysiologie, DARIAN-SMITH et al., (23) ou dans celles par transport rétrograde d'HRP, IKEDA (47), PATRICK et al. (108), SOMANA et al. (132) et WATSON et al. (144) s'accordent pour dire que les fibres trigémino-cérébelleuses sont essentiellement ipsilatérales. Lorsque des projections controlatérales existent, elles sont de faible importance.

- Au niveau pontique et bulbaire, trois structures nucléaires semblent à l'origine de la quasi-totalité des afférences secondaires: la zone interpolaire du noyau spinal est omniprésente chez tous les mammifères étudiés; la zone orale du noyau spinal et le noyau principal sont d'importance variable selon les espèces.

IKEDA (47) montre qu'un marquage de la portion caudale du noyau spinal n'est possible qu'après injection de la région vermiennne du cervelet.

Les aires de projections corticales sont également très diverses : les lobes paramédians, Crus II, simplex et uvula (lobe IX de la classification de LARSELL) sont toujours impliqués dans les connexions.

Des "structures non trigéminales" comme l'olive bulbaire ou le noyau réticulé latéral peuvent intervenir, en dérivation, dans ce réseau de connexions (BRODAL et al. 10, HUERTA et al. 46).

- Nous avons vu, dans la première partie de notre travail, que le noyau mésencéphalique du trijumeau est également impliqué dans les rapports avec le cervelet. Par contre, les auteurs (BRODAL et al. 10, SAIGAL et al. 125) ne s'accordent pas sur la morphologie des neurones afférents de second ordre impliqués dans ces connexions.

1.2.3. Les afférences de premier ordre

Si les connexions entre noyau du trijumeau et cervelet sont communément décrites, la mise en évidence d'afférences primaires directes trigémino-cérébelleuses est encore très controversée.

WOODBURNE (145), en 1936, dans une étude synthétique sur toute l'échelle phylogénétique, conclut à une spécificité d'espèces.

Au niveau des Vertébrés inférieurs, ces fibres sont en étroite relation avec le système vestibulaire: entièrement fondues dans le système acoustico-latéral chez les Cyclostomes, elles forment rapidement un faisceau propre; mais celui-ci continue à garder dans son trajet un rapport étroit avec les faisceaux vestibulaires.

C'est au niveau des Amphibiens supérieurs, transition entre la vie aquatique et la vie terrestre, que le faisceau va acquérir une complète individualité.

MARFURT (89), en 1981, semble être le premier, dans son étude chez le chat, à émettre l'hypothèse d'un rapport direct entre la périphérie oro-faciale et le cervelet.

En 1991, il confirme avec RAJCHERT cette hypothèse après injection trans-ganglionique d'HRP - WGA (90).

Loin de trouver un rôle fonctionnel à ces afférences primaires, et devant leur faible importance, ils concluent que ce sont des fibres vestigiales.

JACQUIN et al. (53), par marquage à l'HRP, obtiennent des résultats analogues chez le rat. Ils émettent l'hypothèse que ces fibres suivent par la racine sensitive, empruntent le trajet des connexions secondaires trigémino-cérébelleuses en passant par le pédoncule cérébelleux inférieur pour se projeter essentiellement sur les lobes Crus I, Crus II et paramédian.

Pour ELIAS et al. (27, 28), ces afférences directes, mise en évidence par électrophysiologie, seraient d'origine périodontale.

Nous nous proposons, dans une première expérimentation, de localiser les corps cellulaires et déterminer le trajet de passage de ces afférences primaires.

Les techniques de marquage, utilisées dans les travaux antérieurs, ne permettent pas de localiser de façon indubitable les péricaryons de ces fibres nerveuses. La technique du double marquage rétrograde en fluorescence nous paraît plus intéressante pour le but que nous nous sommes fixé.

2. Matériels et méthodes

2.1 Principe de la technique

La méthode que nous emploierons est un double marquage rétrograde en fluorescence.

Le principe en est simple:

- une première substance fluorescente est injectée en périphérie dans le nerf mandibulaire au niveau de son émergence au trou ovale.
- la deuxième substance fluorescente imprègne le cervelet.
- l'existence de fibres afférentes directes est révélée par la présence des deux substances dans une même cellule lors de l'exposition du tissu aux lumières excitatrices de longueur d'onde respective.

BENTIVOGLIO et al. (8), KUYPERS et al. (69), dans leurs nombreux travaux concernant la biochimie de ces traceurs fluorescents, ont étudié la combinaison idéale. Ils préconisent l'emploi de substances qui se fixent électivement sur deux structures distinctes de la cellule et qui répondent à une même longueur d'onde excitatrice.

Les deux marqueurs utilisés dans ce travail sont :

- Le NUCLEAR YELLOW (NY) fourni par le Docteur H. LOEWE (HOECHST S 769121)
- Le GRANULAR BLUE (GB) : analogue au FAST BLUE ou au TRUE BLUE, il était commercialisé par les Laboratoires SIGMA mais ne l'est plus depuis 1991.

Tous deux sont "excités" par une lumière monochromatique de longueur d'onde de 360 nm.

- Le NY de formule (diamidinique 2-(4-sulfanylphényl)-6-(6-(4méthylpipérazine)-2-benzimidazolyl) benzimidazole trishydrochloride) a une forte affinité pour les nucléotides.

Il colore le noyau en jaune "éclatant"; une très légère fluorescence " en poussière" existe également dans le cytoplasme.

La fluorescence optimale est obtenue dans un délai de 12 à 24 heures, délai au-delà duquel la migration du marqueur dans les cellules gliales adjacentes devient importante et gêne considérablement la lecture des coupes.

- Le GB de formule (2- (4- (4-amidinophénoxy) phényl) indol-6-carboxamidin-dihydrochloride) se fixe de façon préférentielle sur les groupements A.T.P., l'acétylcholinestérase, la trypsine et plus faiblement sur l'A.D.N.

Le cytoplasme des péricaryons et des dendrites proximaux est donc coloré en bleu, parsemé de granules fluorescents, argentés. Une légère fluorescence nucléaire bleue est possible.

Le temps de survie est de 24 à 72 heures. La fluorescence s'intensifie dans ce laps de temps. Toutefois, il apparaît un faible marquage des cellules gliales adjacentes et de gros granules fluorescents orange au sein des péricaryons.

Le mécanisme de captation de ces substances par la fibre nerveuse n'est pas encore connu.

Nous savons qu'elles empruntent les transports antérograde et rétrograde pour arriver jusqu'au corps cellulaire.

2.2. Matériel biologique

L'étude a porté sur une population de 30 rats adultes, de souche WISTAR, mâles et femelles, pesant entre 250 et 300 grammes chacun.

Trois types de marquage ont été réalisés :

Nombre de rats	Cervelet		V 3		Temps de survie (heures)
	G.B. 5% (μ l)	N.Y. 1% (μ l)	G.B. 5% (μ l)	N.Y. 1% (μ l)	
01 - 05	10	0	0	0	48
06 - 10	0	10	0	0	18
11 - 15	0	0	5	0	48
16 - 20	0	0	0	5	18
21 - 30	0	10	5	0	24

- Un marquage unique central : 10 animaux ont subi le marquage d'un hémicervelet par diffusion de la substance fluorescente après injection au niveau de trois points de trépanation.

5 rats ont été marqués au GB

5 rats ont été marqués au NY

- Un marquage unique périphérique : 10 animaux ont subi l'injection d'une substance fluorescente dans le nerf mandibulaire.

5 rats ont été marqués au GB

5 rats ont été marqués au NY

- Un double marquage simultané : 10 animaux ont subi deux injections, l'une centrale l'autre périphérique, comme décrites précédemment. Ici aussi la population a été scindée en deux groupes de 5 rats.

5 rats ont été marqués au GB par injection centrale
au NY par injection périphérique

5 rats ont été marqués au NY par injection centrale
au GB par injection périphérique

2.3. Méthodes

- Technique chirurgicale

Chaque animal a été préalablement anesthésié par injection intra-péritonéale d'une solution de chlorhydrate de kétamine (Imalgène 500) à raison de 100 mg / kg de poids corporel.

Il est ensuite placé sur un appareil de stéréotaxie (précision cinématographique).

Selon la recommandation des auteurs, les fluorochromes, NY et GB ont été préparés avec de l'eau distillée afin d'obtenir des solutions de concentrations finales de 1% pour NY et 5% pour GB.

Le système d'injection des solutions est composé d'une micropipette de verre étiré de 10 à 15 μm de section, reliée à un tube en polyéthylène de 0,5 mm de diamètre, lui-même connecté à une microseringue Hamilton de 10 μl .

Cette dernière est placée sur le support d'une micropompe (Précidor).

Toutes les injections de marqueurs fluorescents ont été faites unilatéralement.

La durée de l'injection a été de 20 minutes.

Un temps de latence de dix minutes a été observé entre l'implantation de la micropipette et le début de l'injection, ainsi qu'en post-injection.

Des points de coordonnées crâniens ont été déterminés à l'aide d'un atlas stéréotaxique (111) en vue d'effectuer sur ces points des perforations transcâniennes.

POINTS DE COORDONNEES m/m			
	Perforations crâniennes		Injections
	Rostro-caudal	Medio-latéral	Dorso-ventral
A	- 8,2	0,5	- 0,5
B	- 10,4	4,5	- 1,5
C	- 12,6	1,0	- 3,5

Tableau : Points de coordonnées des perforations transcâniennes et des sites d'injection intra-cérébelleux établis selon le système B de l'atlas de PELLEGRINO et al.
 Le point de référence zéro du sens rostro-caudale est le point osseux bregma. Les sections postérieures au bregma sont négatives.
 Le point de référence zéro latéral du sens médio-latéral est la ligne médiane desutures.
 Le point zéro de référence vertical est déterminé à partir du zéro horizontal placé au point le plus élevé du cervelet.

- L'injection centrale

Une incision de la peau est pratiquée en regard de la calotte crânienne occipitale. Après dégagement du tissu fibreux adhérent à l'os, la calotte osseuse est mise à nu. Les sutures apparaissent.

A l'aide d'un fin marqueur fixé sur l'appareil à stéréotaxie, les trois points de coordonnées précises sont portés sur l'os en regard de l'hémi-cervelet droit. Ces points ont été choisis de façon à couvrir toute la surface concernée, à limiter la mutilation et à minimiser les risques d'hémorragie due à l'atteinte des sinus veineux.

La trépanation se fait à l'aide d'une fraise dentaire boule n°2; 10 μ l du traceur choisi sont injectés dans chacun des trois orifices. Puis, la plaie est recouverte de collagène pour prévenir les éventuels saignements, elle est enfin refermée au moyen d'agraffes chirurgicales.

- L'injection périphérique

L'abord chirurgical du nerf mandibulaire, au niveau de son émergence au trou ovale, est identique à celui proposé dans la première partie de notre étude. Le tronc nerveux est alors isolé et 5 μ l de la substance fluorescente choisie sont injectés dans son épaisseur au moyen d'une micropipette.

- La double injection

Au début de notre expérimentation, lors de la mise au point technique, nous injectons les deux fluorochromes dans des temps opératoires différents: l'injection de NY était faite 40 heures après celle du GB.

Le sacrifice de l'animal était pratiqué 18 heures plus tard, au cours d'un troisième temps opératoire.

Nous avons choisi de modifier le protocole initial pour deux raisons principales:

- D'une part, l'imprégnation du GB au niveau du cervelet s'est avérée impossible à observer car elle entraînait systématiquement la mort de l'animal.

Etait-ce un problème de toxicité, liée à une quantité injectée trop importante?

Il est à noter que depuis quatre ans, le GB n'est plus commercialisé ni même fabriqué par les Laboratoires SIGMA qui conseillent, en remplacement, l'utilisation de TRUE BLUE ou de FAST BLUE.

- D'autre part, les trois temps opératoires multiplient les risques dûs au choc anesthésique.

Aussi, nous avons choisi de réaliser les deux injections, centrale et périphérique, au cours du même acte opératoire suivant un schéma identique pour tous les rats du groupe: NY imprègne le cervelet et GB marque le nerf mandibulaire.

Les deux fluorochromes sont appliqués homolatéralement suivant les mêmes protocoles opératoires que ceux décrits pour les injections uniques.

Cette mesure nécessite un temps de survie adéquat pour les deux traceurs: un délai de 24 heures correspond au temps maximal acceptable pour NY et au temps minimal acceptable pour GB.

Le NY a déjà commencé à diffuser dans la névroglie adjacente (cette diffusion débute généralement 20 heures après l'injection de la substance).

Quant au GB, nous utilisons une concentration plus importante pour augmenter son intensité.

Les types d'injection, la nature du fluorochrome, les quantités de ce produit et les temps de survie sont résumés dans la planche 17.

- Prélèvement et traitement des tissus

Après le temps de survie, les animaux sont anesthésiés à l'aide d'un barbiturique (Nesdonal à raison de 100 mg / kg de poids corporel) et perfusés par voie intracardiaque au niveau de l'aorte ascendante avec 500 ml de sérum physiologique hépariné (solution saline à 0,9% additionnée de 1000 UI d'héparine), suivi de 500 ml d'une solution de formaldéhyde à 4% et d'une solution de saccharose à 30%.

- Planche 17 -

Marquages trigéminaux après injections centrale et périphérique des fluorochromes Nuclear Yelow (NY) et Granular Blue (GB)

+++ marquage intense
 ++ marquage modéré
 + marquage faible

ss simple coloration
 ds double coloration

Cellules colorées dans le complexe nucléaire trigéminal ipsilatéral							
NST	NMT	NTM	NTSTc	NTSTi	NTSTo	STN	Ganglion trigéminal
++ss	+ss	0	+++ss	++ss	+ss	+ss	0
++ss	+ss	0	+++ss	++ss	+ss	+ss	0
0	+++ss	+++ss	0	0	0	+ss	+++ss
0	+++ss	+++ss	0	0	0	+ss	+++ss
+++ss	+ss +ds	+++ss	+++ss	+ss	+ss	+ss +ds	+++ss

NST: Noyau principal du trijumeau
 NMT : Noyau mésencéphalique du trijumeau
 NTM : Noyau moteur du trijumeau
 NTST : Noyau du tractus spinal du trijumeau
 c : partie caudale
 i : partie interpolaire
 o : partie orale
 STN: Noyau supratrigéminal

L'encéphale et le ganglion trigéminal sont prélevés et conservés pendant 24 heures dans une solution de saccharose à 30%, à une température de 4° C et dans l'obscurité (les tissus prélevés doivent "couler" au fond du becher).

Passé ce délai, le ganglion trigéminal est directement étalé sur une lame d'observation.

L'encéphale est coupé en congélation à une température idéale comprise entre - 19 et -15° C.

Pour chaque groupe expérimental, les coupes sont effectuées dans un plan sagittal pour 3 des animaux et dans un plan frontal pour les 2 animaux restants.

Les coupes sont effectuées par groupes de 7. Les 6 premières ont une épaisseur de 30 μm et la 7ème, une épaisseur de 20 μm . Ainsi, chaque série de coupes intéresse une épaisseur de tissu de 200 μm .

Elles sont prélevées directement sur lames et sont observées pour la plupart sans lamelles.

Les coupes de 20 μm , sont colorées au crésyl violet (solution à 1%), déshydratées dans des bains d'alcool successifs et recouvertes d'une lamelle.

- Observation des tissus

Les deux traceurs choisis, NY et GB, présentent un spectre d'émission à peu près semblable.

L'observation se fait simultanément au moyen d'un microscope LEITZ ORTHOPLAN avec illuminateur en lumière réfléchi pour la fluorescence (de type PLOEMOPACK 2.2), doté d'un filtre A, dont le rayonnement d'excitation ultra-violet est à une longueur d'onde moyenne de 360 nm.

Le repérage précis des structures se fait sur la coupe de 20 μm , colorée au crésyl violet, d'après l'atlas de stéréotaxie de PELLEGRINO et al. (111) dans lequel chaque plan de coupe couvre une épaisseur de 200 μm .

L'observation des coupes au microscope doit être faite rapidement car la fluorescence a tendance à diminuer avec le temps.

Le "fading" s'accélère lorsque la lame est soumise à la longueur d'onde excitatrice. Faible pour le NY, ce phénomène est assez important pour le GB : deux heures de pose, en lumière ultra-violette, suffisent à éteindre complètement la coloration.

Toutefois, les lames peuvent se conserver pendant quelques semaines si le matériel est stocké à l'obscurité et à une température de 4° C.

3. Résultats et analyse

3.1 Critique de la technique

L'observation en fluorescence montre que le NY colore le noyau cellulaire en jaune or et le GB colore le cytoplasme en bleu, ceci à une même longueur d'onde excitatrice de 360 nm.

Toutes les séries de coupes ont été vérifiées systématiquement de façon à confirmer le marquage de l'hémi-cervelet droit et à vérifier que le fluorochrome n'a pas diffusé dans la partie controlatérale.

L'avantage principal de cette technique est, nous l'avons vu, sa rapidité; nous obtenons les résultats 48 heures après les injections sur l'animal.

Cette rapidité est nécessaire pour la performance de la technique:

- Elle permet de limiter au maximum le "fading", phénomène particulièrement important pour le GB.
- Elle permet de réduire la diffusion de la substance au niveau de la névroglie adjacente.

Cette dernière a lieu *in vivo*, mais se poursuit également *in vitro*.

C'est donc pour minimiser cette migration que l'expérimentateur doit intervenir dans les plus brefs délais: une bonne analyse des coupes tissulaires implique que leur observation et leur lecture soient faites dans les quelques heures qui suivent le sacrifice de l'animal.

Si la technique est rapide et parfaitement adaptée au but que nous recherchions, elle présente des limites quant à l'appréciation topographique et morphologique des cellules observées.

Seule, la fluorescence est visible et la halo de diffusion, qui entoure chaque cellule, masque considérablement la précision des contours cellulaires ou la configuration des prolongements dendritiques et de l'axone.

De plus, les fluorochromes colorent spécifiquement certains éléments structuraux des péricaryons mais le réseau fibrillaire n'est pas marqué et le fond de l'image est noire.

3.2. Marquages fluorescents

- Injection du NY au niveau de l'hémi-cervelet droit

Cette injection imprègne en nappe tout l'hémi-cervelet.

Sur la totalité des lobes cérébelleux, la distinction entre les trois couches corticales

est nette grâce à la différence de diamètre et de densité des noyaux cellulaires marqués.

Les trois pédoncules cérébelleux sont marqués par l'intermédiaire de la névroglie: de petits noyaux sont alignés en "chapelets" rectilignes, sur plusieurs rangées, toutes parallèles entre elles.

Ils appartiennent aux cellules gliales qui bordent les fibres nerveuses et préfigurent ainsi leur trajet.

Dans le tronc cérébral, de nombreuses populations cellulaires sont colorées:

- * Les noyaux vestibulaires et cochléaires sont fortement marqués. Sont également marquées l'olive bulbaire et la réticulée pontique, en particulier dans la région parvocellulaire du noyau réticulé latéral.
- * Sur le plancher du 4ème ventricule, les noyaux cunéiformes, médian et latéral, et le noyau du faisceau solitaire sont faiblement colorés.
- * Au niveau ventral, les tractus spino-cérébelleux (externe) et cérébello-spinal (interne) sont marqués par l'intermédiaire de la névroglie.
- * Plus rostralement, dans la partie haute du mésencéphale, le noyau rouge et les colliculus, rostral et caudal, sont colorés.

Le complexe nucléaire trigéminal s'étend sur toute la longueur du tronc cérébral. Sur les coupes sagittales les plus externes (3 mm en dehors du plan sagittal médian), le noyau spinal du trijumeau montre une coloration hétérogène sur toute sa longueur:

- La concentration de cellules marquées est très intense dans le sous-noyau caudal.
- Puis, au fur et à mesure que l'on progresse rostralement dans le noyau, la concentration du marquage diminue: le sous-noyau interpolaire est faiblement marqué et aucune population cellulaire n'est visible dans la partie la plus rostrale du sous-noyau oral.
- Le noyau principal, par contre, est fortement imprégné de jaune.

Au niveau du noyau mésencéphalique, la population cellulaire marquée n'est pas très importante mais elle intéresse essentiellement sa partie pontique.

De là, quelques grains de fluorescence s'éparpillent vers une région plus ventrale, jusqu'à l'endroit présumé du noyau moteur du trijumeau.

Cette zone nucléaire est identifiée comme étant le noyau supratrigéminal.

Toutes ces colorations sont ipsilatérales.

Cependant, du côté opposé, on observe quelques populations cellulaires fluorescentes au niveau de l'olive bulbaire, de la réticulée pontique, du tectum et du complexe vestibulaire.

La préparation du ganglion trigéminal ne révèle aucune trace de fluorescence.

- Injection du GB au niveau du tronc mandibulaire

L'observation des cellules ganglionnaires, de forte densité, montre une intense coloration bleue. Cette coloration nous apporte la garantie d'une injection correcte au niveau du nerf mandibulaire.

Au niveau du tronc cérébral, les marquages cellulaires apparaissent dans une zone à la fois très médiane et très rostrale, ils intéressent les deux structures nucléaires dont les cellules sont directement en relation avec la périphérie:

✳ Le noyau moteur du trijumeau présente une population de neurones étoilés, multipolaires, de gros diamètre.

✳ Le noyau mésencéphalique du trijumeau présente des plages de coloration qui préfigurent les cellules "pseudo-unipolaires".

De petites cellules, au corps arrondi et pourvues de fins prolongements dendritiques, sont colorées dans la partie pontique du noyau. Ce contingent cellulaire, mal individualisé, semble "déborder" sur le site du noyau supratrigéminal et établir un pont cellulaire entre les deux noyaux, moteur et mésencéphalique, du trijumeau.

Ces colorations sont strictement ipsilatérales. Aucune projection n'a été observée dans les structures trigéminales du tronc cérébral opposé.

- Double injection: NY cérébelleux - GB mandibulaire

En double injection, nous avons observé l'addition de tous les marquages obtenus lors des deux études précédentes.

En outre, des cellules doublement colorées sont parfaitement identifiables grâce à leur noyau jaune brillant sur un fond cytoplasmique de fluorescence bleue.

Ces neurones sont répartis dans la partie ventro-caudale du noyau mésencéphalique du trijumeau. Parfois, étant donnée leur situation très ventrale, ils paraissent appartenir au noyau supratrigéminal.

Ils sont peu abondants. Leur nombre varie de 10 à 15 selon les animaux.

Ce sont des cellules de forme ovalaire, de type pseudo-unipolaire. Leur taille moyenne varie de 25 à 35 μm .

Leur répartition est inégale: en sections frontales, aucune cellule, doublement marquée, n'est visible sur les coupes situées rostralement ou caudalement, aux deux points de coordonnées -7,6 et -8,0 (par rapport au point *bregma* de référence).

Aucune cellule doublement marquée n'est visible dans le ganglion trigéminal ni dans les régions contralatérales du tronc cérébral.

Voir planche 18 (Photos A à D) et planche 19 (Photos A à E)

- Planche 18 -

Marquages fluorescents après injection de Nuclear Yellow dans l'hémicervelet droit et de Granular Blue dans le nerf mandibulaire (V3).

• Schémas A et B

Marquages de toutes les structures nucléaires marquées au niveau du tronc cérébral.

- Schéma A = coupes sagittales sériées
- Schéma B = coupes frontales sériées

• Schémas C et D

Marquages des structures trigéminales du tronc cérébral.

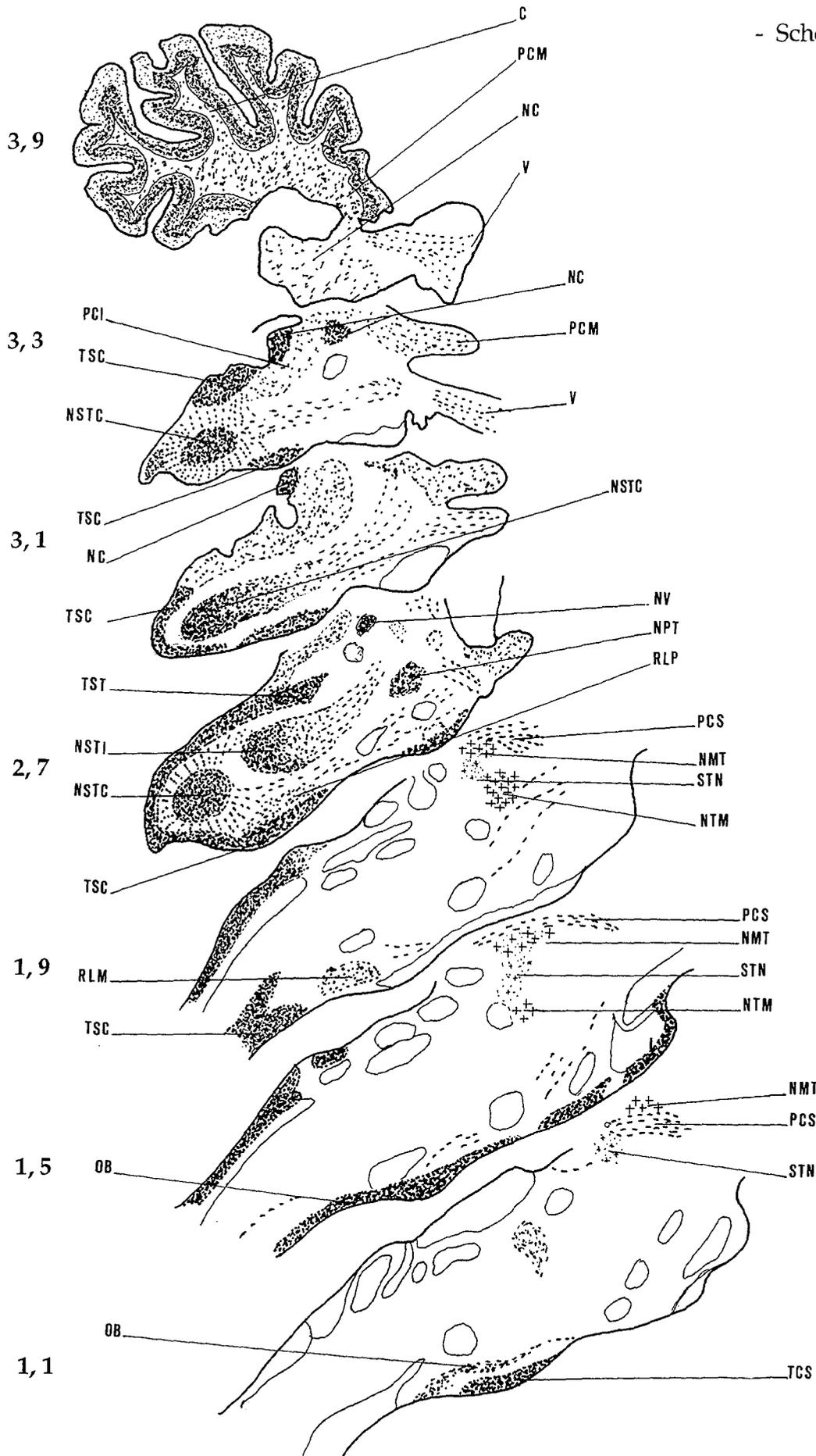
- Schéma C = coupes sagittales sériées
- Schéma D = coupes frontales sériées

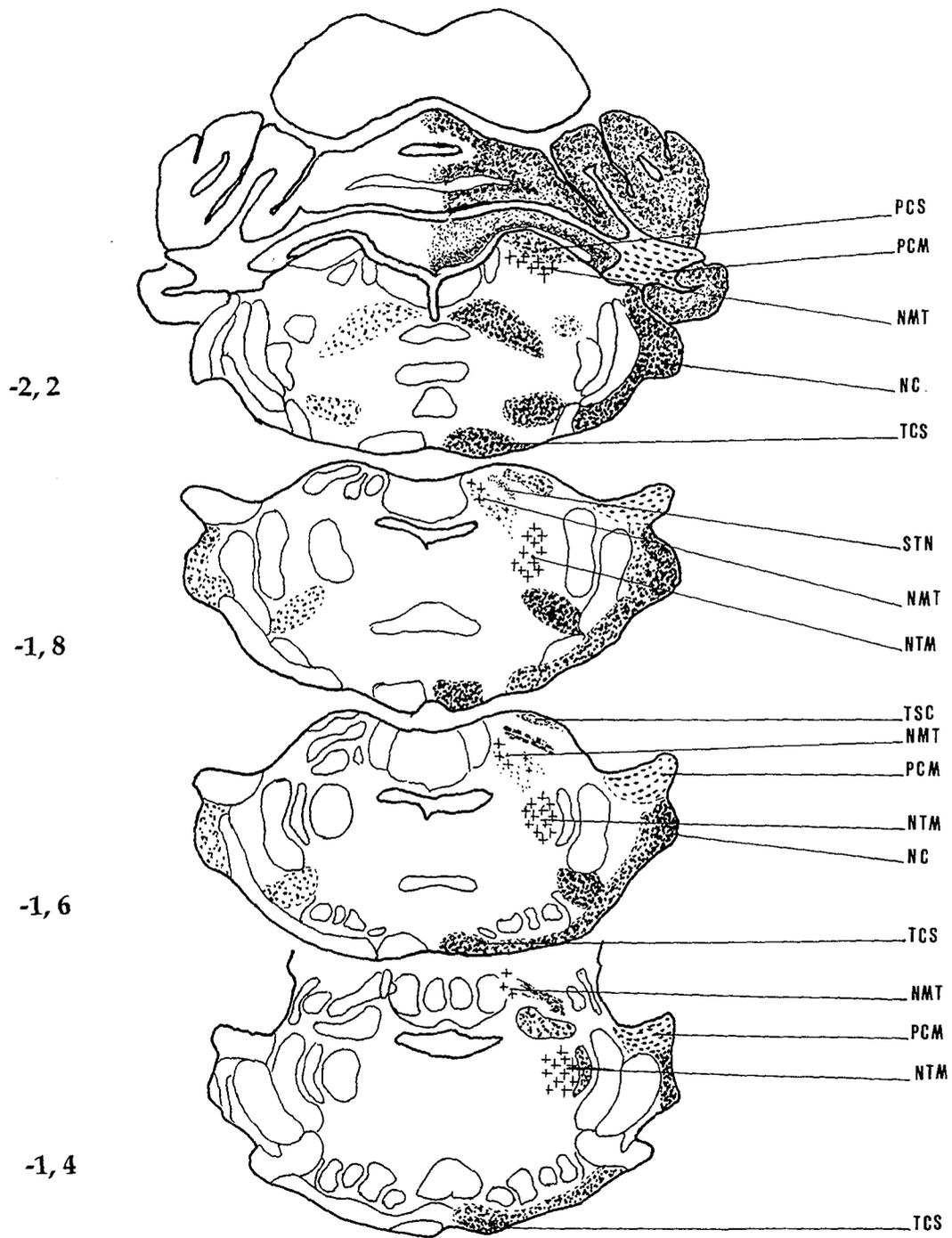
Légende

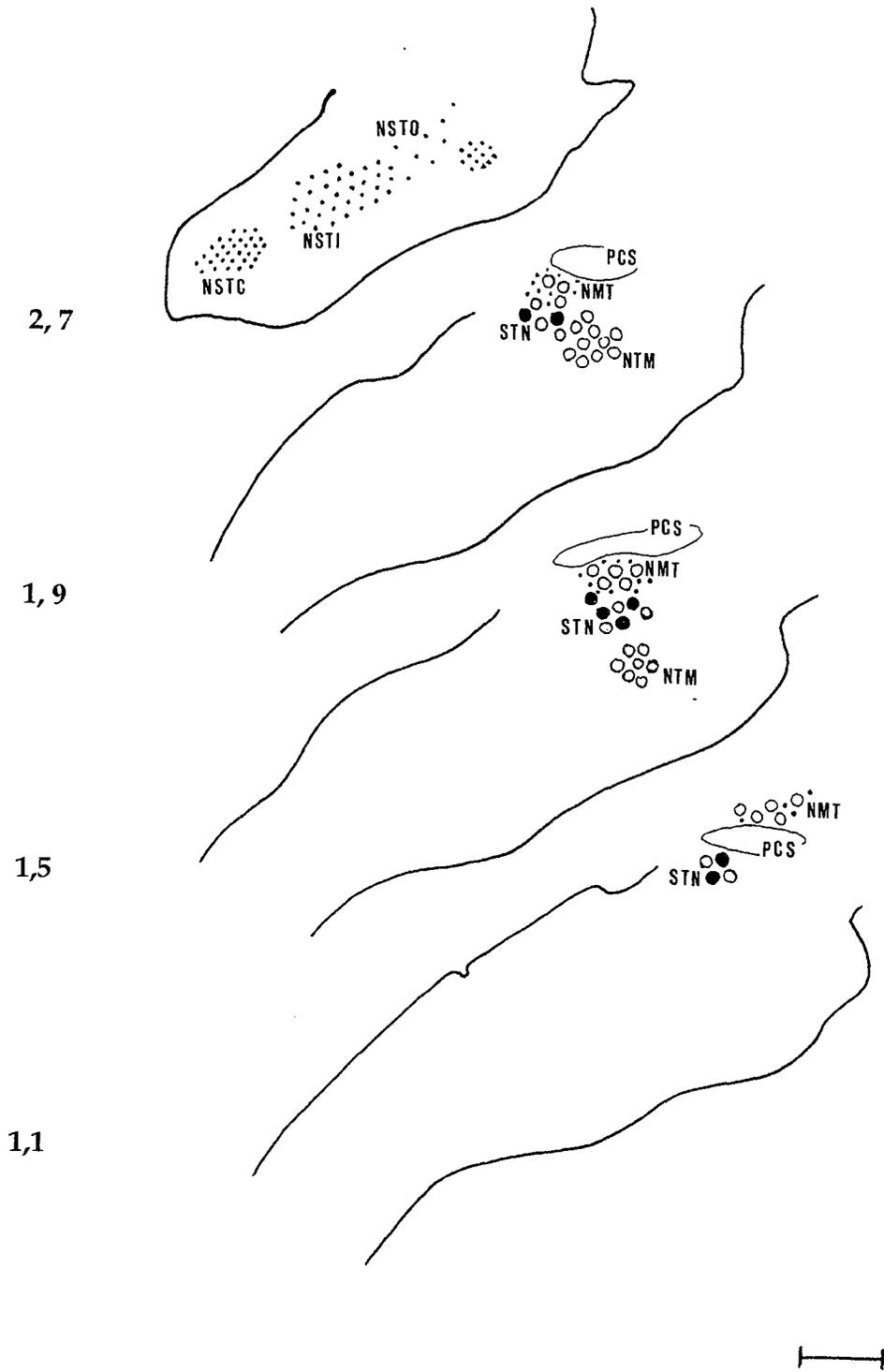
V : Nerf trijumeau
VII : Nerf facial

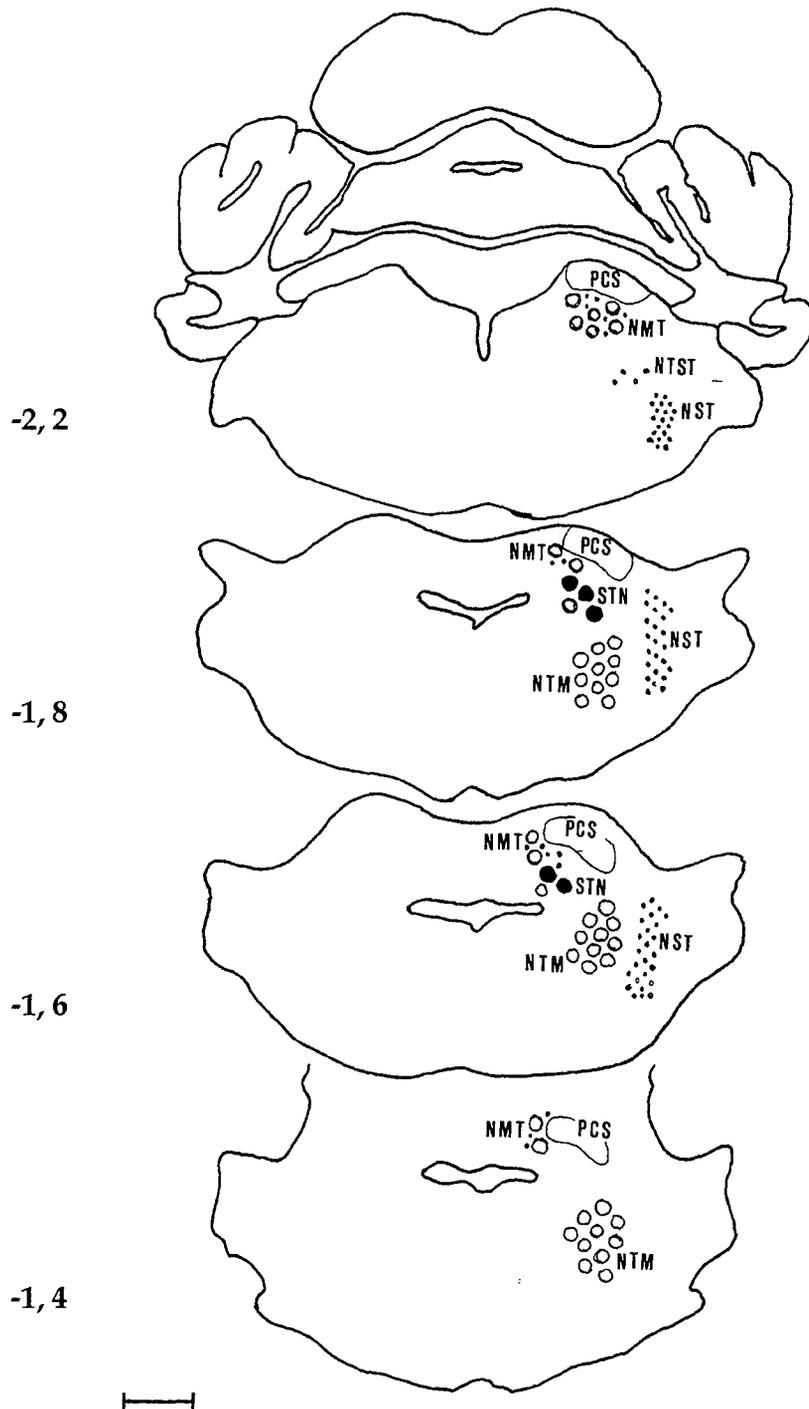
C : Cervelet
NC : Noyau cochléaire
NMT : Noyau mésencéphalique du trijumeau
NPT : Noyau principal du trijumeau
NST : Noyau du tractus spinal du trijumeau
NSTC : Noyau du tractus spinal du trijumeau, partie caudale
NSTI : Noyau du tractus spinal du trijumeau, partie interpolaire
NSTO : Noyau du tractus spinal du trijumeau, partie orale
NTM : Noyau moteur du trijumeau
NTST : Noyau principal du trijumeau
NVL : Noyau vestibulaire latéral
PCI : Pédoncule cérébelleux inférieur
PCM : Pédoncule cérébelleux moyen
PCS : Pédoncule cérébelleux supérieur
RLM : Réticulée latérale médiane
RLP : Réticulée latérale parvocellulaire
STN : Noyau supratrigéminale
TCS : Tractus cérébello-spinal
TSC : Tractus spino-cérébelleux
TST : Tractus spinal du trijumeau

- Schéma A -









- Planche 19 -

Marquages cellulaires des structures nucléaires trigéminales du tronc cérébral après injection double de GB et de NY respectivement dans le nerf mandibulaire et le cervelet.

Photos A à C : le complexe mésencéphalique.

- Photos A et B

Cellules ovalaires pseudo-unipolaires doublement colorées (x 400).

Sur les deux photos, deux cellules sont jointives.

Un dessin schématise le contour cellulaire et les deux colorations cytoplasmique et nucléaire.

- Photo C

Cellules simplement colorées: le marquage est cytoplasmique au GB (x 400).

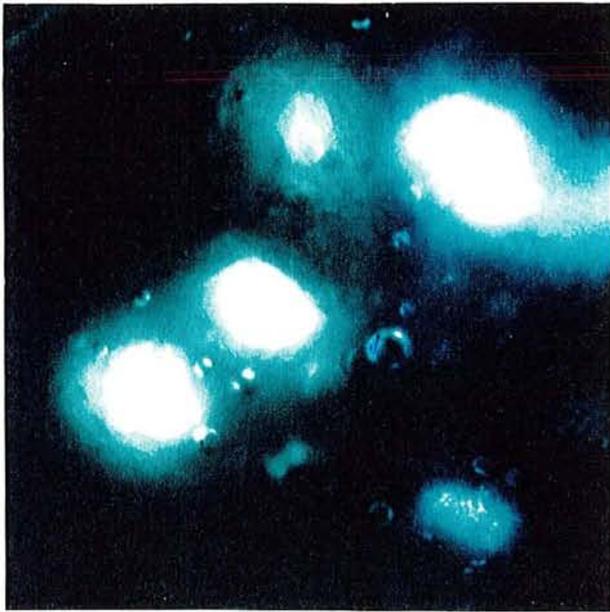
- Photo D

Contingent de cellules multipolaires dans la partie caudale du noyau mésencéphalique , simplement marqué au GB (x 400).

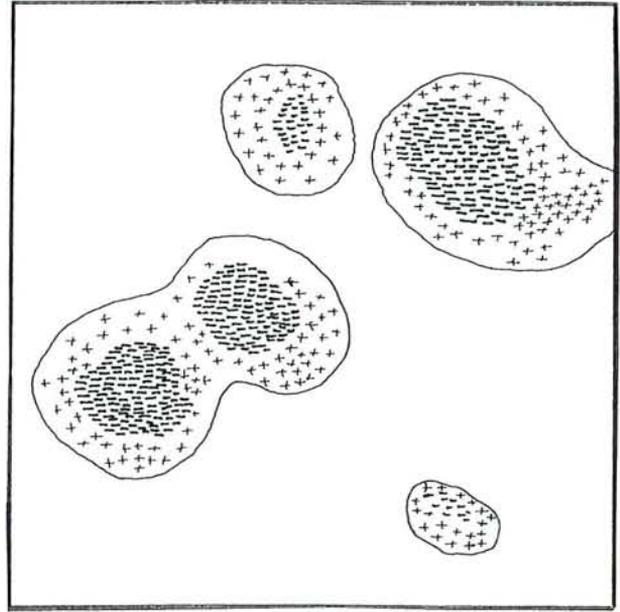
(peuvent être confondues avec les cellules du noyau supratrigéminal)

- Photo E

Cellules pyramidales du noyau moteur du trijumeau simplement marquées au GB (x 400).

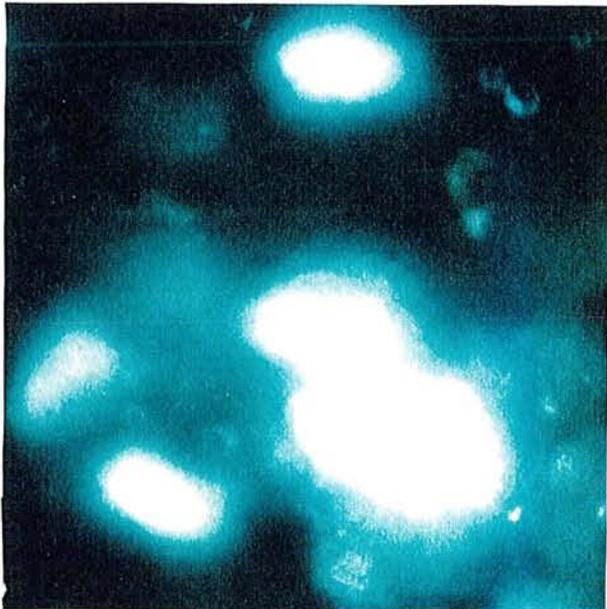


A

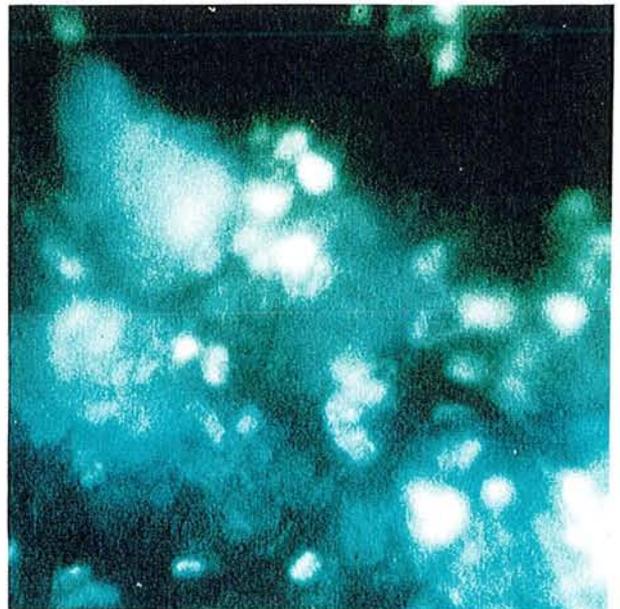


- Cellules ovalaires doublement marquées-

- Cytoplasme bleu : + (GB)
- Noyau jaune clair : - (NY)

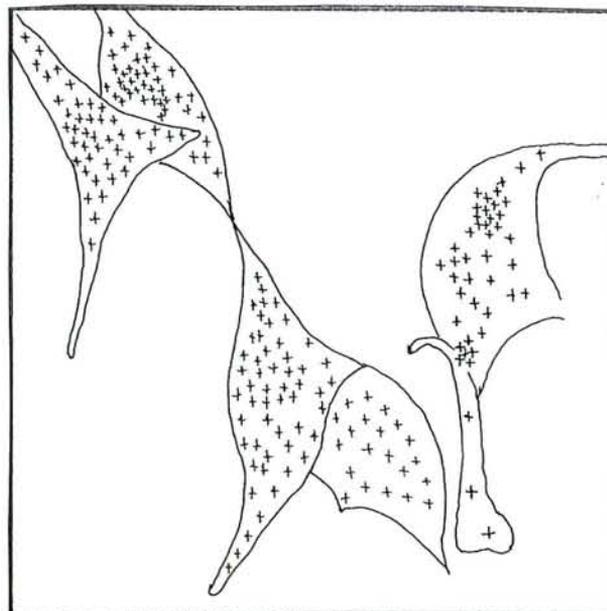
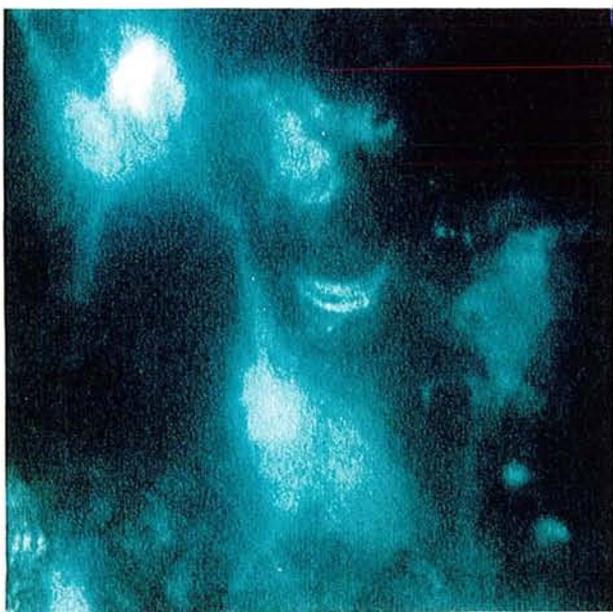


B



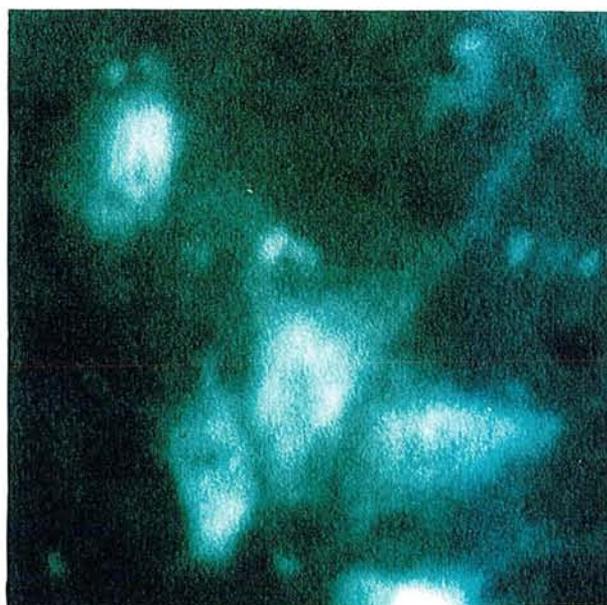
C

Le noyau mésencéphalique du trijumeau
(Partie caudale)



D

- Cellules de type fusorial - Partie caudale du noyau mésencéphalique
- Cellules simplement marquées par le GB- (Cytoplasme bleu : +)



E

- Cellules motrices -
- Nous notons une coloration bleue du cytoplasme centrée sur un trou qui correspond à l'endroit présumé du noyau non coloré

3.3. Analyse des résultats

- Les colorations des noyaux cellulaires du tronc cérébral résultent d'un transport rétrograde du fluorochrome injecté au niveau du cortex cérébelleux.

Elles préfigurent la diversité des connexions afférentes que le cervelet établit avec les noyaux segmentaires des nerfs crâniens, la formation réticulée ou les noyaux gris du tronc cérébral.

Les noyaux intracérébelleux étant épargnés lors de l'injection, les connexions efférentes du cervelet ne sont pas marquées de façon antérograde.

- Le protocole expérimental a permis un marquage de toutes les structures segmentaires trigéminales.

- Le ganglion trigéminal est coloré par le fluorochrome injecté en périphérie. L'absence de cellules doublement marquées à ce niveau, confirme que les péricaryons de ces afférences primaires ne se situent pas au niveau du ganglion.

- Les cellules pyramidales du noyau masticateur ont fixé la coloration du traceur périphérique.

Le fluorochrome a diffusé dans la racine motrice et a migré, par voie rétrograde, jusqu'aux motoneurones.

Notons que la formation réticulée latérale est très faiblement colorée (deux à trois cellules seulement ont été identifiées sur trois animaux du groupe).

Dans l'expérimentation précédente, le marquage à l'HRP de ce contingent que nous avons identifié comme des neurones issus du noyau salivaire inférieur était plus important.

Il semblerait donc que ce marquage dépende d'une spécificité de technique ou d'un mode d'injection. Dans le présent travail, l'injection du fluorochrome s'est faite plus en amont par rapport à celle de l'expérimentation précédente, et il semblerait que les fibres du système végétatif aient déjà quitté le trajet du nerf trijumeau à ce niveau.

- Les noyaux spinal et principal ne fixent qu'une coloration simple, d'origine cérébelleuse. Les cellules colorées par le fluorochrome central sont des deutoneurones impliqués dans les connexions trigémino-cérébelleuses de second ordre.

L'absence de coloration d'origine périphérique est normale et signe la fiabilité de la technique; tous les péricaryons des afférences de premier ordre, qui se projettent sur ce complexe nucléaire, sont localisés dans le ganglion trigéminal. La contamination des afférences de second ordre n'existe pas et l'hypothèse d'un passage trans-synaptique du fluorochrome doit être écarté.

Contrairement à certains auteurs (WATSON et al., 144), nous avons obtenu une forte densité de cellules colorées dans le sous-noyau caudal du noyau spinal du trijumeau.

IKEDA (47) chez le chat, a été un des rares à obtenir des marquages trigémino-cérébelleux issus de cette zone du noyau spinal et préconisait, pour leur mise en évidence, une injection de tout le vermis.

- Au niveau du noyau mésencéphalique, les résultats ont mis en évidence trois types de marquage:

* Les cellules simplement colorées par le fluorochrome périphérique représentent les premiers neurones de la voie afférente proprioceptive inconsciente.

Elles sont de trois types, telles que WALBERG (142) les a décrites en 1984.

* D'autres cellules, situées plus caudalement dans le noyau, fixent le traceur cérébelleux puisque certains noyaux cellulaires sont colorés en jaune. Il y a eu diffusion rétrograde du fluorochrome et ces colorations signent l'existence d'une voie trigémino-cérébelleuse de second ordre entre les deux structures. Malheureusement, la nature du fluorochrome ne permet pas d'apprécier la configuration de ces cellules.

* Les images de double coloration, présentes dans la partie la plus ventro-caudale du noyau mésencéphalique, prouvent l'existence d'un contingent de fibres trigémino-cérébelleuses primaires directes. Il est toutefois de faible importance.

4. Discussion

Seules, les cellules pseudo-unipolaires de grosse taille, de type ganglionnaire, semblent impliquées dans des relations directes avec le cervelet.

Il est intéressant de noter la proximité, voire même l'intrication, de ces cellules avec celles du noyau supratrigéminal.

JACQUIN et al. (55) les considèrent comme étant des cellules du noyau supratrigéminal associées au noyau mésencéphalique. Elles apparaissent sur le trajet de la racine du noyau mésencéphalique, en position variable plus ou moins médiane suivant la nature de l'injection périphérique, respectivement dans la racine motrice ou la racine sensitive du nerf trijumeau.

De même, GONZALO-SANZ et INSAUSTI (33), après injection d'HRP dans le nerf maxillaire chez le rat, ont marqué une faible quantité de cellules de forme ovale (pas plus de 2 ou 3 par rat) dans une région plus ventrale et latérale que le noyau mésencéphalique et qu'ils ont identifié comme le noyau supratrigéminal.

Dans notre étude précédente en HRP, nous avons observé que quelques cellules pseudo-unipolaires se distribuaient ventralement par rapport au noyau mésencéphalique proprement-dit.

Dissociées de la zone cellulaire pontique, elles semblent noyées au milieu des cellules plus petites, de forme multipolaire fusiforme, caractéristique du noyau supratrigéminal.

Nous préférons, par conséquent, considérer ces grosses cellules ovalaires comme des neurones afférents de premier ordre en position ectopique, dispersés le long de la racine sensitive du noyau mésencéphalique du trijumeau.

JERGE (57), par électrophysiologie, suggère que ces neurones sont responsables de l'innervation proprioceptive du périodonte.

GOTTLIEB et al. (35) identifient le même marquage mésencéphalique après application d'HRP sur les ligaments périodontaux des canines et des molaires du chat.

CAPRA et al. (14), après injection de deux marqueurs différents, simultanément au niveau de la pulpe dentaire et du tissu périodontal avoisinant, montrent l'existence d'un marquage unique, d'origine périodontale, dans la partie la plus caudale du noyau mésencéphalique.

Tous ces travaux, nous permettent de conclure en faveur de l'origine périodontique de ces afférences primaires et de leur rôle important dans le contrôle de la mastication.

RAAPPANA et al. (116) ont montré qu'une destruction du noyau mésencéphalique induit une dégénérescence du noyau supratrigéminal, du noyau moteur du trijumeau et de la partie latérale de la formation réticulée du tronc cérébral.

Cette colonne cellulaire ininterrompue, formée par le noyau mésencéphalique, le noyau supratrigéminal et le noyau moteur du trijumeau, constitue un bloc fonctionnel.

Le noyau supratrigéminal, apparenté à un noyau de la formation réticulée plus spécifique, constitué de petites cellules fusiformes, réalise un pont cellulaire entre les deux structures nucléaires trigéminales.

JERGE (57) propose que ce noyau participe aux réflexes moteurs trigéminaux puisqu'il y enregistre une activité électrique après stimulation de certains mécanorécepteurs intrabuccaux.

KIDOKORO et al. (63) y localisent des interneurons responsables de cette activité.

OHTA et al. (106), plus récemment, y démontrent l'existence d'une voie de passage entre l'amygdale et le noyau moteur du trijumeau.

Ainsi, ces auteurs lui accordent une grande activité durant les mouvements mandibulaires.

Son rôle est double:

- **d'une part, il constitue un important relais dans l'intégration et le contrôle bilatéral des mouvements mandibulaires.**

Dans nos deux expérimentations, les neurones afférents du noyau mésencéphalique tout comme les motoneurons de la voie finale commune semblent être organisés de façon strictement ipsilatérale par rapport aux muscles concernés.

ROKX et al. (120, 121) ont montré, par l'intermédiaire d'un transport antérograde de PHA-L (*PHASEOLUS VULGARIS* Leucoagglutinin) que ce noyau recevait des afférences sensibles bilatérales et qu'il établissait des connexions bilatérales avec les zones motrices oro-faciales:

- connexions monosynaptiques avec les noyaux ipsilatéraux des nerfs crâniens V, VII et XII et connexions polysynaptiques par l'intermédiaire de la formation réticulée bulbaire.

- connexions monosynaptiques ou polysynaptiques avec les noyaux moteurs controlatéraux.

- **D'autre part, il joue un rôle important dans les réflexes mandibulaires.**

ROKX (119) a montré que les cellules du noyau mésencéphalique du trijumeau se projettent directement sur le noyau moteur ou indirectement par l'intermédiaire du noyau supratrigéminal composé d'interneurons inhibiteurs.

Nous avons vu que les neurones localisés dans la zone pontique la plus caudale du noyau mésencéphalique sont issus du périodonte ou des muscles d'ouverture.

NOZAKI et al. (105) ont montré que les récepteurs fusoriaux du muscle ptérygoidien latéral ont leurs corps cellulaires localisés au voisinage de ceux du périodonte, tous deux impliqués dans l'abaissement de la mâchoire inférieure. Les neurones du noyau supratrigéminal seraient donc activés dans le réflexe d'ouverture de la gueule (ROG) et conjointement inhiberaient les motoneurones responsables de la commande des muscles de fermeture.

Ainsi, le système moteur réflexe oro-facial est original:

- dans la mesure où il ne présente pas, comme au niveau spinal, une relation réciproque entre muscles extenseurs et muscles fléchisseurs

- dans le fait que les fuseaux neuro-musculaires sont nombreux dans les muscles de fermeture alors qu'ils sont quasi-inexistants dans les muscles d'ouverture, muscles de la face ou de la langue.

Ce déséquilibre sensitif est compensé par le rôle que jouent des afférences non fusoriales issues du périodonte, du palais, de la langue ou de l'articulation temporo-mandibulaire.

Celles-ci, toutes localisées dans la partie caudale du noyau mésencéphalique, produisent des informations sensorielles au noyau supratrigéminal et par son intermédiaire, tendent à inhiber l'activité réflexe des muscles de fermeture.

Notre étude a prouvé l'existence d'afférences directes cérébelleuses, d'origine non vestibulaire.

L'importance de la taille des corps cellulaires et du volume de leur noyau, par rapport aux autres cellules observées dans le noyau mésencéphalique, semble montrer qu'il s'agit là d'une organisation neuronale spécifique.

ELIAS et al. (27, 28), ont trouvé à l'aide de paramètres de stimulation égaux, des images électrographiques identiques dans le cervelet et le noyau supratrigéminal.

MARFURT (89), en 1981, à l'aide de la technique du transport transganglionnaire d'HRP, a montré pour la première fois que des fibres issues du nerf alvéolaire inférieur projettent leur terminaison centrale directement sur le cortex cérébelleux.

Rejetés antérieurement par TORVIK (138) en dégénérescence ou par MATESZ (91) en autohistoradiographie, ces résultats ont été confirmés par JACQUIN et al. en 1983 après application d'HRP sur le nerf mandibulaire, le nerf alvéolaire inférieur ou le nerf lingual (53).

Notre technique a permis de prouver l'existence de ces fibres de premier ordre en localisant leurs péricaryons dans le noyau mésencéphalique.

Nous savons qu'elles sont d'origine périodontale et non d'origine musculaire. Il nous restait à étudier l'organisation topographique des aires de projections cérébelleuses pour tenter d'en dégager une hypothèse fonctionnelle plus précise.

Cette série d'expérimentations n'est pas développée ici car des difficultés techniques ne nous ont pas permis d'obtenir des résultats fiables.

Nous avons voulu utiliser l'HRP-WGA (Horseradish Peroxidase - Wheat Germ Agglutinin), un traceur plus spécifique que l'HRP libre.

Injecté dans le nerf mandibulaire à l'aide d'une micropipette reliée à une micropompe, ce traceur a donné des marquages cellulaires peu intenses et des marquages fibrillaires trop faibles pour une bonne observation.

L'HRP-WGA étant un bon traceur antérograde mais un traceur rétrograde médiocre, nous avons essayé de l'injecter en amont du ganglion trigéminal pour obtenir un meilleur marquage.

Nous avons suivi la technique opératoire de MARFURT et al. (90).

Pour un bon accès du ganglion, ils préconisent une voie d'abord temporale par l'intermédiaire d'un volet osseux et l'aspiration d'une partie du lobe temporal sus-jacent.

La vascularisation étant très riche à ce niveau, nous nous sommes heurté à des problèmes d'hémorragie.

L'ischémie qui en résultait nuisait à une bonne fixation des tissus et à une bonne révélation du traceur.

Une observation des lames de notre première expérimentation nous a montré quelques fibres marquées dispersées dans la région paravermienne de nombreux lobules (paramédian, paraflocculus, simplex, Crus I et Crus II) et dans le noyau interposé. Les lobes Crus I et Crus II, qui possèdent la cartographie faciale la plus importante sont les plus marqués.

ELIAS et TAYLOR (27, 28), par électrophysiologie ont enregistré une activité dans les lobules IV et V du lobe antérieur (selon la classification de LARSELL)

Les seules différences que nous enregistrons avec les travaux de JACQUIN (53) ou de MARFURT (90) se situent au niveau des lobes III et IV et du noyau dentelé.

Il est intéressant de constater que s'il existe de nombreux rapports trigémino-cérébelleux, projections de premier ordre, projections de second ordre, ou projections indirectes par l'olive bulbaire (HUERTA, 46), elles convergent toutes sur les mêmes aires cérébelleuses.

Ces résultats sont en accord avec la fonction:

EHRMAN et al. (29), JACQUART et al. (50) ont montré que la maturité de Crus I, Crus II, Uvula et Paramédian est corrélée avec la mise en place des premiers mouvements mandibulaires.

Après cérébellectomie, les mouvements masticatoires acquis disparaissent transitoirement pendant une période variable plus ou moins longue suivant l'âge de l'animal (JACQUART et al. (51).

La signification fonctionnelle du passage direct des fibres périodontales sur le cervelet n'est pas connue bien que l'existence d'une situation similaire du système vestibulaire suggère quelques parallèles.

AZZENA et al.(6) et plus récemment SCHWARZ et al.(127) ont comparé par électrophysiologie, les deux systèmes proprioceptifs visuels et masticateurs et ont étudié le rôle du cervelet dans le contrôle de ces deux systèmes.

Ils observent une convergence et un recouvrement partiel des aires de projection cérébelleuses entre:

- Les afférences proprioceptives des muscles extrinsèques de l'oeil et les afférences visuelles de la rétine (lobules V, VI et VII)
- Les afférences proprioceptives des muscles masticateurs et les mécanorécepteurs périodontaux (région paravermienne du lobule VI, Crus I et Crus II)

Le cervelet utilise les informations visuelles concernant les dérapages au niveau des images rétinienne pour corriger la précision du réflexe oculo-céphalogyre. Pour cette correction, il est nécessaire que le centre de contrôle bénéficie d'une copie conforme au signal périphérique vestibulaire.

Le cervelet utiliserait de la même manière les informations parodontales pour avoir le point 0 d'ouverture buccale, pour corriger la précision du réflexe massétérin ou affiner l'ajustement dans les mouvements masticatoires.

Ces afférences de premier ordre trigémino-cérébelleuse directes pourraient donc avoir un double rôle:

- *D'une part, elles renseigneraient les structures interneuronales afin de permettre l'harmonie des actes moteurs, par le biais de réflexes polysynaptiques, s'exerçant sur les effecteurs antagonistes.*
- *D'autre part, elles serviraient à affiner le contrôle du cervelet sur les mécanismes d'ouverture-fermeture de la bouche à partir d'une valeur zéro de référence qui correspond au contact dentaire.*

Cette dernière hypothèse sera reprise et argumentée ultérieurement dans la discussion générale.

PARTIE 3

*La proprioception trigeminale et son intégration
dans le système de contrôle de la sphère oro-
faciale.*

1. La systématisation de la proprioception faciale.

Nous avons résumé la systématisation de la proprioception faciale au moyen d'un schéma (Planche 20).

La proprioception trigéminal ne semble pas unique et entièrement dévolue au noyau mésencéphalique. Elle est au moins double puisqu'elle peut emprunter les deux voies:

- la voie mésencéphalique intéresse principalement les fuseaux neuromusculaires et certains mécano-récepteurs périodontaux.
- la voie du complexe nucléaire spinal du trijumeau (avec passage par le ganglion trigéminal), intéresse les récepteurs tendineux de Golgi, les mécanorécepteurs de l'articulation temporo-mandibulaire, et certains mécano-récepteurs périodontaux.

Il est certain qu'il existe une différence fonctionnelle entre ces deux voies mais il est difficile et hasardeux de vouloir définir leur rôle.

Les systèmes semblent tous deux, véhiculer les fibres proprioceptives pour les voies inconscientes et conscientes.

En effet, PEARSON et al. (110) ont mis en évidence une projection trigéminal mésencéphalo-thalamique chez le singe.

Il semblerait, toutefois que le noyau mésencéphalique soit responsable de l'acquisition d'une proprioception fine pour des mouvements précis dans l'ajustement postural mandibulaire, qu'il soit statique ou effectué lors d'un travail dynamique.

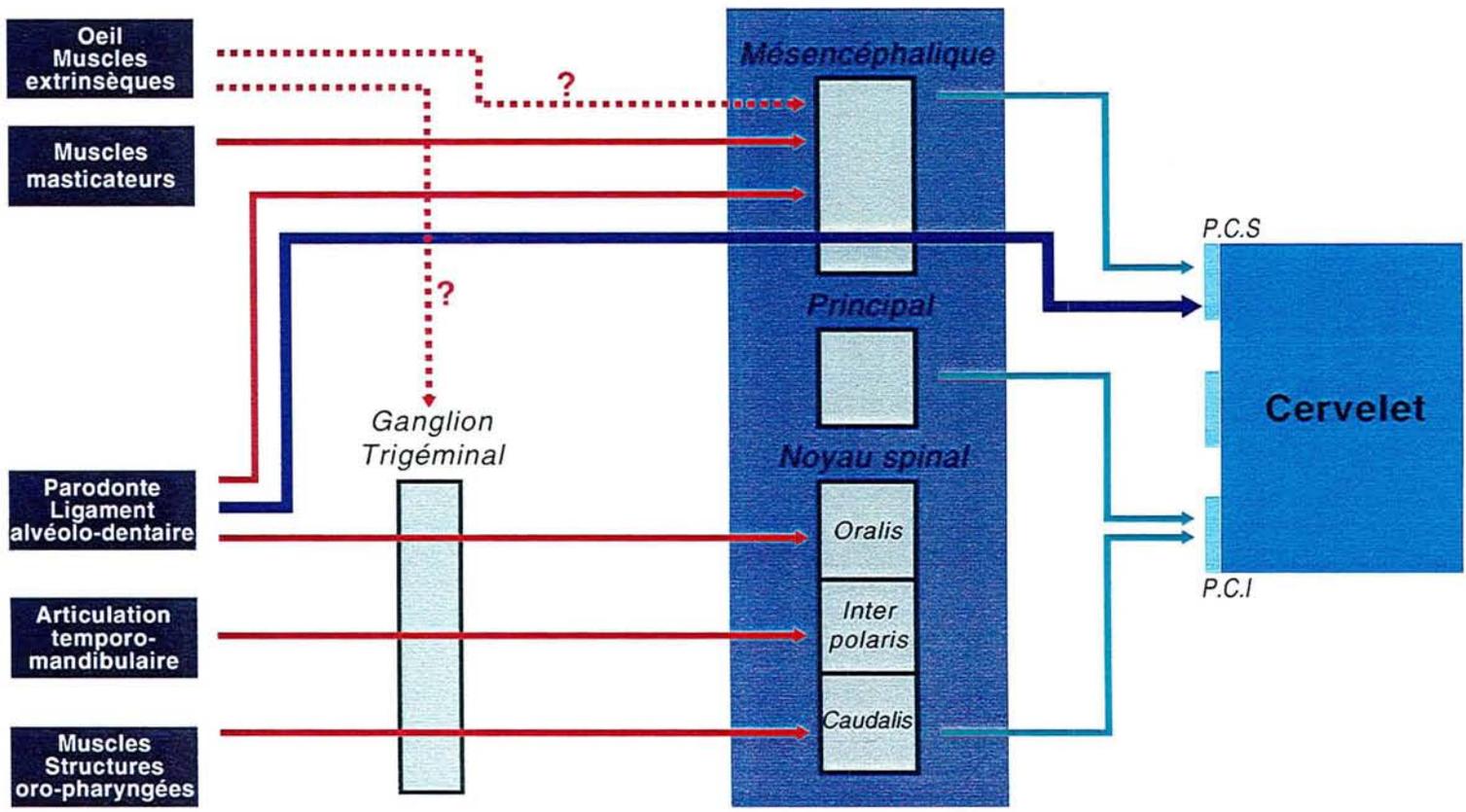
Du fait de la proximité, voire de sa contiguïté avec les centres moteurs, il se caractérise par une grande rapidité dans les réponses motrices résultantes.

La voie du noyau spinal du trijumeau récupérerait des informations proprioceptives moins fines caractérisant plutôt des mouvements de grande amplitude ou des "mouvements limites".

Les relais prémoteurs étant plus nombreux, l'élaboration de la réponse motrice serait plus tardive que précédemment.

2. Le complexe nucléaire proprioceptif

Dans notre étude sur l'organisation topographique des deux noyaux mésencéphalique et moteur, nous avons mis en évidence des marquages dans ces deux structures principales mais également dans des structures nucléaires adjacentes comme le noyau supratrigéminal, le noyau intertrigéminal ou le noyau accessoire.



- Planche 20 -

Schéma synthétique des afférences trigémino-cérébelleuses

Colorées à partir de la périphérie, ces structures sont directement impliquées dans le système afférent de premier ordre.

- le noyau mésencéphalique partage, dans sa partie caudale, des cellules avec le noyau supratrigéminal.
- le noyau moteur principal concentre toute l'innervation motrice orale. Il est doublé par deux noyaux satellites: le noyau moteur accessoire et le noyau intertrigéminal impliqués dans l'innervation motrice trigéminal orale et auditive.

Il nous semble, par conséquent, judicieux, de regrouper ces noyaux sous forme d'une entité fonctionnelle et de considérer l'ensemble comme un "complexe nucléaire sensori-moteur réflexe".

3. Le noyau mésencéphalique et son rôle dans la sensori-motricité oro-faciale.

La première partie de notre travail a prouvé que le noyau mésencéphalique du trijumeau ne peut pas être considéré comme le simple homologue d'un ganglion sensitif périphérique.

Pourtant une question cruciale reste posée: pourquoi des cellules dérivées des crêtes neurales ganglionnaires envahissent-elles, durant le développement, le système nerveux central pour adopter une position unique pour des neurones sensitifs primaires ?

Il semblerait que ces cellules doivent leur position centrale à l'existence d'une activation de type dopaminergique et sérotoninergique au niveau de leurs synapses.

En effet COPRAY et al. (19) ont montré, dans des études *in vitro*, qu'au cours du développement et de la maturation de circuits neuronaux spécifiques, des neurotransmetteurs tels la dopamine ou la sérotonine agissent comme régulateurs des phénomènes de croissance, plasticité et survie neuronale.

A l'âge adulte, cette influence persisterait pour le contrôle et la maintenance des schémas de connexions anatomiques et trophiques.

Des études neuroanatomiques ont montré que le noyau central de l'amygdale, l'hypothalamus postérieur, la formation réticulée parvocellulaire, le locus niger, la région ventrale du tectum et l'hypothalamus médian se projettent directement sur le noyau mésencéphalique du trijumeau (COPRAY et al., 18 - INAGAKI et al., 48 - NAGY et al., 99).

Il paraît concevable d'affirmer que l'influence potentielle exercée par ces structures sur les neurones mésencéphaliques par l'intermédiaire du réseau synaptique puisse expliquer leur localisation dans l'encéphale.

Mais la question est de savoir pourquoi une telle organisation est nécessaire dans le système manducateur alors qu'elle n'existe pas dans le système médullaire ?

- Sur la base des relations hypothalamo-mésencéphaliques, NAGY et al. (99) suggèrent que cette organisation cellulaire serait impliquée dans les mécanismes de certains comportements d'attaque ou d'agressivité dans lesquels les muscles masticateurs jouent un rôle important.

La stimulation de l'amygdale produit des mouvements brusques, rythmés, de fermeture de la mâchoire (OHTA et al., 106).

La stimulation de certaines zones hypothalamiques facilite la décharge des neurones moteurs trigéminaux en provoquant un comportement d'attaque agressif (Mac DONNELL et al., 84).

Une telle hypothèse peut expliquer la localisation des neurones primaires mésencéphaliques dans une région richement innervée par l'hypothalamus.

- La région mésencéphalique (plus particulièrement les noyaux de la rétículo) récupère toutes les sensations douloureuses ou émises lors de réactions émotionnelles complexes. En étroite relation avec l'hypothalamus et les structures limbiques, elle jouerait un rôle probable dans les réponses affectives et végétatives en réaction à la douleur.

HAYASHI et al. (39) ont montré que tout le complexe sensitif spinal du trijumeau se projette sur la zone parabrachiale mésencéphalique et les noyaux adjacents. Ces projections seraient en majorité d'origine nociceptive.

La localisation du noyau mésencéphalique au cœur de cette région, les rapports qu'il établit avec les centres hypothalamiques et limbiques, son réseau afférent commun aux noyaux adjacents de la rétículo mésencéphalique sont tous des facteurs qui jouent en faveur d'une implication des cellules mésencéphaliques du trijumeau dans ce système fonctionnel.

Par le biais du réseau synaptique spécifique à ce noyau, les cellules proprioceptives pourraient recevoir une modulation de leur excitabilité ou de leur métabolisme basal et induire, de la sorte, des variations de l'activité motrice réflexe, caractéristique de la fonction tonique.

Toute la symptomatologie musculaire que nous retrouvons dans le tableau clinique d'une douleur oro-faciale semble refléter parfaitement la modulation centrale des activités motrices du système manducateur.

- La finesse du contrôle du tonus et de la posture mandibulaire sont permis grâce à la contiguïté entre les deux noyaux sensitif et moteur et à leur position stratégique idéale pour une régulation rapide de l'activité tonique par les centres

supérieurs impliqués: cervelet, noyau rouge, formation réticulée bulbo-pontique et mésencéphalique.

Il est intéressant de constater :

- que les deux systèmes à avoir des afférences cérébelleuses directes de premier ordre ne sont pas individualisés mais confondus chez les Vertébrés Inférieurs (le noyau mésencéphalique n'existe pas, les cellules proprioceptives trigéminales forment un diverticule nucléaire antérieur des noyaux de la ligne latérale).
- que les noyaux impliqués dans ces projections directes sont situés juste sous les pédoncules cérébelleux de telle manière qu'il n'est pas rare d'y trouver quelques cellules sensibles parmi les contingents fibrillaires.

4. Le système trigéminal et son rôle dans la sensori-motricité crânio-faciale.

Nous savons que la sensibilité proprioceptive de la région crânio-faciale est supportée par les deux systèmes vestibulaire et trigéminal.

Si ces deux systèmes sont anatomiquement dissociés, une corrélation fonctionnelle, existant entre eux, a été mise en évidence par plusieurs auteurs.

- TOLU et al. (137) démontrent par électrophysiologie l'influence du système vestibulaire sur l'activité des motoneurones massétériques :

- Une stimulation vestibulaire exerce un contrôle excitateur sur l'activité tonique du muscle masséter.

Ce contrôle s'effectue, en position statique, de la même façon que sur tous les muscles extenseurs impliqués dans la posture corporelle. Il est bilatéral, mais il est plus efficace pour le muscle masséter controlatéral.

- Une stimulation du système maculaire labyrinthique exerce un contrôle asymétrique sur les deux muscles masseter, en relation avec le déplacement de la tête dans l'espace.

Ainsi, l'influence vestibulaire est présente également lors d'un travail dynamique. Les deux muscles mandibulaires adaptent la longueur de leurs fibres au fur et à mesure des mouvements de la tête afin de maintenir la mandibule dans une position correcte et stable.

Les auteurs enregistrent également une réponse tonique et phasique des muscles cervicaux.

Les temps de latence enregistrés au niveau de la réponse motrice musculaire argumentent en faveur de voies réflexes polysynaptiques.

Le support anatomique de ce réflexe vestibulo-massétérique paraît être représenté, selon les auteurs, par des neurones situés dans la formation réticulée médiane bulbo-pontique.

Ceux-ci seraient alors en relation directe avec les motoneurons du noyau moteur trigéminal, ou indirecte par l'intermédiaire d'interneurones prémoteurs.

- A l'inverse, TROIANI et al. (140), PETROSINI et al. (113), après stimulation électrique ou mécanique du nerf trijumeau chez le cobaye, notent une modification de l'activité spontanée des neurones vestibulaires, caractérisée par une augmentation ou une diminution de la fréquence de décharge.

Il est intéressant de constater que l'activité rythmique des neurones vestibulaires est affectée bilatéralement quelque que soit le côté stimulé.

En accord avec TORVICK (138), la brève latence des réponses reflète des rapports anatomiques directs entre les fibres trigéminales et les noyaux vestibulaires.

Selon les auteurs, cette activité réflexe trigémino-vestibulaire servirait lors des comportements alimentaires : le rejet ou la prise alimentaire implique nécessairement un mouvement de recul ou d'avancée de toute l'extrémité céphalique par rapport au stimulus alimentaire.

- PETROSINI et al. (113), dans des travaux antérieurs, avaient montré que la neurotomie unilatérale du nerf trijumeau chez un cobaye hémilabyrinthectomisé et compensé, induit la réapparition d'une asymétrie posturale.

Les auteurs prouvent ainsi l'existence d'une influence trigéminale dans l'orientation et le contrôle de l'équilibre postural.

Ces informations trigéminales pourraient compléter les informations labyrinthiques dans certains cas:

- chez les rongeurs qui ont une mauvaise vision comme le rat ou le cobaye.
- chez l'individu, ou l'animal, qui présente des troubles de l'équilibre.

Il semblerait qu'elles soient directement impliquées dans le mécanisme de compensation vestibulaire. L'hyperactivité du noyau vestibulaire du côté non lésé serait négativée par l'activité inhibitrice des afférences trigéminales.

Il en résulterait ainsi une diminution des influences toniques inhibitrices commissurales des noyaux vestibulaires "déprimés" par la lésion et un nouvel équilibre serait créé entre les deux côtés.

Ainsi, les fibres afférentes trigéminales seraient à la base du mécanisme de la compensation vestibulaire, de même que les impressions visuelles, qui normalement ne sont pas indispensables dans l'organisation générale de l'équilibration, seraient aptes à suppléer partiellement, en cas de besoin, un déficit ou une perturbation des impressions vestibulaires ou proprioceptives.

Le système trigéminal établit également des connexions avec les systèmes proprioceptifs oculo-moteur et cervical, tous deux directement impliqués dans les réflexes oculo-céphalogyres, partie intégrante de l'équilibration.

- ABRAHAMS et al. (1) prouvent leurs rôles concomitants dans ces comportements moteurs en montrant la convergence, au niveau du colliculus supérieur, de leurs fibres afférentes, issues des muscles extraoculaires et des muscles nuquaux avec celles de la rétine.

- MANNI et al. (86), et plus récemment, ALTERSMARK et al. (3) prouvent l'existence d'un réflexe trigémino-cervical : des stimulations tactiles de la face ou de certaines zones intrabuccales sont aptes à déclencher des potentiels postsynaptiques, excitateurs des motoneurones innervant les muscles de la nuque (splenius latéral, biventer cervicus et complexus).

Ce réflexe semble disynaptique en passant par des neurones de la formation réticulée.

- TOLU (137) dans ses travaux a montré que des neurones des mêmes sites de la réticulée interviennent dans des réflexes vestibulo-cervicaux.

Il existerait ainsi de nombreuses boucles fonctionnelles réflexes impliquées dans l'équilibre postural crânio-facial mettant en jeu les systèmes sensitivo-moteurs vestibulaire, trigéminale et spinal.

- Des études neuro-anatomiques ont prouvé l'origine trigéminale de la proprioception des muscles oculaires externes de l'oeil.

- PORTER (115), chez le singe, après injection d'HRP- WGA dans les muscles extra-oculaires, marque le noyau spinal du trijumeau (plus particulièrement sa zone interpolaire), et le noyau unciforme dans sa partie triangulaire, débordant ainsi sur le territoire de projection des fibres afférentes issues des muscles de la nuque.

- ALVARADO-MALLART et al. (4), après injection d'HRP dans les muscles masticateurs et les muscles extra-oculaires du chat, obtiennent des marquages fibrillaires dans les nerfs crâniens oculo-moteurs et trijumeau.

Les corps cellulaires de ces afférences de premier ordre sont situés dans le noyau mésencéphalique du trijumeau. Ces auteurs suggèrent l'existence d'un réflexe myotatique oculaire identique au réflexe massétérin.

- Enfin, des études plus générales sur l'organisation segmentaire de la sensibilité faciale ont montré que les fibres trigéminales se projetaient également en nombre important sur des zones "non trigéminales". Ces zones sont de nature très hétérogène, comme la corne dorsale de la moelle épinière cervicale, le cervelet, le noyau unciforme, les noyaux vestibulaires, la formation réticulée, le colliculus inférieur, toutes plus ou moins impliquées dans la coordination et la stabilisation de l'équilibre céphalique (JACQUIN et al., 53 - MARFURT et al., 89, 90).

Toutes les expérimentations précédentes arguent en faveur d'une participation de la sensibilité trigéminale dans l'équilibration et les voies réflexes de la vestibulo-oculo-céphalogyrie.

L'étude des afférences trigémino-cérébelleuses, de premier et second ordre, montre qu'il existe également de nombreuses analogies dans le contrôle de ces deux systèmes proprioceptifs.

Il semble que ces deux modèles soient uniques au niveau de l'organisation du système nerveux central, dans leur projection sur le cervelet.

Les fibres proviennent de mécano-récepteurs particuliers des deux systèmes envisagés, l'utricule pour le système vestibulaire, le périodonte pour le système trigéminal.

Ces informations proprioceptives se projettent sur le cortex cérébelleux ipsilatéral par l'intermédiaire des fibres moussues.

Nous proposons deux tableaux récapitulatifs schématisant l'organisation fonctionnelle afférente et efférente de ces voies de l'équilibration.

Ils sont le résultat d'une analyse synthétique de tous les travaux inhérents à ce sujet. (Planches n°21 et 22)

Du fait de l'existence, au niveau de l'extrémité céphalique, de récepteurs visuels et vestibulaires, le positionnement de la tête déterminé par les muscles cervicaux prend une importance prioritaire dans l'attitude posturale. Mais, ce rôle essentiel joué par ces afférences est indirect et doit être recherché dans l'activation des fonctions suprasegmentaires à travers lesquelles s'effectuent la régulation du tonus: formation réticulée, cervelet et cortex cérébral.

Toutes les afférences susceptibles de modifier le tonus musculaire se projettent sur différents lobes du cervelet (paléo-ou archéo-cerebellum).

La très grande richesse des connexions efférentes du cervelet lui permet d'assurer un contrôle sur les structures à l'origine des grandes voies motrices impliquées dans le tonus.

Il entretient ainsi, des relations directes ou indirectes, à travers une ou plusieurs synapses avec le noyau rouge, les noyaux vestibulaires (noyau latéral), la formation réticulée et enfin, par l'intermédiaire du thalamus, avec le cortex cérébral moteur.

Du noyau vestibulaire latéral du tronc cérébral, la réponse est véhiculée aux différentes structures impliquées par l'intermédiaire du faisceau longitudinal médian (FLM).

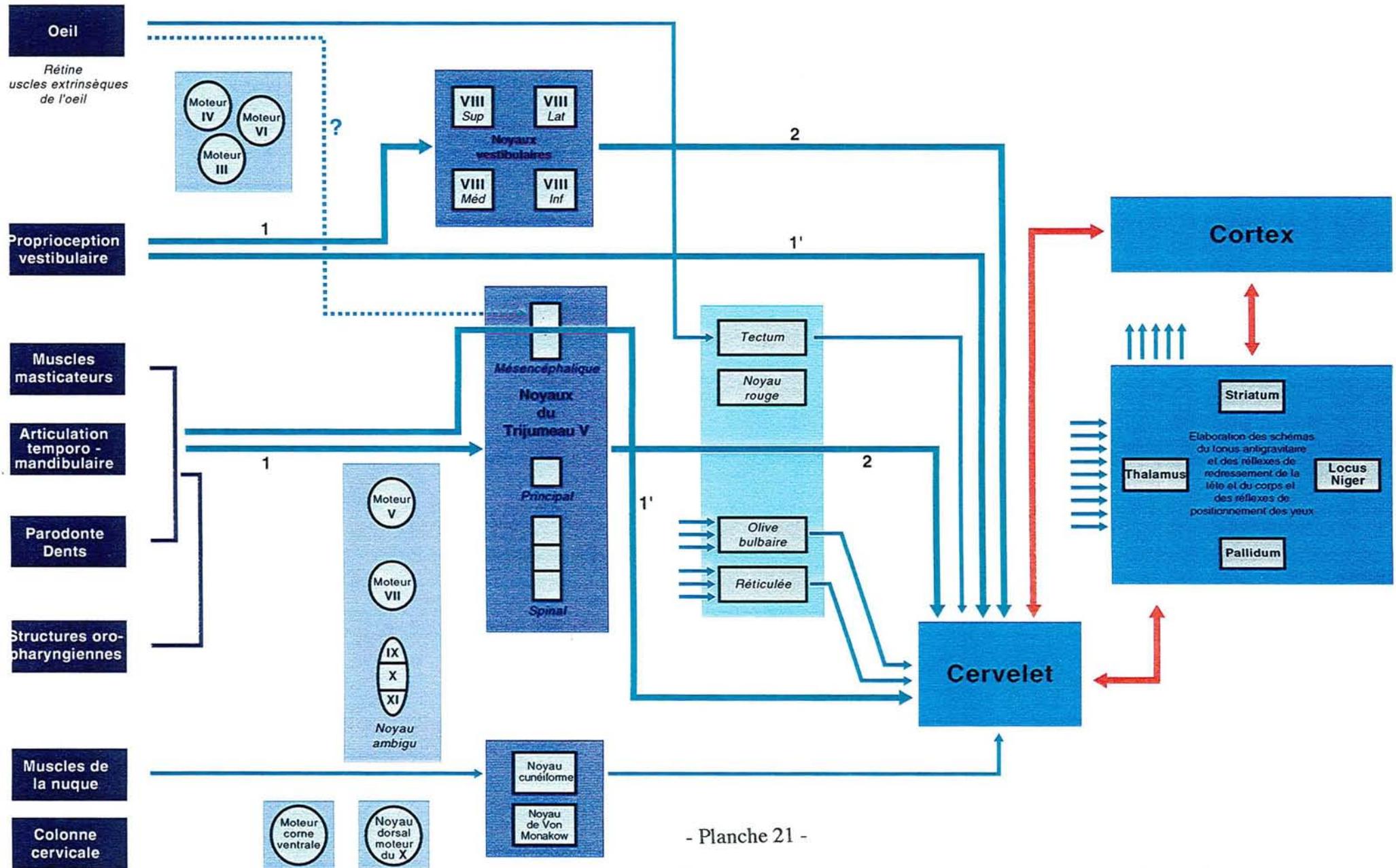
Ce tractus unit l'ensemble des nerfs crâniens qui jouent un rôle dans les déplacements réflexes conjugués de la tête et des yeux en réponse à des stimuli sensoriels divers: sensitifs, vestibulaires, visuels et acoustiques.

Ces noyaux sont essentiellement:

- les noyaux des nerfs crâniens oculo-moteurs
- le noyau moteur du nerf trijumeau
- le noyau moteur de la racine médullaire du nerf spinal

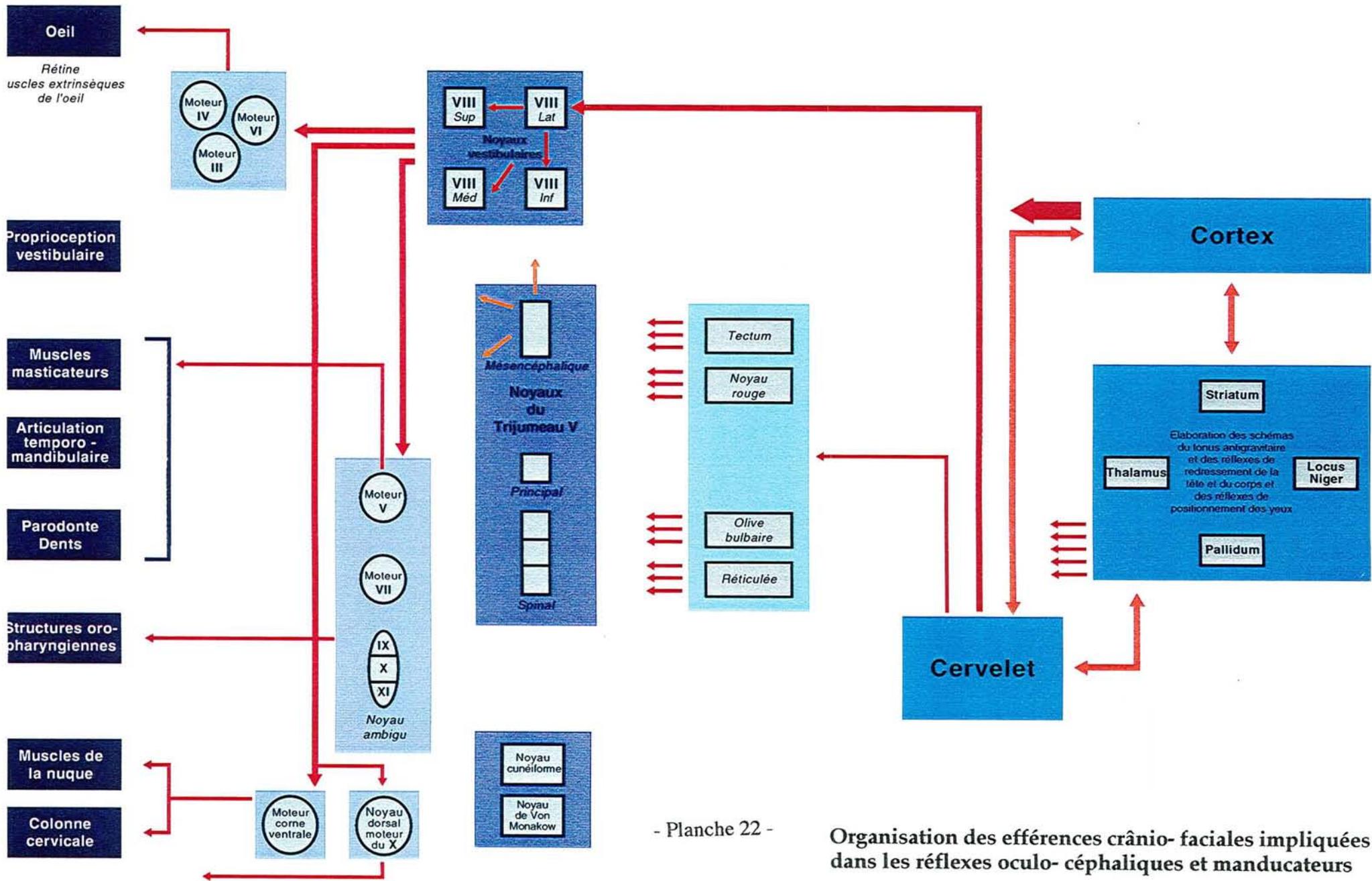
Des relations moins importantes ont été décrites avec les noyaux moteurs des nerfs facial et grand hypoglosse, le noyau ambigu et de nombreux noyaux de la réticulée.

Par ailleurs, par l'intermédiaire du FLM, le noyau mésencéphalique du trijumeau envoie des afférences sur les noyaux oculo-moteurs, les noyaux vestibulaires et le noyau de la racine médullaire du nerf spinal.



- Planche 21 -

Organisation segmentaire des afférences proprioceptives crânio-faciales



- Planche 22 -

Organisation des efférences crânio-faciales impliquées dans les réflexes oculo-céphaliques et manducateurs

La formation réticulée reçoit des informations en provenance de toutes les structures impliquées dans le tonus; elle est d'autre part, étroitement reliée au cortex cérébral, au cervelet et aux voies descendantes contrôlant la motricité tonique; elle est elle-même à l'origine du tractus réticulo-spinal. Elle est donc un élément important sinon essentiel dans le contrôle du tonus musculaire.

5. Conclusion

Les relations anatomiques et fonctionnelles qui existent entre les deux systèmes proprioceptifs du complexe crânio-facial arguent en faveur d'un rôle significatif du système trigéminal dans le contrôle de l'équilibre céphalique, non seulement au cours de la dynamique manducatrice, mais aussi dans le maintien de la posture.

Nous venons de voir dans le rapport schématique concernant l'organisation fonctionnelle de la sensori-motricité automatique que le système trigéminal est totalement intriqué dans le système de l'équilibration et nous pensons que ce rôle y est permanent.

Depuis que l'animal est sorti des eaux, et notamment à l'apparition des Mammifères terrestres, l'extrémité céphalique s'est individualisée du reste du corps grâce à la formation d'un cou de taille variable, parfaitement adapté aux fonctions de prise alimentaire, d'attaque ou de défense.

L'animal quadrupède s'est vu doté de muscles nuquaux plus ou moins puissants nécessaires pour contrebalancer le poids de la face dont l'épanouissement antérieure peut être très important.

Il suffit d'observer le cheval pour se rendre compte du déséquilibre qui peut exister entre une boîte crânienne de capacité volumétrique très faible et une face très développée dotée de maxillaires énormes.

L'apparition de la bipédie et d'un axe vertébral vertical a modifié considérablement cet équilibre crânio-facial.

L'extrémité céphalique des Primates présente, par rapport aux autres Mammifères, une tendance à l'augmentation du volume de la boîte crânienne avec réduction de la constriction post-orbitaire, tandis que le massif facial subit un raccourcissement. Il se forme une plicature de la base du crâne.

L'axe basicrânien se coude au niveau de la selle turcique pour constituer un angle de plus en plus fermé dans lequel la face vient se loger.

A titre d'exemple, l'angle est d'environ 174° chez les Platyrrhiniens et de 133° chez l'Homme.

Ceci entraîne l'agrandissement des composants de la boîte crânienne avec, entre autres, le redressement de la région frontale et le déplacement vers le bas du trou occipital accompagnant la bascule de l'os occipital en même temps que s'amorce, avec le développement de l'encéphale, le processus de cérébralisation.

On aboutit ainsi à une répartition, en deux parties moins inégales, de la masse encéphalique, de part et d'autre de l'axe vertébral vertical.

- Le poids de la face est toujours contrebalancé par la masse postérieure des muscles nuquaux (Sterno-cléido-mastoidien et trapèze).
Mais, la face ayant reculé sous le crâne, les maxillaires ayant considérablement réduit leur prognathisme, ces muscles sont devenus plus graciles.
- Le poids de la mandibule est contrebalancé par la masse antérieure des muscles de fermeture mandibulaire (muscles masticateurs).

Il nous semble logique, à partir de ces données, de supposer qu'il existe à l'instar de la musculature juxtavertébrale, un réajustement de la posture mandibulaire et de la tonicité des muscles mandibulaires à chaque fois que l'équilibre céphalique est modifié par un changement de position ou d'orientation de la tête.

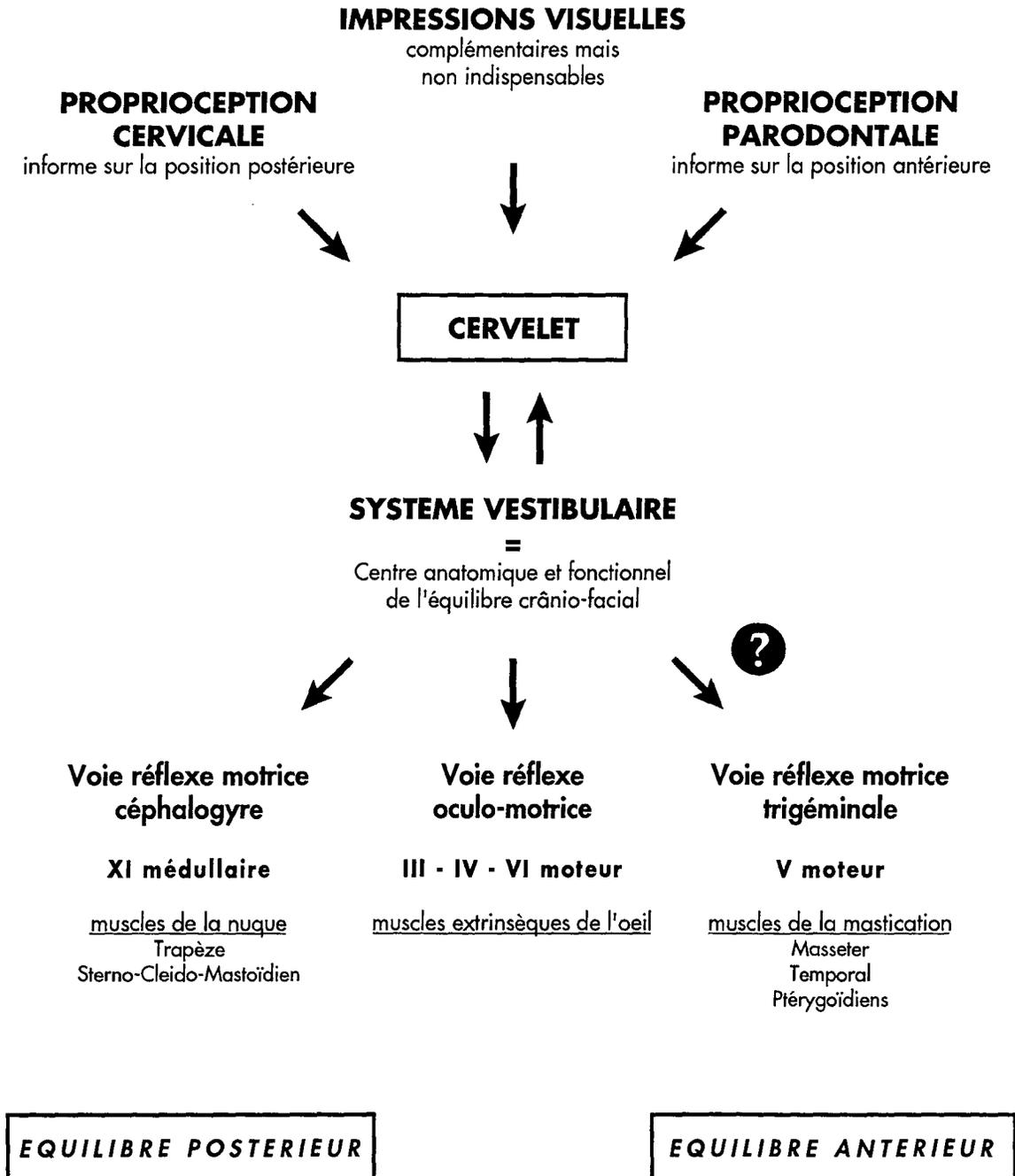
Le schéma de la planche 23 résume cette hypothèse.

Aussi nous poursuivons l'hypothèse de ELIAS et al. (27) et TAYLOR et al. (136); les rapports directs avec le cervelet seraient nécessaires pour apporter des valeurs de référence:

- le contact occlusal, déterminé par l'enregistrement d'une stimulation proprioceptive périodontale, pourrait donner la valeur "zéro de référence".
- la position de repos mandibulaire, tributaire de l'activité tonique des muscles de fermeture mandibulaire, aurait également une valeur de référence dépendante de la précédente et variable suivant l'individu.

Nous pouvons suggérer, en conclusion, que les afférences trigémino-cérébelleuses directes de premier ordre, identifiées dans la partie ventro-caudale du noyau mésencéphalique, pourraient jouer un rôle fonctionnel double:

- dans le contrôle de l'ajustement mandibulaire durant la mastication.
Il doit être précis et parfaitement adapté aux variations de volume et de consistance du bol alimentaire.
- dans le contrôle de la posture céphalique.
Ces afférences permettent une détection précise de l'orientation mandibulaire dans l'espace, en parfait équilibre avec le reste de la masse céphalique.





Cette hypothèse suscite et nécessite des investigations futures.
Elle peut être argumentée par une étude clinique de l'équilibre céphalique.

Chez l'homme, l'activité électromyographique des muscles temporal et digastrique est maximum quand le sujet est assis à la verticale dans un fauteuil dentaire, la tête dans le prolongement du corps.

Le tonus diminue si l'ensemble du tronc et de la tête est incliné à 45° vers l'arrière. Il est minimum si le sujet est allongé.

Par contre, le muscle ptérygoïdien latéral a une activité maximale quand la tête et le tronc font un angle de 45° avec la verticale et une activité minimale si le sujet est allongé (LUND et al. 82).

Les résultats de ces expériences auraient pu être différents si une inclinaison de la tête par rapport au tronc avait été autorisée car alors, l'activité des récepteurs nuquaux aurait été modifiée.

En effet, FUNAKOSHI et al. (31) ont montré chez le rat bilabyrinthectomisé, qu'après la conservation des seules afférences nuquales, la flexion dorsale de la tête entraîne une augmentation de l'activité des muscles temporal, masseter, et digastrique alors que la flexion ventrale inhibe l'activité électrique de ces mêmes muscles.

NORDH et al. (104) tout récemment, montrent chez l'homme par électromyographie, que le classique mouvement de flexion-extension de l'extrémité céphalique est en parfaite concordance avec les mouvements de fermeture-ouverture de la cavité buccale.

Ces études indiquent une activité musculaire parfaitement parallèle entre les systèmes mandibulaires et céphaliques, ce qui corrobore nos hypothèses fonctionnelles.

CONCLUSION



La proprioception trigéminal s'inscrit dans l'organisation de la motricité de toute la sphère oro-faciale. Elle en est le premier maillon.

- La plupart de ces informations est directement traitée au niveau central par le complexe mésencéphalique qui est physiologiquement unique par la présence de ses synapses, de ses jonctions intercellulaires et de ses projections directes sur le cervelet.

Ce complexe nucléaire mésencéphalique présente une organisation fonctionnelle particulière formées de "grappes cellulaires" d'origine les plus diverses.

Par contre, le complexe moteur trigéminal adjacent présente une myotomie des plus précises.

Il semblerait que le composant sensitif ait besoin de gérer simultanément toutes les informations périphériques pour analyser ses rapports avec l'environnement alors que le composant moteur soit obligé de dissocier fonctionnellement ses ordres moteurs dans l'élaboration de la voie finale commune.

- L'hodologie du système trigéminal a débuté avec les premières techniques, au début du siècle: techniques de GOLGI ou de dégénérescence.

La découverte de nouvelles techniques basées sur l'utilisation de traceurs vitaux a permis de développer considérablement les recherches dans ce domaine.

Nous sommes surpris de constater que les travaux anciens servent encore de référence aux études actuelles sur le même sujet.

L'originalité des travaux en hodologie ne réside pas dans l'anatomie descriptive car les cartographies cellulaires et nucléaires de l'encéphale sont déjà bien connues.

Par contre, les techniques modernes qui ne cessent d'évoluer nous permettent d'observer les réseaux neuronaux avec des "yeux nouveaux" et par conséquent des idées nouvelles.

Si l'hodologie est nécessaire à toute étude comportementale, électrophysiologique ou autres, le développement des techniques en biologie moléculaire vont lui permettre de prendre un nouvel essor et récupérer ainsi une première place au sein des neurosciences.

- Par notre travail, nous avons apporté une faible contribution à l'étude hodologique du système proprioceptif trigéminal.

Certaines questions restées en suspens ou de nouvelles questions suscitées au cours de l'analyse de nos résultats, nous poussent à poursuivre nos investigations.

Une étude plus approfondie en microscopie électronique, l'utilisation de techniques plus fonctionnelles immunohistochimiques ou enzymatiques comme le cytochrome oxidase ou le 2-Désoxyglucose devraient nous révéler des informations supplémentaires quant à la spécificité morphologique et fonctionnelle des différents noyaux impliqués dans le système manducateur.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES



- 1 ABRAHAMS V.C., DOWNEY E. D., KORI A.
The superior colliculus and head movement in the cat.
In : The head-neck sensory motor system / ed. par BERTHOZ A., VIDAL P.P.
et GRAF W.
New-york : Oxford University Press, 1992.-p. 289-291
- 2 ALLEY K.E
Morphogenesis of the trigeminal mesencephalic nucleus in the hamster :
cytogenesis and neuron death.
J. Embryol. Exp. Morph., 31, 1974, 99-121
- 3 ALSTERMARK B., PINTER M.J. et al.
Trigeminal excitation of dorsal neck motoneurons in the cat.
Exp. Brain. Res., 92, 1992, 183-193
- 4 ALVARADO-MALART M.R., BATINI C., BUISSET-DELMAS C. et al.
Trigeminal representations of the masticatory and extraocular proprioceptors
as revealed by horseradish peroxidase retrograde transport.
Exp. Brain Res., 23, 1975, 167-179
- 5 AMANO N., YOSHINO K., ANDOH S., KAWAGISHI S.
Representation of tooth pulp in the mesencephalic trigeminal nucleus and the
trigeminal ganglion in the cat, as revealed by retrogradely transported
horseradish peroxidase.
Neurosci. Lett., 82, 1987, 127-132
- 6 AZZENA G.B., DESOLE C., PALMIERI G.
Cerebellar projections of the masticatory and extraocular muscle
proprioception
Exp. Neurol., 27, 1970, 151-161
- 7 BAKER R., LLINAS R.
Electronic coupling between neurones in the rat mesencephalic nucleus.
J. Physiol., 212, 1971, 45-63
- 8 BENTIVOGLIO M., KUYPERS H.G.J.M. et al.
Two new fluorescent retrograde neuronal tracers which are transported over
long distance.
Neurosci. Lett., 18, 1980, 25-30
- 9 BERNTSON. G.G., TORELLO M.W.
The paleocerebellum and the integration of behavioral function.
Physiol. psychol., 10, 1982, 2-12

- 10 BRODAL A., SAUGSTAD L.F.
Retrograde cellular changes in the mesencephalic trigeminal nucleus in the cat following cerebellar lesions.
Acta Morph. Neerl. Scand., **6**, 1965, 147-159
- 11 BYERS M.R.
Sensory innervation of periodontal ligament of rat molars consists of unencapsulated Riffini-like mechanoreceptors and free nerve endings.
J. Comp. Neurol., **231**, 1985, 500-518
- 12 BYERS M.R., O'CONNOR T.A., MARTIN R.F., DONG W.K.
Mesencephalic trigeminal sensory neurons of cat : axon pathways and structure of mechanoreceptive endings in periodontal ligament.
J. Comp. Neurol., **250**, 1986, 181-191
- 13 CARD J.P., RILEY J.N., MOORE R.Y.
The motor trigeminal nucleus of the rat : analysis of neuronal structure and the synaptic organization of noradrenergic afferents.
J. Comp. Neurol., **250**, 1986, 469-484
- 14 CAPRA N.F., ANDERSON K.V., PRIDE J.B., JONES T.E.
Simultaneous demonstration of neuronal somata that innervate the tooth pulp and adjacent periodontal tissues, using two retrogradely transported anatomic markers.
Exp. Neurol., **86**, 1984, 165-170
- 15 CAPRA N.F., ANDERSON K.V., ATKINSON R.C.
Localization and morphometric analysis of masticatory muscle afferent neurons in the nucleus of the mesencephalic root of the trigeminal nerve in the cat.
Acta Anat., **122**, 1985, 115-125
- 16 CHAMBERS W.W., SPRAGUE J.M.
Functional localization in the cerebellum. I. Organization in longitudinal cortico-nuclear zones and their contribution to the control of posture, both extrapyramidal and pyramidal.
J. Comp. Neurol., **103**, 1955, 105-130
- 17 CONTRERAS R.J., GOMEZ M.M., NORGREN R.
Central origins of cranial parasympathetic neurons in the rat
J. Comp. neurol., **190**, 1980, 373-394
- 18 COPRAY J.C.V.M., TER HORST G.J., LIEM R.S.B., van WILLIGEN J.D.
Neurotransmitters and neuropeptides within the mesencephalic trigeminal nucleus of the rat : an immunohistochemical analysis.
Neuroscience, **37**, 1990, 399-411

- 19 COPRAY J.C.V.M., LIEM R.S.B., TER HORST G.J., van WILLIGEN J.D.
Dopaminergic afferents to the mesencephalic trigeminal nucleus of the rat : a light and electron microscope immunocytochemistry study.
Brain Res., **514**, 1990, 343-348
- 20 COPRAY J.C.V.M., LIEM R.S.B., van WILLIGEN J.D.
Morphological arrangement between astrocytes and trigeminal mesencephalic primary afferent neurons in the rat.
Exp. Brain Res., **83**, 1990, 215-218
- 21 CORBIN K.B., HARRISON F.
Function of the mesencephalic root of the fifth cranial nerve.
J. Neurophysiol., **3**, 1940, 423-435
- 22 DALE SMITH R., MARCARIAN H.Q., NIEMER W.T.
Direct projections from the masseteric nerve to the mesencephalic nucleus.
J. Comp. Neurol., **133**, 1968, 495-502
- 23 DARIAN-SMITH I., PHILLIPS G.
Secondary neurones within a trigeminocerebellar projection to the anterior lobe of the cerebellum in the cat.
J. Physiol. London, **170**, 1964, 53-68
- 24 DIETRICH E., HAINES D.E.
Do hypothalamo-cerebellar fibres terminate in all layers of the cerebellar cortex?
Anat. Embryol., **173**, 1985, 279-284
- 25 DONGA R., DUBUC R., KOLTA A., LUND J.P.
Evidence that the masticatory muscles receive a direct innervation from cell group K in the rabbit.
Neuroscience, **49**, 1992, 951-961
- 26 DUBNER R., SESSLE B.J., STOREY A.T.
The neural basis of oral and facial function.
New York : Plenum Press, 1978. - 484p.
- 27 ELIAS S.A., TAYLOR A.
Direct projections of jaw proprioceptor first-order afferents to the cerebellar cortex in the ferret.
J. Physiol. London, **353**, 1984, 42pp.
- 28 ELIAS S.A., TAYLOR A., SOMJEN G.
Direct and relayed projection of periodontal receptor afferents to the cerebellum in the ferret.
Proc. Roy. Soc. London. B **231**, 1987, p. 199-216

- 29 EHRMANN O., MANSOUR R., JACQUART G.
A micrometric and cytophotometric study of the simultaneous development of the cerebellar cortex and dental function in the rat during the early post natal period.
Archs. Oral Biol., **29**, 1984, 407-411
- 30 FACCIOLI G., LALATTA COSTERBOSA G., et al.
A scanning electron microscopic study of the mesencephalic trigeminal nucleus in duck and rabbit.
Archs. Ital. Biol., **123**, 1985, 43-62
- 31 FUNAKOSHI M. AMANO N.
Effects of the tonic neck reflex on the jaw muscles of the rat.
J. Dent. Res., **52**, 1973, 668-673
- 32 GONZALEZ A., MUNOZ M.
Central distribution of the efferent cells and the primary afferent fibers of the trigeminal nerve in *Pleurodeles Waltlii* (Amphibia, Urodela).
J. Comp. Neurol., **270**, 1988, 517-527
- 33 GONZALO-SANZ L.M., INSAUSTI R.
Fibers of trigeminal mesencephalic neurons in the maxillary nerve of the rat.
Neuroscience Letters, **16**, 1980, 137-141
- 34 GOODMAN D.C., SIMPSON J.T.
Functional localization in the cerebellum of the albino rat.
Exp. Neurol., **3**, 1961, 174-188
- 35 GOTTLIEB S., TAYLOR A., BOSLEY M.A.
The distribution of afferent neurones in the mesencephalic nucleus of the fifth nerve in the cat.
J. Comp. Neurol., **228**, 1984, 273-283
- 36 GRAHAM R.C., KARNOVSKY M.J.
The early stages of absorption of injected horseradish peroxidase in the proximal tubules of mouse kidney : ultrastructural cytochemistry by a new technique.
J. Histochem. Cytochem, **14**, 1966, 291-302
- 37 GREENE E.
Anatomy of the rat.
New York : Hafner Publishing Co., 1959
- 38 GREGG J.M., DIXON A.D.
Somatotopic organization of the trigeminal ganglion in the rat.
Archs. oral Biol., **18**, 1973, 487-498

- 39 HAYASHI H., TABATA T.
Physiological properties of sensory trigeminal neurons projecting to mesencephalic parabrachial area in the cat.
J. Neurophysiol., **61**, 1989, 1153-1160
- 40 HEBEL R., STROMBERG M.W.
Anatomy and embryology of the laboratory rat.
Günzburg : Ed. Biomed. Verlag, 1986, 271pp.
- 41 HINRICHSEN C.F.L., LARRAMENDI L.M.H.
Synapses and cluster formation of the mouse mesencephalic fifth nucleus.
Brain Res., **7**, 1968, 296-299
- 42 HINRICHSEN C.F.L., LARRAMENDI L.M.H.
Features of trigeminal mesencephalic nucleus structure and organization.
I. Light microscopy.
Am. J. Anat., **126**, 1969, 497-506
- 43 HINRICHSEN C.F.L., LARRAMENDI L.M.H.
The trigeminal mesencephalic nucleus. II. Electron microscopy.
Am. J. Anat., **127**, 1970, 303-320
- 44 HISCOCK J., STRAZNICKY C.
Peripheral and central terminations of axons of the mesencephalic trigeminal neurons in *XENOPUS*.
Neurosci. Lett., **32**, 1982, 235-240
- 45 HISCOCK J., STRAZNICKY C.
The formation of axonal projections of the mesencephalic trigeminal neurons in chick embryos.
J. Embryol. Exp. Morph., **93**, 1986, 281-290
- 46 HUERTA M.F., FRANKFURTER A., HARTING J.K.
Studies of the principal sensory and spinal trigeminal nuclei of the rat : projections to the superior colliculus, inferior olive and cerebellum.
J. Comp. Neurol., **220**, 1983, 147-167
- 47 IKEDA M.
Projections from the spinal and the principal sensory nuclei of the trigeminal nerve to the cerebellar cortex in the cat, as studied by retrograde transport of horseradish peroxidase.
J. Comp. Neurol., **184**, 1979, 567-581
- 48 INAGAKI N., YAMATODANI A., SHINODA K. et al.
The histaminergic innervation of the mesencephalic nucleus of the trigeminal nerve in rat brain: a light and electron microscopical study.
Brain Res., **418**, 1987, 388-391

- 49 ITO M.
The cerebellum and neural control.
New York : Raven Press, 1984. - 580 p.
- 50 JACQUART G., MAHLER P., KACHANI-MANSOUR R.
Growth of trigemino-cerebellar areas in infant rat studied by micrometric and cytophotometric methods.
Archs. Oral Biol., **31**, 1986, 573-576
- 51 JACQUART G., MAHLER P., STRAZIELLE C.
Effects of cerebellectomy on food intake, growth, and fecal lipid level in the rat.
Nutritional Reports International, **39**, 1989, 879-888
- 52 JACQUART G., STRAZIELLE C.
Mise en évidence d'afférences trigémino-cérébelleuses primaires par la méthode du double marquage rétrograde fluorescent chez le rat.
Bull. Ass. Anat., **74**, 1990, 9-13
- 53 JACQUIN M.F., SEMBA K., RHOADES R.W., EGGER M.D.
Trigeminal primary afferents project bilaterally to dorsal horn and ipsilaterally to cerebellum reticular formation, and cuneate, solitary, supratrigeminal and vagal nuclei.
Brain Res., **246**, 1982, 285-291
- 54 JACQUIN M.F., SEMBA K., EGGER M.D., RHOADES R.W.
Organization of HRP labelled trigeminal mandibular primary afferent neurons in the rat.
J. Comp. Neurol., **215**, 1983, 397-420
- 55 JACQUIN M.F., RHOADES R.W., ENFIEJIAN H.L., EGGER M.D.
Organization and morphology of masticatory neurons in the rat: a retrograde HRP study
J. Comp. Neurol., **218**, 1983, 239-256
- 56 JERGE C.R.
Organization and function of the trigeminal mesencephalic nucleus.
J. Neurophysiol., **26**, 1963, 379-392
- 57 JERGE C.R.
The function of the nucleus supratrigeminal.
J. Neurophysiol., **26**, 1963, 393-402
- 58 JONES B.E., YANG T.-Z.
The efferent projections from the reticular formation and the locus coeruleus studied by anterograde and retrograde axonal transport in the rat.
J. Comp. Neurol., **242**, 1985, 56-92

- 59 JUCH P.J.W., ROKX J.T.M.
Efferent projections of the parvocellular reticular nucleus to the mesencephalic trigeminal nucleus in rat.
Brain Res., **462**, 1988, 185-189
- 60 KARAMANLIDIS A.
Trigemino-cerebellar fiber connections in the goat studied by means of the retrograde cell degeneration method.
J. Comp. Neurol., **133**, 1968, 71-88
- 61 KAWAMURA Y., KATO I., MIYOSHI K.
Fonctional anatomy of the lateral pterygoid muscle in the cat.
J. Dent. Res., **47**, 1968, 1142-1148
- 62 KELLER J.T., SAUNDERS M.C., ONGKIKO C.M. et al.
Identification of motoneurons innervating the tensor tympani and tensor veli palatini muscles in the cat.
Brain Res., **270**, 1983, 209-215
- 63 KIDOKORO Y., KUBOTA K., SHUTO S. et al.
Possible interneurons responsible for reflex inhibition of motoneurons of jaw-closing muscles, from the inferior dental nerve.
J. Neurophysiol., **31**, 1968, 709-716
- 64 KOLTA A., DUBUC R., LUND J.P.
An immunocytochemical and autoradiographic investigation of the serotonergic innervation of trigeminal mesencephalic and motor nuclei in the rabbit.
Neuroscience, **53**, 1993, 1113-1126
- 65 KONINGSMARK B.W.
Methods for the counting of neurons.
In: Contemporary research methods in neuroanatomy / ed. Nauta Ebbesson.
New York: Springer, 1970.- p. 315-340.
- 66 KUBOTA K., MASEGI T., OSANAI K.
Muscle spindle in masticatory muscle and its trigeminal mesencephalic nucleus.
Bull. Tokyo Med. Dent. Univ., **21 Suppl.**, 1974, 3-6
- 67 KUBOTA K., KOMATSU S. et al.
Muscle spindle supply to the bovine jaw muscles.
Anat. Rec., **197**, 1980, 413-422

- 68 KUBOTA K., MASEGI T. et al.
Comparative histological studies of the proprioceptive innervation of masticatory muscles involved in mammalian jaw movements.
In: KUBOTA K., NAKAMURA Y.
Jaw position and jaw movement / ed. par SCHUMACHER G.H..
Berlin: VEB Verlag Volk und Gesundheit, 1980. - p. 136-149.
- 69 KUYPERS H.G.J.M., BENTIVOGLIO et al.
Double retrograde neuronal labelling through divergent axon collaterals, using two fluorescent tracers with the same excitation wavelength which label different features of the cell.
Exp. Brain Res., **40**, 1980, 383-392
- 70 LAGET P.
Cervelet, mésencéphale et diencephale.
In : Eléments de Neuro-anatomie fonctionnelle. tome 4.
Paris : Masson, 1973. - 242 pp.
- 71 LALONDE R., BOTEZ M.I.
The cerebellum and learning processes in animals.
Brain Res. Rev., **15**, 1990, 325-337
- 72 LARSELL O.
The morphogenesis and adult pattern of the lobules and fissures of the cerebellum of the white rat.
J. Comp. Neurol., **97**, 1952, 281-356
- 73 LEWIS S.S., STRAZNICKY C.
The time of origin of the mesencephalic trigeminal nucleus in *Xenopus*.
J. Comp. Neurol., **183**, 1979, 633-646
- 74 LIEM R.S.B., COPRAY J.C.V.M., van WILLIGEN J.D.
Ultrastructure of the rat mesencephalic trigeminal nucleus.
Acta Anat., **140**, 1991, 112-119
- 75 LIEM R.S.B., COPRAY J.C.V.M., van WILLIGEN J.D.
Distribution of synaptic boutons in the mesencephalic trigeminal nucleus of the rat : a quantitative electron-microscopical study.
Acta Anat., **143**, 1992, 74-78
- 76 LIEM R.S.B., COPRAY J.C.V.M., van WILLIGEN J.D.
Serotonin-immunoreactive terminals in the mesencephalic trigeminal nucleus of the rat : an electron microscopic immunocytochemical study.
Acta Anat., **148**, 1993, 34-41

- 77 LIMWONGSE V. et De SANTIS M.
Cell body locations and axonal pathways of neurons innervating muscles of mastication in the rat.
Am. J. Anat., **149**, 1977, 477-488
- 78 LINDEN R.W.A.
Properties of intraoral mechanoreceptors represented in the mesencephalic nucleus of the fifth nerve in the cat.
J. Physiol., **279**, 1978, 395-408
- 79 LINDEN R.W.A., SCOTT B.J.J.
Distribution of mesencephalic nucleus and trigeminal ganglion mechanoreceptors in the periodontal ligament of the cat.
J. Physiol., **410**, 1989, 35-44
- 80 LISANDER B., MARTNER J.
Integrated somatomotor, cardiovascular and gastrointestinal adjustments induced from the cerebellar fastigial nucleus.
Acta physiol. scand., **94**, 1975, 358-367
- 81 LLEWELLYN-SMITH J.J., PILOWSKY P., MINSON J.B.
Retrograde tracers for light and electron microscopy in experimental neuroanatomy. A practical approach. / ed. by H.J.P. BOLAM.
Oxford : IRL Press at Oxford University Press, 1992, 273 pp.
- 82 LUND P., NISHIYAMA T., MOLLER E.
Postural activity in the muscles of mastication with the subject upright, inclined, and supine.
Scand. J. Dent. Res., **78**, 1970, 417-424
- 83 LUO P.F., WANG B.R., PENG Z.Z., LI J.S.
Morphological characteristics and terminating patterns of masseteric neurons of the mesencephalic trigeminal nucleus in the rat : an intracellular horseradish peroxidase labeling study.
J. Comp. Neurol., **303**, 1991, 286-299
- 84 MAC DONNEL M.F., FLYNN J.P.
Control of sensory fields by stimulation of hypothalamus.
Science, **152**, 1966, 1406-1408
- 85 MAHLER P., GUASTAVINO J.M., JACQUART G., STRAZIELLE C.
An unexpected role of the cerebellum : involvement in nutritional organization.
Physiol. Behav., **54**, 1993, 1063-1067

- 86 MANNI E., PALMIERI G., MARINI R. et al.
Trigeminal influences on extensor muscles of the neck.
Exp. Neurol., **47**, 1975, 330
- 87 MANNI E., BORTOLAMI R., PASSATORE M. et al.
Vagal and reticular influence on the first-order proprioceptive neurons of the mesencephalic trigeminal nucleus in birds.
Archs. Ital. Biol., **116**, 1978, 25-42
- 88 MANNI E., LUCCHI M.L., FILIPPI G.M., BORTOLAMI R.
Area postrema and the mesencephalic trigeminal nucleus.
Exp. Neurol., **77**, 1982, 39-55
- 89 MARFURT C.F.
The central projections of trigeminal primary afferent neurons in the cat as determined by the transganglionic transport of horseradish peroxidase.
J. Comp. Neurol., **203**, 1981, 785-798
- 90 MARFURT C.F., RAJCHERT D.M.
Trigeminal primary afferent projections to "non-trigeminal" areas of the rat central nervous system.
J. Comp. Neurol., **303**, 1991, 489-511
- 91 MATESZ C.
Peripheral and central distribution of fibres of the mesencephalic trigeminal root in the rat.
Neurosci. Lett., **27**, 1981, 13-17
- 92 MATSUDA K., NEMURA M., KUME M. et al.
Topographical representation of masticatory muscles in the motor trigeminal nucleus in the rabbit : a HRP study.
Neurosci. Lett., **8**, 1978, 1-4
- 93 MATTHEWS P. B. C.
Mammalian muscle receptors and their central actions.
London : Arnold, 1972. - 630 pp.
- 94 MEESEN H., OLSZEWSKI J.
A cytoarchitectonic atlas of the rhombencephalon of the rabbit.
Basel : S.Karger, 1949.
- 95 MESULAM M.M.
Tetramethylbenzidine for horseradish peroxidase neurohistochemistry : a non carcinogenic blue reaction product with superior sensitivity for visualizing neural afferents and efferents.
J. Histochem Cytochem, **26**, 1978, 106-107

- 96 MESULAM M.M., HEGARTY E., BARBAS H. et al.
Additional factors influencing sensitivity in the tetramethylbenzidine method for horseradish peroxidase neurohistochemistry.
J. Histochem Cytochem, **28**, 1980, 1255-1259
- 97 MIZUNO N., KONISHI A., SATO M.
Localization of masticatory motoneurons in the cat and rat by means of retrograde axonal transport of horseradish peroxidase.
J. Comp. Neurol., **164**, 1975, 105-116
- 98 MOGOSEANU D., SMITH A.D., BOLAM J.P.
Monosynaptic innervation of trigeminal motor neurons involved in mastication by neurones of the parvocellular reticular formation.
J. Comp. Neurol., **336**, 1993, 53-65
- 99 NAGY J.I., BUSS M., DADDONA P.E.
On the innervation of the trigeminal mesencephalic primary afferent neurons by adenosine deaminase-containing projections from the hypothalamus in the rat.
Neuroscience, **17**, 1986, 141-156
- 100 NARAYANAN C.H., NARAYANAN Y.
Determination of the embryonic origin of the mesencephalic nucleus of the trigeminal nerve in birds.
J. Embryol. Exp. Morph., **43**, 1978, 85-105
- 101 NIEUWENHUYIS R., VOOGD J., van HUIJZEN C.
Cerebellum
In : The human central nervous system. A synopsis and atlas. - 3e ed.
Heidelberg : Springer Verlag, 1988, p. 221-236.
- 102 NOMURA S., KONISHI A., ITOH K. et al.
Multipolar neurons and axodendritic synapses in the mesencephalic trigeminal nucleus of the cat.
Neurosci. Lett., **55**, 1985, 337-342
- 103 NOMURA S., MIZUNO N.
Differential distribution of cell bodies and central axons of mesencephalic trigeminal nucleus neurons supplying the jaw-closing muscles and periodontal tissue : a transganglionic tracer study in the cat.
Brain Res., **359**, 1985, 311-319

- 104 NORDH E., ERIKSSON P.O., ZAFAR H., AL-FALAHE N.
 Concomitant mandibular and head/ neck movements during natural jaw opening/closing indicates parallel neuromuscular activation jaw and head/neck systems.
 European Neuroscience Association.
 Madrid : 16 th Meeting, 1993 . - 1083
- 105 NOZAKI S., IRIKI A., NAKAMURA Y.
 Trigeminal mesencephalic neurons innervating functionally identified muscle spindles and involved in the monosynaptic stretch reflex of the lateral pterygoid muscle of the guinea pig.
 J. Comp. Neurol., **236**, 1985, 106-120
- 106 OHTA M., MORIYAMA Y.
 Supratrigeminal neurons mediate the shortest, disynaptic pathway from the central amygdaloid nucleus to the contralateral trigeminal motoneurons in the rat.
 Comp. Biochem. Physiol., **83 A**, 1986, 633-641
- 107 PANNESE E.
 Temporary junctions between neuroblasts in the developing spinal ganglia of the domestic fowl.
 J. Ultrastruct. Res., **21**, 1968, 233-250
- 108 PATRICK G.W., HAINES D.E.
 Cerebellar afferents to paramedian lobules from the trigeminal complex in *Tupaia glis*. A horseradish peroxidase study.
 J. Morphol., **172**, 1982, 209-222
- 109 PAXINOS G., WATSON C.
 The rat brain in stereotaxic coordinates.- 2e ed.
 Sydney : Academic Press, 1986.
- 110 PEARSON J.C., GARFUNKEL D.A.
 Evidence for thalamic projections from external cuneate nucleus, cell groups Z and X, and the mesencephalic nucleus of the trigeminal nerve in squirrel monkey.
 Neurosci. Lett., **41**, 1983, 41-47
- 111 PELLEGRINO L.J., PELLEGRINO A.S., CUSHMAN A.J.
 A stereotaxic atlas of the rat brain.- 2e ed.
 New-York : Plenum Press, 1979.
- 112 PETROSINI L. TROIANI D.
 Vestibular compensation after hemilabyrinthectomy: effects of trigeminal neurotomy.
 Physiol. Behav., **22**, 1979, 133-137

- 113 PETROSINI L., TROIANI D., ZANNONI B.
Trigeminal stimulation modulates vestibular unitary activity.
Experientia, **38**, 1982, 363-365
- 114 PIATT J.
Origin of the mesencephalic V root cells in *Amblyostoma*.
J. Comp. Neurol., **82**, 1945, 35-53
- 115 PORTER J.D.
Brainstem terminations of extraocular muscle primary afferent neurons in the monkey.
J. Comp. Neurol., **247**, 1986, 133-143
- 116 RAAPPANA P., ARVIDSSON J.
Location, morphology and central projections of mesencephalic trigeminal neurons innervating rat masticatory muscles studied by axonal transport of cholera toxin B subunit-horseradish peroxidase.
J. Comp. Neurol., **328**, 1993, 103-114
- 117 RAKHAWY M.T., SHEHATA S.H., BADAWY Z.H.
The proprioceptive innervation of the lateral pterygoid muscle in man and some other mammals.
Acta anat., **79**, 1971, 581-598
- 118 RAKHAWY M.T., SHEHATA S.H., BADAWY Z.H.
Experimental and histological study of the mesencephalic nucleus of the fifth cranial nerve and its relation to the muscles of mastication in the rat.
Acta Anat., **81**, 1972, 586-601
- 119 ROKX J.T.M., JUCH P.J.W., van WILLIGEN J.D.
Arrangement and connections of mesencephalic trigeminal neurons in the rat.
Acta Anat., **127**, 1986, 7-15
- 120 ROKX J.T.M., van WILLIGEN J.D., JUCH P.J.W.
Bilateral brainstem connections of the rat supratrigeminal region.
Acta Anat., **127**, 1986, 16-21
- 121 ROKX J.T.M., LUITEN P.G.M., van WILLIGEN J.D.
Afferent projections to the mesencephalic trigeminal nucleus in the rat. Anterograde tracing with *PHASEOLUS VULGARIS* Leucoagglutinin.
Acta Anat., **132**, 1988, 260-264
- 122 ROKX J.T.M., van WILLIGEN J.D.
Organization of neuronal clusters in the mesencephalic trigeminal nucleus of the rat : fluorescent tracing of temporalis and masseteric primary afferents.
Neurosci. Lett., **86**, 1988, 21-26

- 123 RUGGIERO D.A., ROSS C.A. et al.
Reevaluation of projections from the mesencephalic trigeminal nucleus to the medulla and spinal cord : new projections. A combined retrograde and anterograde horseradish peroxidase study.
J. Comp. Neurol., **206**, 1982, 278-292
- 124 RYU K., WATANABE K., KAWANA E.
The mesencephalic root fibers of the trigeminal nerve in the dog.
Acta Anat., **116**, 1983, 26-36
- 125 SAIGAL R.P., KARAMANLIDIS A.N. et al.
Secondary trigeminocerebellar projections in sheep studied with the horseradish peroxidase tracing method.
J. Comp. Neurol., **189**, 1980, 537-553
- 126 SASAMOTO K.
Motor nuclear representation of masticatory muscles in the rat.
Jap. J. Physiol., **29**, 1979, 739-747
- 127 SCHWARZ D.W.F., TOMLINSON R.D.
Neuronal responses to eye muscle stretch in cerebellar lobule VI of the cat.
Exp. Brain Res., **27**, 1977, 101-111
- 128 SESSLE B.J.
Identification of alpha and gamma trigeminal motoneurons and effects of stimulation of amygdala, cerebellum and cerebral cortex
Exp. Neurol., **54**, 1977, 303-322
- 129 SHIGENAGA Y., MITSUHIRO Y., YOSHIDA A. et al.
Morphology of single mesencephalic trigeminal neurons innervating masseter muscle of the cat.
Brain Res., **445**, 1988, 392-399
- 130 SHIGENAGA Y., YOSHIDA A., MITSUHIRO Y.
Morphology of single mesencephalic trigeminal neurons innervating periodontal ligament of the cat.
Brain Res., **448**, 1988, 331-338
- 131 SHOJAEIAN H., DELHAYE-BOUCHAUD N., MARIANI J.
Decreased number of cells in the inferior olivary nucleus of the developing staggerer mouse.
Develop. Brain Res., **21**, 1985, 141-146
- 132 SOMANA R., KOTCHABHAKDI N., WALBERG F.
Cerebellar afferents from the trigeminal sensory nuclei in the cat.
Exp. Brain Res., **38**, 1980, 57-64

- 133 STRAZIELLE C., JACQUART G., MAHLER P.
Localization of the trigemino-cerebellar afferents in the rat.
Proc. of Europ. Soc. Oral. Physiol., 3, 1987, 57-65
- 134 STRAZIELLE C., JACQUART G., MAHLER P., MEYER C. et al.
Anatomical arguments for a functional participation of the trigeminal system
in the control of head-neck posture.
In : Information processing underlying gaze control / ed. par Delgado-Garcia et
al.
Oxford : Elsevier Science, 1994. - p. 291-298.
- 135 SZEKELY G., MATESZ C.
The accessory motor nuclei of the trigeminal, facial and abducens nerves in
the rat.
J. Comp. Neurol., 210, 1982, 258-264
- 136 TAYLOR A., ELIAS S.A.
Interaction of periodontal and jaw elevator spindle afferents in the
cerebellum- sensory calibration.
Brain Behav. Evol., 25, 1984, 157-165
- 137 TOLU E., PUGLIATTI M.
The vestibular system modulates masseter muscle activity.
J. Vest. Res., 3, 1993, 163-171
- 138 TORVIK A.
Afferent connections to the sensory trigeminal nuclei, the nucleus of the
solitary tract and adjacent structures.
J. Comp. Neurol., 106, 1956, 51-141
- 139 TRAVERS J.B.
Organization and projections of the orofacial motor nuclei.
In : the rat nervous system. II : Hindbrain and spinal cord./ ed. by G. Paxinos.
North Ryde : Academic Press Australia, 1985, p. 111-128.
- 140 TROIANI D., PETROSINI L.
Neuronal activity in the vestibular nuclei after trigeminal stimulation.
Exp. Neurol., 72, 1981, 12-24
- 141 TSAI T.C., WU C.H., WEN C.Y., SHIEH J.Y.
Studies of the motoneurons following the injection of horseradish peroxidase
into the peripheral branches of the facial nerve in rats.
Acta Anat., 148, 1993, 42-48

- 142 WALBERG F.
On the morphology of the mesencephalic trigeminal cells. New data based on tracer studies.
Brain Res., 322, 1984, 119-123
- 143 WALBERG F., DIETRICH E., NORDBY T.
The medullary projection from the mesencephalic trigeminal nucleus. An experimental study with comments on the intrinsic trigeminal connections.
Exp. Brain Res., 56, 1984, 377-383
- 144 WATSON C.R.R., SWITZER R.C.
Trigeminal projection to cerebellar tactile areas in the rat. Origin mainly from N. interpolaris and N. principalis.
Neurosci. Lett., 10, 1978, 77-82
- 145 WOODBURN R.T.
A phylogenetic consideration of the primary and secondary centres and connections of the trigeminal complex in a series of vertebrates.
J. Comp. Neurol., 65, 1936, 403-501
- 146 YEO C. H., HARDIMAN M.J.
Cerebellar cortex and eyeblink conditioning : a reexamination.
Exp. Brain Res., 1992
- 147 YOSHINO K., ANDOH S., KAWAGISHI S.
Innervation of the tooth pulp by the mesencephalic trigeminal nucleus in the cat: a retrograde horseradish peroxidase study.
Brain Res., 503, 1989, 152-155

**TABLES DES MATIERES
ET DES
DOCUMENTS ICONOGRAPHIQUES**

Introduction

2

Partie 1

La proprioception de la sphère oro- faciale

1- Introduction	6
1-1- La proprioception trigéminal	6
1-1-1- Les récepteurs	7
1-1-2- Les voies afférentes	8
1-2- Le noyau mésencéphalique du trijumeau	9
2- Matériel et méthodes	16
2-1- Le rat: sphère oro-faciale et son innervation	16
2-2- Expérimentation 1	20
2-2-1- Principe de la technique	20
2-2-2- Matériel biologique	21
2-2-3- Méthodes	22
• Technique chirurgicale	22
• Traitement des tissus	26
• Observation des tissus	26
• Méthode quantimétrique	27
2-3- Expérimentation 2	27
2-3-1- Matériel biologique	27
2-3-2- Méthodes	27
• Etude en microscopie photonique	27
• Etude en microscopie électronique	28
3- Résultats et analyse	30
3-1- Etude topographique	30
3-1-1- La coloration de NISSL	30
• Le noyau mésencéphalique	30
• Le noyau moteur du trijumeau	31
• Le noyau moteur du facial	31

3-1-2- Le marquage des nerfs à l'HRP	36
• Le nerf massétérique	36
• La racine motrice	36
• Le nerf auriculo-temporal	37
• Le nerf ptérygoïdien médial	38
• Le nerf mylo-hyoïdien	38
• Le nerf alvéolaire inférieur	39
• Le tronc alvéolaire inférieur	39
• Le nerf lingual	40
• La racine sensitive	40
• Le nerf mandibulaire	40
• Le groupe témoin	40
3-2- Organisation architectonique	55
3-2-1- Le noyau moteur du trijumeau	55
• La portion dorso-latérale du noyau	55
• La portion ventro-médiane du noyau	60
• Le noyau accessoire du trijumeau	61
3-2-2- Le noyau mésencéphalique du trijumeau	62
• Etude des coupes marquées à l'HRP	62
• Etude des coupes semi-fines et ultra-fines	68
4- Discussion	75
4-1- Fiabilité de la technique	75
4-2- Distribution fibrillaire du nerf trijumeau	76
4-3- Distribution cellulaire centrale	76
4-3-1- Le noyau moteur du trijumeau	77
4-3-2- La formation réticulée parvocellulaire	80
4-3-3- Le noyau mésencéphalique du trijumeau	81
• L'organisation neuronale	81
• La morphologie cellulaire	82
• L'approche ultra-structurale des cellules mésencéphaliques	86
• L'analyse quantitative et topographique	87
• L'abord fonctionnel	91
4-4- Conclusion	91

Partie 2

Le trijumeau et ses rapports avec le cervelet

1- Introduction	95
1-1- Le cervelet	95
1-1-1- Sa structure	96
1-1-2- Ses connexions	96
• Les afférences	96
• Les efférences	100
1-1-3- Ses fonctions	100
1-2- Les rapports trigémino-cérébelleux	102
1-2-1- La fonction masticatrice	102
1-2-2- Les afférences trigémino-cérébelleuses de second ordre	102
1-2-3- Les afférences de premier ordre	103
2-Matériels et méthodes	105
2-1-Principes de la technique	105
2-2-Matériel biologique	106
2-3-Méthodes	107
• Technique chirurgicale	107
• Prélèvement et traitement des tissus	109
• Observation des tissus	111
3-Résultats et analyse	112
3-1-Critique de la technique	112
3-2-Marquages fluorescents	112
• Injection de NY au niveau de l'hémi-cervelet droit	112
• Injection de GB au niveau du tronc mandibulaire	114
• Double injection	114
3-3-Analyse des résultats	123
4-Discussion	125

Partie 3

**La proprioception trigéminal et son intégration
dans le système de contrôle de la sphère oro-faciale**

1- La systématisation de la proprioception faciale	131
2- Le complexe nucléaire proprioceptif	131
3- Le noyau mésencéphalique et son rôle dans la sensori-motricité oro-faciale	133
4- Le système trigéminal et son rôle dans la sensori-motricité crânio-faciale	135
5- Conclusion	141

Conclusion	146
-------------------	-----

Références bibliographiques	149
------------------------------------	-----

Iconographie

• Planche 1	Le noyau mésencéphalique du trijumeau et ses connections	13
• Planche 2	Anatomie du rat. Muscles de la région tête et cou. - Légendes - Schémas-	17 18
• Planche 3	Anatomie du rat. Innervation sensori-motrice de la région oro-faciale.	19
• Planche 4	Dissection de la tête du rat. Voie d'abord chirurgicale du nerf mandibulaire et de ses branches. - Légendes - Photos (A à E)	24 25
• Planche 5	Organisation topographique du noyau mésencéphalique du trijumeau - Légendes - Photos (A et B)	32 33
• Planche 6	Organisation spatiale du complexe moteur du trijumeau - Légendes - Schémas (A à C)	34 35
• Planche 7	Marquages cellulaires centraux après application d'HRP sur les différentes branches nerveuses du nerf mandibulaire (V ₃). - Légendes - Figure 1 : nerf massétérique - Figure 2 : racine motrice - Figure 3 : nerf auriculo-temporal - Figure 4 : nerf ptérygoïdien médial - Figure 5 : nerf mylo-hyoïdien - Figure 6 : nerf alvéolaire inférieur - Figure 7 : nerf lingual	41 42 43 44 45 46 47 48

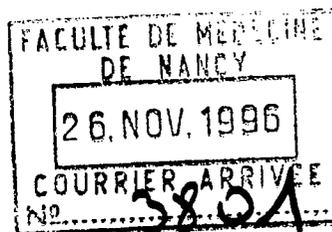
	- Figure 8 : racine sensitive	49
	- Figure 9 : nerf mandibulaire	50
• Planche 8	Détails de certains marquages cellulaires du tronc cérébral après application de cristaux d'HRP sur les différentes branches nerveuses du nerf mandibulaire.	
	- Légendes	51
	- Photos (1 à 8)	52
• Planche 9	Détails de la configuration cellulaire du complexe sensitivo-moteur trigéminal après application de cristaux d'HRP sur les différentes branches nerveuses du nerf mandibulaire	
	- Légendes	53
	- Photos (1 à)	54
• Planche 10	Le noyau moteur du trijumeau et son organisation	
	- Présentation	56
	- Tableau A (Topographie des populations des motoneurones)	57
	- Tableau B (Organisation architectonique des populations des motoneurones)	58
• Planche 11	Le noyau mésencéphalique du trijumeau et son organisation	
	- Présentation	63
	- Tableau A (configuration cellulaire)	64
	- Tableau B (quantimétrie cellulaire)	65
	- Tableau C (quantimétrie cellulaire)	66
• Planche 12	Le noyau mésencéphalique du trijumeau : étude cytologique en microscopie photonique	
	- Légendes	70
	- Photos (A à F)	71
• Planche 13	Morphologie ultrastructurale des cellules du noyau mésencéphalique du trijumeau	
	- Légendes	72
	- Photos (A à C)	73
	- Photos (D et E)	74

• Planche 14	Morphologie du cervelet - Schémas (A à C)	97
• Planche 15	Organisation des faisceaux afférents et efférents du cervelet - Tableaux (A et B)	98
• Planche 16	Le cervelet et ses connexions (schéma)	99
• Planche 17	Marquages trigéminaux après injections centrale et périphérique des fluorochromes Nuclear Yellow et Granular Blue (tableau)	110
• Planche 18	Marquages fluorescents après injections de Nuclear Yellow dans l'hémi-cervelet droit et de Granular Blue dans le nerf mandibulaire (V ₃) - Légendes	115
	- Structures nucléaires du tronc cérébral Schéma A : coupes sagittales sériées	116
	Schéma B : coupes frontales sériées	117
	- Structures trigéminales Schéma C: coupes sagittales sériées	118
	Schéma D: coupes frontales sériées	119
• Planche 19	Marquages cellulaires des structures nucléaires trigéminales du tronc cérébral après injection double de GB et NY respectivement dans le nerf mandibulaire et le cervelet - Légendes	120
	- Photos (A à C)	121
	- Photos (D à E)	122
• Planche 20	Schéma synthétique des afférences trigémino- cérébelleuses	132
• Planche 21	Organisation segmentaire des afférences proprioceptives crânio-faciales	139

- **Planche 22** Organisation des afférences crânio-faciales impliquées dans les réflexes oculo-céphalogyre et manducateur 140

- **Planche 23** Schéma hypothétique de l'organisation fonctionnelle de la posture céphalique 143





Nom : STRAZIELLE

Prénom : Catherine

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ HENRI POINCARÉ, NANCY 1

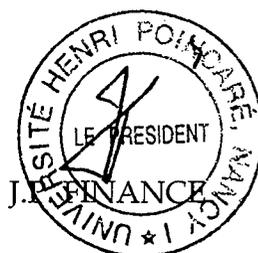
en BIOLOGIE ET SANTÉ

Spécialité : NEUROSCIENCES

VU, APPROUVÉ ET PERMIS D'IMPRIMER

Nancy, le 26 NOV 1996 UHP 114

Le Président de l'Université



MARC ET FILS - 21, rue des Carmes - NANCY -TEL: 83.35.29.36.

STRAZIELLE - CATHERINE

DOCTORAT DE L'UNIVERSITE HENRI POINCARÉ, NANCY 1 - ANNEE 1996

SUJET DE LA THESE : Etude Neuroanatomique de voies et sites trigéminaux et non trigéminaux impliqués dans le système manducateur à l'aide de marqueurs vitaux en fluorescence et histochimie chez le rat.

MOTS CLES : Neuroanatomie - Physiologie - Nerf Trijumeau - Mastication - Système Stomatognathique - Histologie - Rat

RESUME

La proprioception trigéminale s'inscrit dans l'organisation de la motricité de l'appareil manducateur.

Le marquage des différentes branches du nerf mandibulaire (V3), au moyen de la peroxidase de raifort (HRP), a permis d'étudier l'organisation topographique et fonctionnelle des différentes populations neuronales des noyaux mésencéphalique et moteur du trijumeau.

Concernant le noyau moteur, outre le marquage déjà décrit par les auteurs, les résultats ont montré l'existence de neurones colorés dans la portion la plus rostrale du noyau intertrigéminal, également décrit chez le lapin comme le groupe des cellules K.

Dans le noyau mésencéphalique, 90% des neurones sont de nature proprioceptive. Les neurones restants, situés dans la partie caudale du noyau sont de nature extéroceptive.

L'utilisation de la technique de double coloration en fluorescence, à l'aide des marqueurs Nuclear Yellow (NY) et Granular Blue (GB) injectés respectivement dans l'hémicervelet et dans le nerf mandibulaire homolatéral, a prouvé l'existence de fibres afférentes directes de premier ordre trigémino-cérébelleuses dont les corps cellulaires sont situés dans la partie caudale de ce noyau mésencéphalique. De nature périodontale, ces fibres seraient impliquées dans le contrôle statique et dynamique de l'appareil manducateur.

Dans la dernière partie du travail, une synthèse hodologique du système segmentaire crânio-facial permet, en apport avec les résultats obtenus, d'étayer les hypothèses concernant l'organisation fonctionnelle du système trigéminal mandibulaire et son intégration au sein de l'équilibre dynamique de la sphère crânio-faciale.

JURY Pr. J. ROLAND, Président
Pr. R. LALONDE, Rapporteur
Dr. J. MARIANI, Rapporteur
Pr. P. MAHLER, Directeur de thèse
Pr. J.P. LOUIS, Examineur
Dr. C. YEO, Examineur