

Papéis Avulsos de Zoologia

PAPÉIS AVULSOS ZOOL., S. PAULO, 27 (1): 1-25, 1 pl.

12.VI.1973

ETUDE BIOMÉCANIQUE DU MOUVEMENT DE FERMETURE DE LA MANDIBULE CHEZ *OPHISAURUS APODUS* (SAURIA, ANGUIDAE)

N. M. B. GOMES¹

J. P. GASC²

ABSTRACT

In order to study the biomechanics of the head of Ophisaurus apodus heads of freshly killed animals were dissected and x-rayed, and skulls examined.

We studied initially "free" adduction of the lower jaw, against no resistance but its own weight. Four positions were analyzed: maximum aperture, complete closure and two intermediate positions. X rays were taken of each position, both in sagittal and lateral norm. The skull segments were translated into mechanical axes and the muscles into force vectors. With basis on these analyses we discuss the probable role of the trigeminal musculature in jaw closure movements. Muscular contraction pulls back the lower end of the quadrate, which permits the pterygoid to slide back; at the same time the jugal moves upward and has its lower end tilted forward. The snout then rotates downward.

INTRODUCTION

Les travaux d'Anatomie fonctionnelle publiés ces dernières années, et ils sont de plus en plus nombreux, ont fait progresser la méthodologie appropriée à ce genre de recherche. Les limites n'en avait été guère précisées depuis les premières tentatives d'application des lois de la Physique à l'explication des phénomènes biologiques, de la Renaissance à la fondation par d'Arsonval, Chauveau, Weiss et Marey de la "Physique biologique". Si la fonction locomotrice a paru d'abord particulièrement propice à ces tentatives, les mouvements de mastication ont révélé à leur tour un champ d'investigation très riche, les applications dans le domaine de la prothèse ayant sans doute contribué à l'impulsion initiale.

Des travaux récents il ressort une conception dont Böker (1936) avait clairement exprimé la nécessité: l'organisme vivant formant un ensemble, non seulement l'étude d'une fonction comme celle de la mastication, doit être reliée à l'écologie générale, régime alimentaire et comportement de l'animal, mais toute recherche fonctionnelle doit tendre, par un effort de synthèse, à effacer l'ancienne division entre morphologie et physiologie. C'est pourquoi van der

1. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo.

2. Laboratoire d'Anatomie Comparée, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Klaaw (1948-52) avait proposé le concept de l'existence dans l'organisme d'unités fonctionnelles interdépendantes et interférentes. Avant toute analyse fonctionnelle, il n'en reste pas moins indispensable de décrire la structure anatomique en termes de morphologie. C'est pourquoi, pour éviter de préjuger du rôle fonctionnel ainsi que l'ambiguïté des cas où il y a chevauchement des "unités fonctionnelles", Gans (1969) préfère distinguer des "unités mécaniques", tels de simples couples de segments ayant, par exemple, un degré de mobilité entre eux. Ces disputes, qui peuvent paraître formelles, révèlent un souci de chercher des bases solides pour une discipline en pleine expansion.

Après les travaux de van der Klaaw et de Dullemeijer (1956) sur la biomécanique du crâne des Mammifères et des Serpents venimeux, Frazetta (1962) entreprit l'étude du cinétisme crânien chez les Sauriens en discutant le schéma proposé par Versluys (1926). Il a divisé son travail en trois parties: étude cinématique sur le vivant, étude morphologique et analyse graphique. Cette étude porte essentiellement sur le mouvement relatif du segment occipital et du segment maxillaire. Le point de vue de Iordansky (1966-1970) est différent. D'une part, il reprend en détail l'étude morphologique et, dans une perspective fonctionnelle, met l'accent sur le système d'armature aponévrotique présent dans les masses musculaires, l'un de nous avait d'ailleurs indépendamment insisté sur cet aspect (Gomes, 1970); d'autre part, au lieu de raisonner graphiquement sur les conditions d'équilibre des forces (conditions statiques), comme on pourrait le faire en supposant les mâchoires serrées sur une proie résistante, il recherche le degré d'efficacité des muscles et l'action de leurs composantes selon les divers axes mécaniques du crâne.

Dans cette étude limitée à une espèce, *Ophisaurus apodus*, nous avons suivi un esprit semblable. Nous avons recherché d'une part l'efficacité mécanique des différents muscles trigéminaux lors de la fermeture des mâchoires, mouvement simple sans résistance autre que le faible poids de la mandibule et du plancher de la bouche, et d'autre part des actions résultant de ce mouvement sur les divers segments du crâne.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Ophisaurus apodus est un Anguïd serpentiforme européen de grande taille. Il se nourrit de gros insectes, de mollusques terrestres et de petits mammifères. Nous avons disposé d'animaux frais, nous permettant la dissection fine, sous loupe binoculaire et la mobilisation de la mandibule alors que les tissus ont encore toute leur intégrité. L'ostéologie a été décrite à partir de crânes secs.

Nous avons arbitrairement distingué quatre positions dans le mouvement de fermeture à vide des mâchoires: l'ouverture maximum permise par l'extension passive des masses musculaires, la fermeture en occlusion et deux positions intermédiaires. Des radiographies ont été prises selon deux incidences perpendiculaires de façon à obtenir une projection sur le plan "horizontal" (défini par le plan du palais) et sur le plan parasagittal (fig. 1). Pour faciliter la lecture des clichés pris sur matériel frais, nous les avons comparés à des clichés pris sur tête osseuse sèche, nous permettant ainsi de localiser exactement les os et leurs lignes de suture. Cha-



Fig. 1. Radiographie du crâne, en A projection sagittale, en B projection horizontale.

cune des positions a fait l'objet d'une radiographie selon deux incidences; il est encore possible de réaliser sur un même cliché la surimpression des quatre positions.

Pour la projection sagittale, la tête est sciée selon le plan médian après avoir été préalablement congelée; il n'y a donc pas superposition de parties symétriques. Puis le crâne est fixé sur l'enveloppe contenant le film à l'aide de bandes adhésives, en prenant soin de laisser libre la mandibule de telle façon qu'on puisse la fermer sans bouger le reste. Pour la projection horizontale, des aiguilles fixées contre le palais, sont immobilisées dans un bloc de polystyrène après contrôle de leur horizontalité, la face dorsale du crâne reposant sur l'enveloppe du film. Les clichés ont été pris à une grande distance foyer-film (100 cm) relativement à l'épaisseur des pièces, sous une tension de 80 Kv un débit de 20 ma et une durée d'exposition de 13 secondes; l'émulsion utilisée (Kodak Type R) permet d'obtenir un tirage positif agrandi en plaçant les radios dans un agrandisseur. Pour l'examen de détail en vue latérale, en particulier de la région articulaire, le résultat est meilleur en employant un appareil à basse tension et foyer très fin (Faxitron) malgré les limites de la distance foyer-film (48 cm environ). Les constantes sont alors: 40 Kv, 3 ma, temps total d'exposition 60 secondes.

RAPPEL OSTÉOLOGIQUE ET MYOLOGIQUE

Le crâne d'*Ophisaurus* diffère peu d'un crâne saurien typique. Il est peu allongé, relativement haut dans la région temporale, s'abaissant nettement vers le bout du museau. Dans une vue dorsale, la plus grande largeur du crâne correspond à la région des orbites, le museau est peu effilé, la largeur des segments maxillaire et occipital est presque la même.

Pour la description des éléments crâniens nous suivons le schéma général de Romer (1955), en le modifiant selon les caractères particuliers à *Ophisaurus apodus*.

1. Les os dits du toit crânien, forment le sommet et les côtés du crâne, se trouvant sous la peau, ou sous les plaques ostéodermiques.

a. Les os qui portent les dents: le pré-maxillaire a la forme typique d'une ancre, tant en vue dorsale que palatine. A la suite du pré-maxillaire le maxillaire s'étend postérieurement jusqu'à la hauteur de l'orbite et participe du bord des narines externe et interne; sur son bord ventral s'attachent la plupart des dents (fig. 2).

b. Les os moyens du bouclier crânien: nasal frontal, pariétal. Le pariétal a un processus postérieur très allongé, il se courbe en arrière vers le bas pour rencontrer le carré. Son processus descendant, très peu développé, forme une crête qui touche à peine le bord dorsal du prootique et l'extrémité dorsale de l'épiptérygoïde. Un foramen pinéal perce le pariétal (fig. 3).

c. Les os circum-orbitaires forment un anneau autour de l'orbite: pré-frontal, post-frontal, postorbitaire, jugal, lacrymal (fig. 2).

Le pré-frontal fait la limite antéro-dorsale de l'orbite, le jugal forme son arc postérieur et entre en contact dorsalement avec le

post-frontal. A ce dernier se suit le postorbitaire qui joint le squamosal formant avec lui l'arc supratemporal. La fenêtre temporale est recouverte par osteodermes.

d. Les os de la région temporale — le supra-temporal est un petit os en forme d'une lame, situé entre le processus postérieur du pariétal et le squamosal.

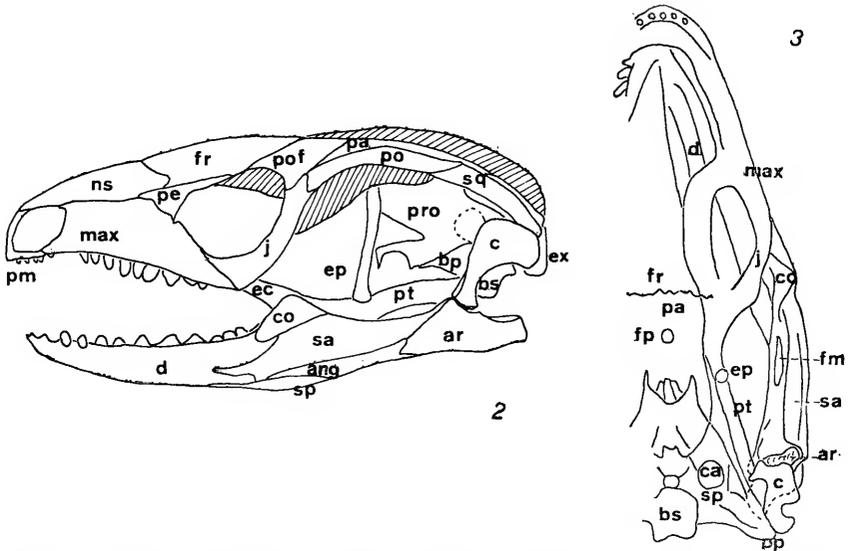


Fig. 2. Vue de profil du crâne. Fig. 3. Vue du crâne en projection horizontale. ang, angulaire; ar, articulaire; bp, basisphénoïde; bs, basi-occipitale; c, carré; ca, capsule otique; co, coronoïde; d, dentaire; ec, ectoptérygoïde; ep, épiptérygoïde; ex, exoccipitale; fm, fosse de Meckel; fp, foramen pinéal; fr, frontal; j, jugal; max, maxillaire; ns, nasal; pa, pariétal; pe, pré-frontal; po, postorbitaire; pof, post-frontal; pm, pré-maxillaire; pp, processus para-occipital; pro, prootique; pt, ptérygoïde; sa, supra-angulaire; sp, supra-occipitale; sq, squamosal.

e. Les os de la joue: le squamosal qui est incorporé à la région temporale, est une barre osseuse liant le carré aux os de la joue et limitant dorsalement la fenêtre latérale.

2. Le complexe palatin est formé par: palatin, vomer, ectoptérygoïde, ptérygoïde auxquels s'ajoutent deux os qui se constituent à partir du cartilage du palatocarré, l'épiptérygoïde et le carré.

Les palatins, vomers et ptérygoïdes portent des dents chez *Ophisaurus*.

L'épiptérygoïde n'atteint pas le pariétal mais entre en contact avec le bord dorsal du prootique.

3. La boîte crânienne est formée par les plaques occipitale, basioccipitale, supra-occipitale, la paire d'exoccipitaux qui forme un

anneau autour du foramen magnum, et par les os de la capsule otique, prootique et ophistotique. L'exoccipital et l'ophistotique fusionnent.

La mandibule

La mandibule, presque rectiligne chez *Ophisaurus*, présente les sept os constitutifs d'un saurien typique: dentaire, splénial, coronoïde, angulaire, supra-angulaire, pré-articulaire et articulaire fusionnés (fig. 2 et 3).

Les processus coronoïde et rétro-articulaire sont bien développés. Contrairement à ce qu'affirme Jollie (1960), il y a une suture nette entre supra-angulaire et articulaire. La fosse de Meckel n'est pas très profonde (fig. 3).

Cinétisme

Selon Frazzetta (1962) le crâne amphicinétique est typique des Sauriens, il se caractérise par la présence de deux articulations mobiles. Dans un crâne métacinétique l'articulation se trouve entre le supra-occipital et le pariétal, tandis que dans un crâne mésocinétique elle se situe entre le pariétal et le frontal.

Il nous semble que chez *Ophisaurus apodus* ces deux articulations sont présentes, les ostéodermes qui recouvrent le toit crânien n'empêchant pas l'articulation entre pariétal et frontal.

Rappel myologique

La musculature trigéminal est divisée en deux groupes: celui des adducteurs mandibulaires et celui des constricteurs dorsaux, le premier est formé par trois muscles, l'adducteur externe, l'adducteur interne et l'adducteur postérieur, le deuxième est constitué par les muscles *levator* et *protractor pterygoidei* et *levator bulbi*.

La masse musculaire formée par les adducteurs mandibulaires est divisée par diverses aponévroses: (fig. 4).

L'aponévrose superficielle 1, qui recouvre la fenêtre latérale, est plus dense dans sa partie moyenne, située entre le bord ventral du carré et le post-orbitaire; elle s'attache sur le bord externe du carré et sur le bord dorsal de l'aire rictale, ainsi que sur le bord latéral et sur les écailles qui recouvrent le postorbitaire.

L'aponévrose superficielle 2 s'étend comme une bande horizontale dans la partie ventrale de la fenêtre latérale, du coronoïde au carré et s'attache sur le bord dorsal de la mandibule (supra-angulaire).

L'aponévrose Ap1 s'attache sur la face antérieure du carré et présente une extrémité libre pliée vers l'extérieur.

L'aponévrose du fond est formée par une bande aponévrotique qui se dispose comme les deux pentes d'un toit.

L'aponévrose du *M. adductor mandibulae posterior* forme une bande étroite s'étendant sous la face médiale du muscle.

GROUPE DES ADDUCTEURS MANDIBULAIRES

I. *M. adductor mandibulae externus*

- A. *M. adductor mandibulae externus superficialis*
- a. *M. levator anguli oris*

Ce muscle peu individualisé par rapport à la portion superficielle du *M. adductor mandibulae externus* est formé par les fibres qui s'insèrent sur la face médiale de l'aire rictale.

Le *M. levator anguli oris* s'étend sur toute la surface de la fenêtre latérale. Ces fibres naissent sur le bord latéral du pariétal, sur les ostéodermes qui recouvrent le postorbitaire et sur le bord latéral du carré. Le muscle s'insère sur l'aire rictale à partir de son bord dorsal et sur toute sa face médiale. Les fibres les plus superficielles du muscle s'attachent aussi sur la face médiale de l'aponévrose superficielle.

b. *M. adductor mandibulae externus superficialis*

Nous avons considéré comme portion superficielle du *M. adductor mandibulae externus* toutes les fibres qui sont sous l'aire rictale et qui pour la plupart s'insèrent sur la face médiale de l'aponévrose superficielle 2. Ces fibres prennent leur origine dorsale sur le bord latéral du pariétal et postorbitaire, et postérieurement sur le bord latéral du carré. L'aponévrose superficielle 2 recouvre la portion ventrale du muscle. Postérieurement la limite médiale du muscle est l'aponévrose Ap1.

B. *M. adductor mandibulae externus medialis*

La portion moyenne du *M. adductor mandibulae externus* est la plus étendue, mais elle n'est pas formée par une seule masse musculaire, elle se trouve divisée par l'aponévrose Ap1 et par l'aponévrose du fond (fig. 5).

En raison de la disposition pliée de Ap1, il y a deux bandes musculaires en rapport avec elle: l'une s'attache sous le pli et appartient au *M. adductor mandibulae externus medialis*, l'autre située sur le pli, faisant encore partie de la portion superficielle.

L'aponévrose du fond se plie vers l'intérieur; le muscle qui se situe sous les plis est le *M. adductor mandibulae externus profundus*, sur les plis s'étend le *M. adductor mandibulae externus medialis*.

La majorité des fibres du *M. adductor mandibulae externus medialis* prend son origine sur le bord externe du pariétal; les fibres les plus postérieures naissent sur la face externe du supra-temporal; et s'insèrent sur l'aponévrose du fond.

Les fibres qui se fixent sur la face antérieure du carré et sous l'aponévrose Ap1 s'insèrent sur le bord dorsal de la mandibule (supra-angulaire).

C. *M. adductor mandibulae externus profundus*

Ce muscle est bien isolé par l'aponévrose du fond qui le recouvre presque entièrement (fig. 5).

Les fibres les plus superficielles de cette nappe musculaire prennent leur origine sur le bord latéral du pariétal. Quelques fibres s'étendant très dorsalement s'attachent sur la face ventro-postérieure du pariétal, leur masse étant située entre cet os et le supra-occipital et en contact avec les muscles du cou.

Les fibres les plus profondes et les plus courtes s'attachent sur la totalité de la face dorso-latérale du prootique.

Ventralement l'insertion se fait sur la surface médiale de l'aponévrose du fond.

II. *M. adductor mandibulae internus*A. *M. pseudotemporalis*a. *M. pseudotemporalis superficialis*

Ce muscle se situe médialement par rapport aux rameaux mandibulaire et maxillaire du trijumeau. Il s'attache dorsalement sur le tiers supérieur de l'épitérygoïde et sur le processus descendant du pariétal et ventralement sur la face médiale du supra-angulaire.

b. *M. pseudotemporalis profundus*

La partie profonde du *M. pseudotemporalis* est très peu développée. Elle ne se sépare de la portion superficielle que par ses différents points d'origine et d'insertion.

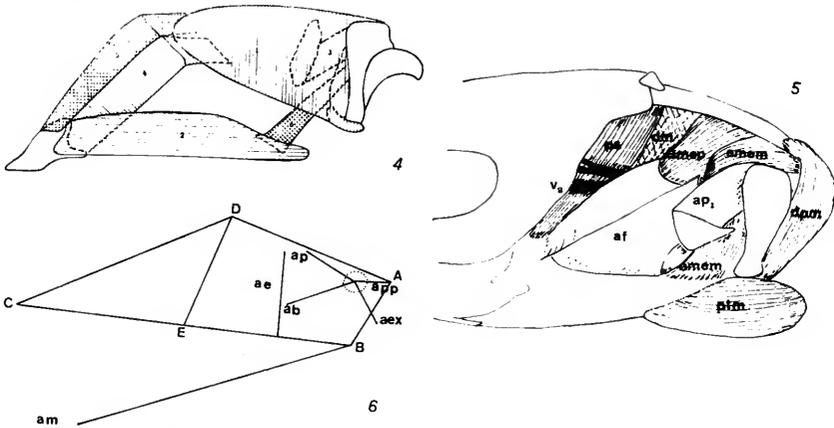


Fig. 4. Plan des aponévroses: 1, aponévrose superficielle 1; 2, aponévrose superficielle 2; 3, aponévrose Apl; 4 et 5, aponévrose du fond; 6, aponévrose du *M. adductor mandibulae posterior*. Fig. 5. Les muscles trigéminaux au niveau de l'aponévrose du fond, af, aponévrose du fond; ap₁, aponévrose apl; amem, *M. adductor mandibulae externus medialis*; amem, *M. adductor mandibulae externus profundus*; dm, dure-mère; dpm, *M. depressor mandibulae*; ps, *M. pseudotemporalis superficialis*; ptn, *M. pterygomandibularis*; V₂, branche maxillaire du trijumeau. Fig. 6. Représentation des axes mécaniques du crâne en projection sagittale. A, articulation métacinétique (carré-processus para-occipital); ab, axe mécanique du basiptygoïde; ae, axe mécanique de l'épiptygoïde; aex, axe mécanique de l'exo-occipital (Condyle occipital); am, axe mécanique de la mandibule; ap, axe mécanique du prootique; app, axe mécanique du processus para-occipital; B, articulation carré-mandibule-ptérygoïde; BE, axe mécanique du ptygoïde; C, articulation nasal-maxillaire; CD, axe mécanique du nasal-frontal; D, articulation meso-cinétique (pariétal-frontal); DA, axe mécanique du pariétal; DE, axe mécanique du jugal; E, articulation jugal-ectoptérygoïde; EC, axe mécanique du palais (maxillaire).

Les fibres du *M. pseudotemporalis profundus* prennent naissance sur les 2/3 ventraux de l'épiptérygoïde et s'insèrent sur la face médiale du supra-angulaire.

B. *M. pterygomandibularis*

Ce muscle se situe en arrière de la mandibule, il naît par des fibres charnues, sur le bord latéral du ptérygoïde. L'insertion prend place sur les faces médiale et latérale de l'articulaire.

III. *M. adductor mandibulae posterior*

Ce muscle, bien développé chez *Ophisaurus apodus*, est limité médialement par une aponévrose. Ses fibres s'attachent sur la face antérieure du carré et s'insèrent sur le bord dorsal du supra-angulaire en avant de l'articulation mandibulaire.

GROUPE DU CONSTRICTOR DORSALIS

I. *M. protactor pterygoidei*

Ce muscle prend son origine à partir de la face ventro-latérale du prootique et s'insère sur le bord dorsal du ptérygoïde, en arrière de l'épiptérygoïde.

II. *M. levator pterygoidei*

Partiellement recouvert par une aponévrose, il naît sur la dure-mère et s'insère sur le bord dorsal du ptérygoïde.

III. *M. levator bulbi*

Ce muscle a un développement tout à fait particulier chez *Ophisaurus*, il n'atteint pas la paupière inférieure. Un autre muscle, non innervé par le trijumeau joue le rôle d'élévateur de la paupière inférieure, ce muscle constitué par des fibres très courtes s'étend du palatin à la face médio-ventrale de la paupière inférieure.

Le *M. levator bulbi* est divisé en trois portions que nous appellerons A, B, C.

La portion A naît sur la dure-mère sous le *M. levator pterygoidei*, elle s'insère sur la membrane de la fosse piriforme.

La portion B prend son origine sur la dure-mère en avant de la portion A, se fixant sur le tissu qui forme le plancher de l'orbite et qui se continue vers l'extérieur jusqu'à la face interne de la paupière inférieure.

La portion C, formée par des fibres très courtes, prend son origine, et s'insère sur le tissu qui forme le plancher de l'orbite.

Les fibres des portions B et C s'étendent jusqu'à la hauteur de la glande de Harder, située en arrière du globe oculaire.

PROCÉDÉS D'ANALYSE DES DOCUMENTS

Les données anatomiques concernant le squelette et la musculature permettent de déterminer avec précision les éléments de la structure considérée qui interviennent dans le mouvement; axes mécaniques, centres de rotation des segments, direction des forces

développées au cours de la contraction musculaire. Ce sont sur ces éléments que nous allons raisonner graphiquement pour comprendre les conditions de l'élévation de la mandibule, à vide, c'est-à-dire sans autre résistance que le poids des pièces mobiles, que nous négligerons, et en supposant le raccourcissement libre des fibres.

A partir du calque des positifs agrandis des clichés radiographiques, on cherche les "centres de rotation" des segments osseux, c'est-à-dire soit les articulations mobiles, soit les sutures. Les axes mécaniques sont tracés en unissant les centres de rotation, à l'exception de la mandibule, libre à son extrémité, pour laquelle nous avons recherché le centre de gravité, et fait passer l'axe mécanique par celui-ci. Les articulations par rapport auxquelles sont décomposées les forces musculaires se situent aux niveaux suivants: (fig. 6): a) carré-mandibule; b) carré-pariétal; c) pariétal-frontal; d) ectoptérygoïde-jugal; e) ectoptérygoïde-ptérygoïde; f) carré ptérygoïde. En projection sagittale les articulations carré-mandibule et carré-ptérygoïde sont confondues.

La boîte crânienne (chondrocrâne), selon la conception de Frazzetta, est représentée par trois axes fixes rayonnant à partir d'un point situé arbitrairement au centre du canal semi-circulaire supérieur et passant chacun par une des trois articulations avec le dermo-crâne: 1) contact avec le pariétal, par l'intermédiaire du prootique; a) contact avec le carré par le processus para-occipital; 3) contact avec le ptérygoïde par le processus basiptérygoïde. Nous avons ajouté l'axe mécanique de l'exo-occipital, par l'intermédiaire duquel se fait la liaison du crâne avec l'axe vertébral.

La détermination du centre de rotation moyen de la mandibule se fait par approximation. En effet, la méthode graphique de recherche des centres instantanés est ici impossible à utiliser. Rappelons que cette méthode consiste à choisir trois points de la mandibule, situés à la périphérie de son contour et bien visibles, puis à tracer la médiatrice des segments unissant ces points dans les positions successives (entre I et II, II et III etc.). Les centres instantanés sont donnés par l'intersection des médiatrices. Mais la courbure de la mandibule d'*Ophisaurus* (comme des Lézards en général) étant très faible, les trois points sont presque alignés, les médiatrices faiblement convergentes, donc la recherche de l'intersection fortement imprécise.

Par approximation, on trace les arcs de cercles décrits par trois points périphériques: extrémité antérieure de la mandibule, processus coronoïde et interligne entre carré et articulaire, l'épiptérygoïde et le bout du museau étant supposés fixes. Le centre moyen de rotation correspond au centre moyen des arcs de cercle obtenu par tâtonnement (fig. 7).

MISE EN PLACE DES VECTEURS FORCES

Chaque muscle est représenté par un vecteur force dont la direction est donnée par la fibre moyenne du muscle, ou de chacun de ses composants, lorsqu'il est constitué de parties divisées par les aponévroses (fig. 8). La fibre moyenne est obtenue en réunissant le centre des aires d'insertion. L'intensité est évaluée grossièrement d'après le volume musculaire, les valeurs choisies étant 1/2, 1, et 1 1/2. Le point d'application de la force est situé sur le segment mobile.

Lorsque le muscle est constitué de plusieurs faisceaux, nous avons utilisé comme vecteur-force la résultante obtenue par construction graphique.

Le tracé des axes mécaniques dans le plan horizontal est fait à partir du plan sagittal. Sur ce dernier, le plan horizontal étant représenté par une droite, on projette chacun des axes mécaniques en abaissant des perpendiculaires à partir des points représentant les articulations. A partir de points de référence (nous avons pris

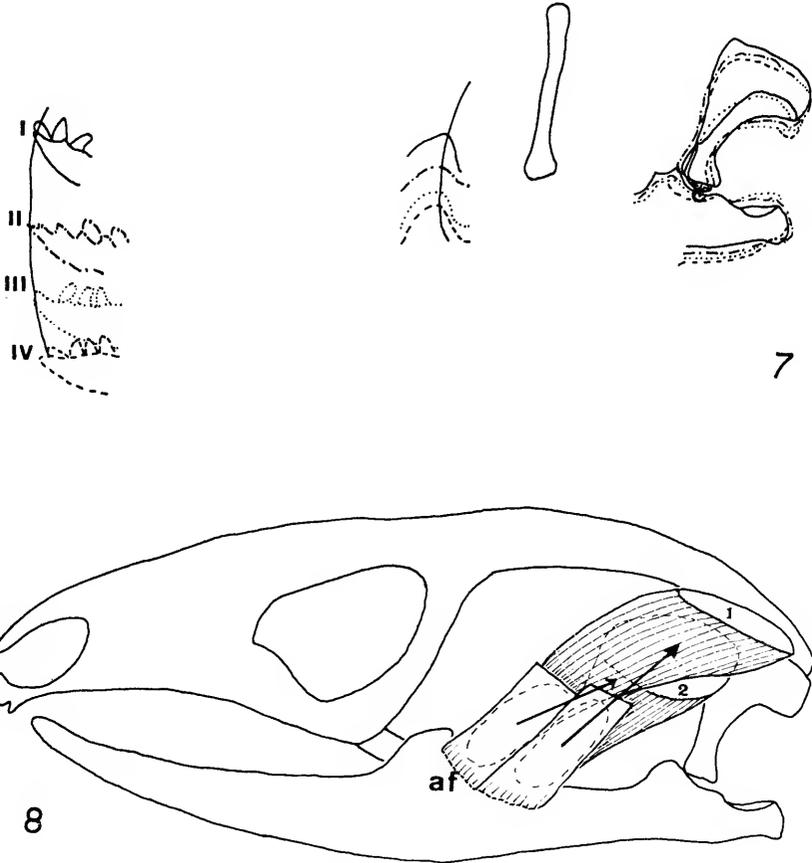


Fig. 7. Détermination du centre moyen de rotation de la mandibule I, II, III et IV, les différentes positions d'ouverture buccale; c, centre moyen de rotation de la mandibule. Fig. 8. Mise en place de la direction des forces. Le *M. adductor mandibulae externus profundus* représenté dans la figure est formé par deux faisceaux musculaires, le premier (1) de fibres plus longues s'attache sur la face ventro-postérieure du pariétal, le deuxième (2) prend origine sur la face latérale du prototique; af, aponévrose du fond.

le bout du museau et la projection de l'épiptérygoïde) on mesure les distances qui séparent une articulation (en projection) de ces points de référence.

Ensuite, on reporte ces distances sur la droite représentant le plan sagittal dans la projection horizontale. A partir de ces points on élève des perpendiculaires qui passent sur les os où se trouvent les articulations qui nous intéressent.

Par la jonction de ces points, on obtient les axes mécaniques en projection horizontale (fig. 9). On doit remarquer, que, dans cette dernière, apparaît un nouvel axe mécanique, celui de l'articulation carré-ptérygoïde, puisqu'en projection horizontale elle ne coïncide pas avec l'articulation carré-mandibule.

On procède de la même façon pour trouver la direction des muscles dans la projection horizontale. En toute rigueur, nous ne devrions pas pouvoir procéder ainsi pour les intensités puisque dans les deux plans le module des forces est le résultat du produit de l'intensité du vecteur-force dans l'espace par le cosinus de l'angle formé par la direction de ce vecteur avec l'un et l'autre plan. Mais notre perspective n'étant ici que d'évaluer la part relative de ses vecteurs, et non pas une véritable étude quantitative, nous avons utilisé le plan sagittal comme base, sans tenir compte que les vecteurs figurés n'étaient alors que des projections. L'erreur est d'ailleurs probablement minime puisque la plupart des directions de forces s'écartent peu de plans parasagittaux.

DÉVELOPPEMENT

Dans un premier temps nous examinerons les conditions d'efficacité des différents muscles trigéminaux dans la fermeture de la mandibule, dans un second les réactions provoquées sur la chaîne cinétique crânienne lors de l'action de ces muscles, au cours de la fermeture de la mandibule.

Nous procédons à la première analyse en décomposant les forces selon l'axe mécanique de la mandibule. Cette décomposition est faite d'après la détermination des axes mécaniques des segments du crâne, et de la transformation des muscles en vecteurs force.

Pour la décomposition, on prend une force représentant un muscle et on la fait glisser selon sa ligne d'action jusqu'à l'axe de la mandibule. Cela nous donne une force de rotation fr , perpendiculaire à l'axe, qui élève la mandibule; et une force de stabilisation fs qui agit selon l'axe, tendant à maintenir la mandibule dans son articulation crânienne.

La résultante des forces de rotation agissant sur la mandibule, dans une des positions d'ouverture, est déterminée par le procédé graphique de la construction du polygone des forces (fig. 11).

La recherche de la résultante de toutes les composantes fr , nous aide dans la connaissance du degré d'efficacité des muscles lors de l'élévation de la mandibule. Les muscles situés entre le point d'application de la résultante et le centre de rotation de la mandibule, théoriquement sont des muscles "de vitesse", tandis que ceux situés au delà du point d'application de la résultante, sont des muscles "de puissance".

La construction de la résultante nous révèle en outre, l'importance architecturale du processus du coronoïde; celui-ci accroît la valeur du moment de fr . La ligne d'action d'une force, ayant son

point d'application sur le processus coronoïde, va reconstruire l'axe mécanique de la mandibule à une distance d plus grande.

1. Recherche du moment de chaque force par rapport au centre de rotation de la mandibule, dans les projections sagittale et horizontale.

A partir des constructions graphiques, on peut calculer le moment des forces. Ces constructions sont faites sur calque de tirages agrandis de radiographies du crâne, en faisant glisser le vecteur-force jusqu'à l'intersection de la direction avec l'axe mécanique de la mandibule.

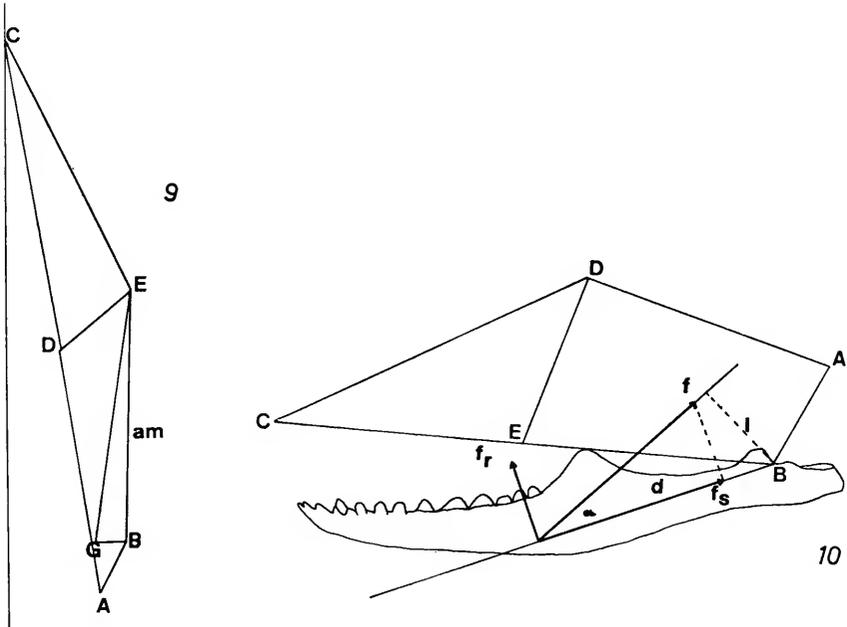


Fig. 9. Représentation des axes mécaniques du crâne en projection horizontale. A, articulation metacinétique (carré-processus para-occipital); am, axe mécanique de la mandibule; B, articulation carré mandibule; BA, axe mécanique de la mandibule; C, articulation nasal-maxillaire; CD, axe mécanique du nasal-frontal; D, articulation mésocinétique (pariétal-frontal); DA, axe mécanique du pariétal; DE, axe mécanique du jugal; E, articulation jugal-ectopterygoïde; EC, axe mécanique du palais (maxillaire); EG, axe mécanique du pterygoïde; G, articulation carré-ptérygoïde. Fig. 10. Décomposition de la force du *M. adductor mandibulae externus profundus*, selon l'axe mécanique de la mandibulae en projection sagittale. d , distance du point d'application de la force au centre de rotation de la mandibule; f , force représentant le muscle; f_r , force de rotation de la mandibule; l , bras de levier de la force f ; a , angle formé par la direction de la force et l'axe mécanique de la mandibule.

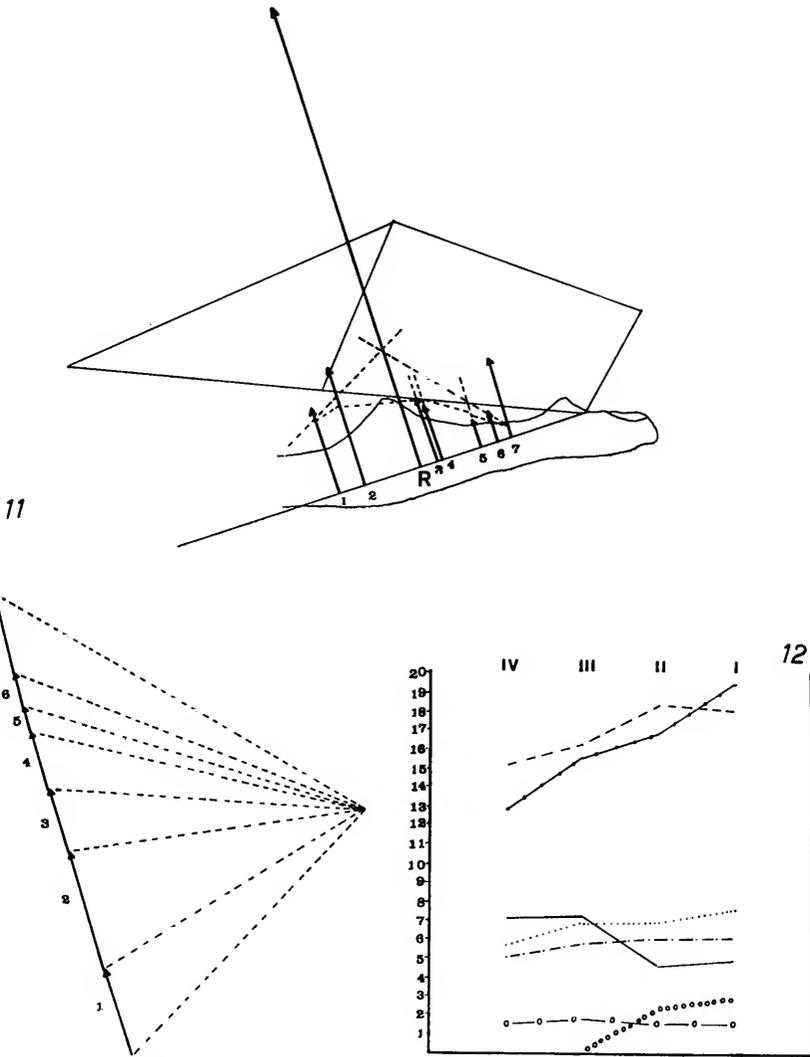


Fig. 11. Détermination graphique de la résultante des forces f_r agissant sur la mandibule. 1, *M. adductor mandibulae externus profundus*; 2, *M. adductor mandibulae externus medialis*; 3, *M. pseudo-temporalis superficialis*; 4, *M. adductor mandibulae externus superficialis*; 5, *M. pseudo-temporalis profundus*; 6, *M. adductor mandibulae posterior*; 7, *M. pterygomandibularis*; R, résultante. Fig. 12. Graphique des moments de la force de rotation de la mandibule. Les valeurs des forces en ordonnée, les quatre positions d'ouverture buccale en abscisse, ———— *M. adductor mandibulae externus superficialis*; ———— *M. adductor mandibulae externus medialis*; ———— *M. adductor mandibulae externus profundus*; ... *M. pseudotemporalis superficialis*; •••• *M. pseudotemporalis profundus*; —•••• *M. pterygomandibularis*; —○—○ *M. adductor mandibulae posterior*.

En traçant une perpendiculaire à la direction de la force passant par le centre de rotation de la mandibule, on obtient son bras de levier (1), ce qui nous permet de calculer le moment de la force pour chaque muscle, $M_f = F \times l$ (fig. 10).

Chaque force se décompose en composantes de rotation f_r (perpendiculaire à l'axe mécanique) et de stabilisation f_s . Pour f_r on peut calculer le moment, son bras de levier étant la distance d (fig. 10) du point d'application de la force au centre de rotation. Le moment de la force de stabilisation est nul, puisque la ligne d'action de la force passe par définition par le centre B.

L'intensité des forces de rotation et de stabilisation est obtenue graphiquement, ainsi que le bras de levier l et d .

A partir de ces données, on peut construire un tableau (tableau I) où l'on porte horizontalement l'intensité des forces, leur bras de levier, leur moment pour chacune des positions d'ouverture buccale (I, II, III et IV). Verticalement nous indiquons les muscles.

Ces tableaux nous permettent de construire des courbes comparatives du degré d'efficacité des muscles dans l'élévation de la mandibule, en montrant la valeur de la force dans chaque position d'ouverture (fig. 12). Pour que la lecture puisse se faire de la gauche vers la droite, nous commençons par la position quatre. Dans la construction de ces graphiques nous mettons en ordonnée gauche les valeurs des moments de F et f_r (composante de rotation) à droite on dispose les valeurs de f_s (composante de stabilisation); l'abscisse indique les positions d'ouverture (IV, III, II et I).

Les courbes représentant le moment de f_r montrent une croissance graduelle vers le final de la fermeture. Le tracé du moment du *M. pterygomandibularis* y fait nettement exception; il décroît dans les positions II et I.

Pour les *Ms. adductor mandibulae externus medialis* et *profundus* on observe, que le premier, ayant une cote fonctionnelle plus petite est plus efficace dans l'élévation des mâchoires, sauf en final de la fermeture (position I). Ce fait est dû à la position du *M. adductor mandibulae externus medialis*, favorable à l'exercice d'une grande force sur une résistance.

La position des *Ms. adductor mandibulae externus superficialis* et *pseudotemporalis superficialis* est aussi favorable à l'efficacité de ces muscles pour l'élévation de la mandibule. Par contre, le *M. adductor mandibulae posterior*, à même cote fonctionnelle, joue un rôle effacé dans la rotation de la mandibule, son angle α et sa distance d étant plus petits.

Pour le *M. pseudotemporalis profundus* en réalité la courbe ne représente pas l'action du muscle. Dans les positions III et IV la direction de la force étant perpendiculaire à l'axe il n'y a pas de composante de rotation, par conséquent on ne peut pas avoir le moment f_r . Mais, si la force n'est pas décomposée dans ces positions, cela veut dire qu'elle agit de façon totale; donc sa cote étant 1, son moment est 2,6 en III, et 2,3 en IV (tableau I). Ce muscle agit uniquement dans l'élévation de la mandibule, sa composante de stabilisation étant nulle.

2. Décomposition de f_s selon les axes mécaniques du crâne (projection sagittale).

La décomposition de la force de stabilisation f_s est faite selon les axes mécaniques du crâne et nous donne les réactions au niveau

Tableau I. Des moments de la force de rotation de la mandibule pour les quatre positions d'ouverture buccale. Les muscles sont disposés verticalement, les valeurs de la force f , du bras de levier d , et du moment M_{fr} sont placés horizontalement

	fr	d	M _{fr}	fr	d	M _{fr}	fr	d	M _{fr}	fr	d	M _{fr}
Manes	1,5	4,1	6,15	1,5	4	6	1,4	4,2	5,88	1,2	4,3	5,16
Manem	3,3	5,5	18,15	3	6,1	18,3	2,5	6,5	16,25	2	7,6	15,2
Manep	2,5	6,2	19,5	2,3	6,9	16,87	2	7,8	15,6	1,4	9,2	12,88
Mpas	1,7	4,5	7,65	1,7	4,1	6,97	1,5	4,6	6,8	1,9	4,5	5,74
Mpap	1	2,8	2,8	0,8	2,9	2,32	-	2,6	-	-	2,3	-
Mptm	2,1	2,4	5,04	2,2	2,1	4,62	2,5	2,5	7,25	2,8	1,8	7,04
Mamp	0,7	2,5	1,75	0,7	2,5	1,75	0,6	3,2	1,92	0,4	4,1	1,64
Résultes	13	4,7	61,1	12,7	4,6	58,92	10,5	5,2	54,7	9,8	5,1	49,98
	fermeture			ouverture II			ouverture III			ouverture IV		

de chaque articulation crânienne. On est en présence d'une chaîne cinétique; par conséquent pour qu'on puisse déterminer le sens du mouvement relatif des segments il faut supposer un point fixe. Dans ce cas, nous prenons l'axe métacinétique A, qui devient l'axe de rotation du dermocrâne par rapport au chondocrâne.

Pour décomposer la force f_s , on la fait glisser sur l'axe mécanique de la mandibule jusqu'à l'articulation B. A ce niveau f_s se décompose selon les axes mécaniques du carré et du ptérygoïde, qui se joignent en B. On a donc, deux forces, f_q et f_{sp} , la première agissant selon l'axe du carré, la deuxième s'exerçant selon l'axe du ptérygoïde (fig. 13).

La composante f_q n'a aucun effet puisqu'elle passe par A qu'on suppose incapable de translation (axe de rotation pure).

La composante f_{sp} dirigée selon l'axe mécanique du ptérygoïde agit librement et doit être décomposée en C, mais pas en E car l'axe du maxillaire EC est dans le prolongement de celui du ptérygoïde. La décomposition de f_{sp} se fait selon le triangle DEC et nous donne une composante f_n dirigée vers D, et une composante f_m de rotation du museau vers le bas. La force f_n transportée à D va se décomposer au niveau de cette articulation selon les axes DA et DE, donnant une force de compression de DA, f_p ; une force qui élève le jugal, f_j . Cette dernière agit aussi en E où nous avons déjà la force f_{sp} . La résultante de ces deux forces tend à voûter l'ensemble maxillo-ptérygoïde (fig. 13).

La force que représente le *M. pterygomandibularis* est dirigée en sens contraire à celles des autres muscles trigéminaux. Ce fait est dû aux points d'origine et d'insertion de ce muscle, très bas sur le crâne (ectoptérygoïde) et très en arrière sur la mandibule. Ainsi, la décomposition de la composante f_s de ce muscle dans la chaîne cinétique du crâne, donne des forces qui agissent en sens inverse par rapport aux autres muscles mandibulaires (fig. 14). En B, la force f_{sp} tire l'ensemble articulaire vers l'avant. Cette force dirigée selon l'axe du ptérygoïde et maxillaire donne, au niveau de C, la force f_m qui tend à élever le museau, et la force f_n qui le tire vers l'avant. Au niveau de l'articulation D, on décompose la force f_n et on obtient f_j qui abaisse le jugal. En E la résultante des forces f_j et f_{sp} tend à tirer l'extrémité inférieure du jugal vers le bas et vers l'avant.

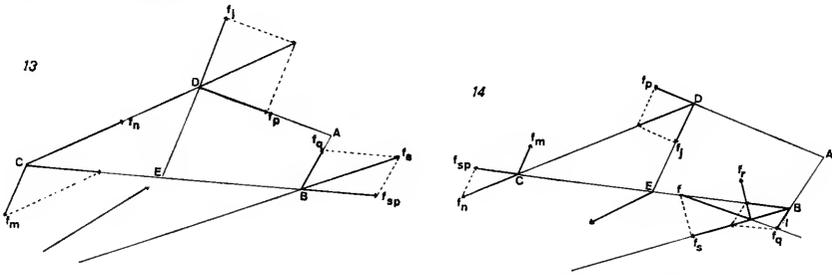


Fig. 13. Décomposition de la force de stabilisation de la mandibule (f_s) selon les axes mécaniques du crâne en projection sagittale. en B décomposition de f_s selon l'axe du ptérygoïde (f_{sp}) et l'axe du carré (f_q); en C décomposition de f_{sp} selon les axes CD (f_n) et DE (f_m); en D décomposition de f_n selon les axes DE (f_j) et DA (f_p); en E on signale la résultante des forces f_j et f_{sp} . Fig. 14. Décomposition de la force du *M. pterygomandibularis* selon les axes mécaniques du crâne en projection sagittale. f est la force initiale décomposée selon l'axe mécanique de la mandibule en f_r et f_s . En B la décomposition de f_s selon les axes AB et BE donnant les forces f_q et f_{sp} . En C la décomposition de f_{sp} selon les axes CD et DE donnant les forces f_m et f_n . En D la décomposition de f_n selon les axes DE et DA donnant les forces f_j et f_p .

Les données de la décomposition des forces (à l'exception de celles du *M. pterygomandibularis*), selon les axes mécaniques du crâne, sont rapportées sur le tableau II. A partir de ce tableau nous pouvons construire des graphiques qui montrent l'action des muscles au niveau des articulations B, C, D et E.

Dans la fig. 15 nous avons les forces agissant en B, représentées par la composante f_{sp} , dirigée selon l'axe du ptérygoïde; cette force est responsable du déplacement vers l'arrière de l'articulation B, que joint les axes mécaniques du carré, mandibule et ptérygoïde.

D'après le graphique nous pouvons remarquer que les forces croissent de l'ouverture maximum à la fermeture, les muscles les plus efficaces étant ceux qui présentent les cotes fonctionnelles les plus hautes, soit les *Ms. adductor mandibulae externus medialis* et *profundus*.

Pour les muscles ayant une même cote fonctionnelle les courbes se confondent; toutefois celle du *M. adductor mandibulae posterior*

Tableau II. De la décomposition des forces selon les axes mécaniques du crâne et de la mandibule, pour les quatre positions d'ouverture buccale. Verticalement nous disposons les muscles, horizontalement nous représentons la force initiale f et les valeurs des décompositions: 1) selon l'axe mécanique de la mandibule (f_r et f_s); 2) selon les différents niveaux articulaires: en B, f_{sp} et f_q ; en C, f_e et f_n ; en D, f_j . 3) La résultante des forces agissant en D, $f_j + f_{sp}$.

	U		B		C		D		E		B		C		D		E		B		C		D		E														
	f_r	f_s	f_{sp}	f_q	f_m	f_n	f_j	$f_j + f_{sp}$	f	f_r	f_s	f_{sp}	f_q	f_m	f_n	f_j	$f_j + f_{sp}$	f	f_r	f_s	f_{sp}	f_q	f_m	f_n	f_j	$f_j + f_{sp}$													
Marsac	2	1,5	1,3	1,1	0,5	1	1,0	1,2	2	1,5	1,4	1,1	0,7	0,7	1,6	1,1	1,8	2	1,4	1,5	1	0,8	0,7	1,5	1	1,6	2	1,2	1,6	0,9	1	0,6	1,2	0,9	1,4				
Mammot	6	3,3	5	4,2	1,0	2,0	5,8	4	6,6	6	5,2	3,8	2,9	2,5	4,7	3,3	5,8	6	2,5	5,4	3,6	2,8	2,5	4,9	3,4	5,6	6	2	5,8	3	3,8	2,1	4,2	3	4,9				
Mammot	5,4	2,5	5	4,3	1,3	3	5,0	4,15	6,8	5,5	2,3	5,2	3,8	2,3	2,7	5,3	3,75	6,1	5,8	2	5,5	3,8	2,8	2,7	5,3	3,7	5,9	5,1	1,4	5	2,8	3,3	2	3,7	2,7	4,4			
Hppap	2	1,7	1	0,9	0,3	0,6	1,3	0,9	1,5	2	1,7	0,0	0,9	0,5	1,1	0,7	1,2	2	1,5	1,3	0,9	0,7	0,8	1,5	1	1,5	2	1,9	1,9	0,9	1	0,7	1,9	1	1,5				
Hppp	1	1	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
Mamp	2	0,7	1,9	1,5	0,5	1	2	1,4	2,3	2	0,7	2	1,5	0,9	1,1	2,2	1,4	2,9	2	0,6	2	1,4	1	1,1	2	1,3	1,6	2	0,4	2	1,1	1,3	0,8	1,6	1,2	1,9			
RcA.			11,7		6,5	11,65	19,2				9,9	7,5	9,25	17,3							10,7	7,8														8,7	6,2	8,8	14,2

fenesture

ouverture II

ouverture III

ouverture IV

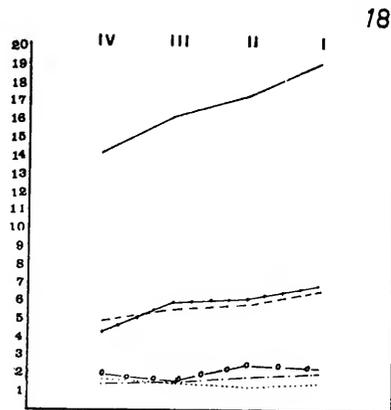
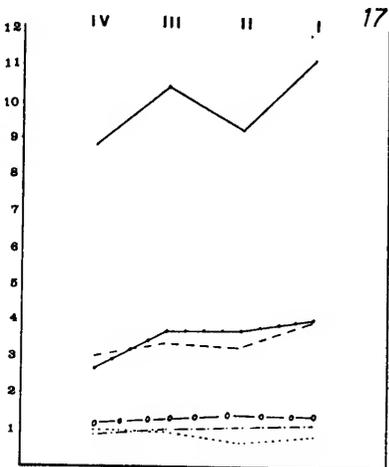
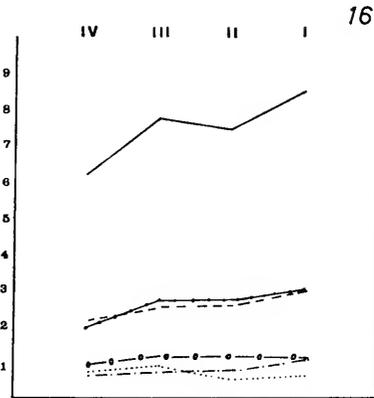
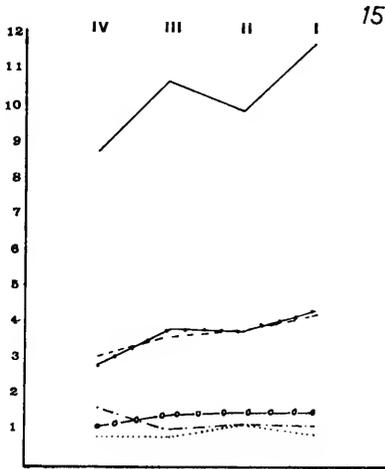


Fig. 15. Graphique des forces agissant sur l'articulation B. La valeur des cotes en ordonnée, les quatre positions d'ouverture buccale en abscisse, — résultante des forces fsp, la composante fsp; - - - *M. adductor mandibulae externus superficialis*; — — — *M. adductor mandibulae externus medialis*; — — — *M. adductor mandibulae externus profundus*; *M. pseudotemporalis superficialis*; ○ — ○ *M. adductor mandibulae posterior*. Fig. 16. Graphique des forces agissant sur l'articulation C. On utilise les conventions de la Fig. 15, la résultante étant celle des forces fm. Fig. 17. Graphique des forces agissant sur l'articulation D. On utilise les conventions de la fig. 15, la résultante étant celle des forces fj. Fig. 18. Graphique des forces agissant sur l'articulation E. On utilise les conventions de la fig. 15, la résultante étant celle des forces fj + fsp.

est un peu plus élevée, ce qui est dû au point d'insertion mandibulaire du muscle, car plus a est petit, plus f_s , et par conséquent, f_{sp} croissent.

On doit remarquer aussi, l'importance du *M. adductor mandibulae externus superficialis* au début de l'élévation mandibulaire. Les autres muscles travaillent davantage dans la position intermédiaire III et en fin de fermeture (position I).

Dans l'articulation C (fig. 16) nous analysons la force f_m qui abaisse le museau; là aussi il y a une croissance de la courbe de IV à I, et un pic dans la position intermédiaire III. Pour les forces ayant la même cote fonctionnelle le *M. adductor mandibulae posterior* est le plus efficace; le *M. adductor mandibulae externus superficialis* agissant dans ce cas, surtout en fin de fermeture.

Le graphique de la fig. 17 représente la force f_j nous remarquons que le dessin des courbes montre la même croissance vers la fin de la fermeture et le pic dans la position III.

Les courbes représentant la résultante des forces f_j et f_{sp} (fig. 18) qui agissent en E, montrent pour la résultante et pour les *Ms. adductor mandibulae externus medialis* et *profundus* une croissance graduelle de l'ouverture IV à la fin de la fermeture. Les *Ms. adductor mandibulae externus superficialis*, *pseudotemporalis superficialis* et *adductor mandibulae posterior* font exception, ils montrent une petite dépression dans la position III.

3. Décomposition des forces dans la projection horizontale

La décomposition des forces dans la projection horizontale met en évidence les résultats obtenus pour la projection sagittale.

En décomposant f (m. amep. dans la fig. 19) selon l'axe mécanique de la mandibule BE, on obtient la force de rotation f_r et la force de stabilisation f_s . La première tend à tirer la mandibule médialement, tandis que f_s la pousse vers l'arrière.

Pour la décomposition de f_s selon les axes mécaniques du crâne (fig. 20), on fait glisser cette force jusqu'à l'articulation carré-mandibule. Dans ce niveau articulaire on décompose f_s selon BA (axe mécanique du carré) et selon BG (axe mécanique de l'articulation carré-ptérygoïde).

La force agissant selon BA est nulle puisque A est supposé fixe. La composante qui porte sur BG agit en G qui est l'extrémité libre de EG (axe mécanique du ptérygoïde). Cette force que nous appelons f_a , se décompose en G, donnant une force de rotation qui tend à tirer le ptérygoïde vers l'intérieur, et une force de stabilisation dirigée vers E. Cette dernière est décomposée en E, en une force qui porte sur D et un autre qui agit en C. Celle agissant en D tire l'articulation pariétal-frontal vers l'extérieur, tandis que la deuxième force pousse le museau vers l'avant.

Par la décomposition en C on a une force tendant à tirer médialement le museau, et une force qui porte sur CD (axe mécanique du nasal). Cette dernière est nulle en projection horizontale, sa ligne d'action passant par A.

La décomposition de la forces du *M. adductor mandibulae externus profundus*, nous montre graphiquement que son action retentit sur l'extrémité distale du carré, vu qu'à partir de E nous avons des vecteurs très petits que nous pouvons négliger.

Les forces agissant en B et en G provoquent une rétraction et une abduction du carré.

La décomposition de la force représentant le *M. pterygomandibularis* (fig. 21) montre, comme nous l'avons vu pour le plan sagittal, que ce muscle agit en opposition aux autres muscles trigéminaux.

Sa composante f_s qui porte sur la mandibule agit dans le sens d'une traction vers l'avant. La décomposition de f_s selon BA et BG donne une force f_q (nulle parce qu'elle passe par A), et une force f_a qui agit en G dans le sens d'une poussée en direction mediale de cette articulation (fig. 22). A partir de E les forces sont petites, ce qui prouve, comme pour les muscles adducteurs, que l'action

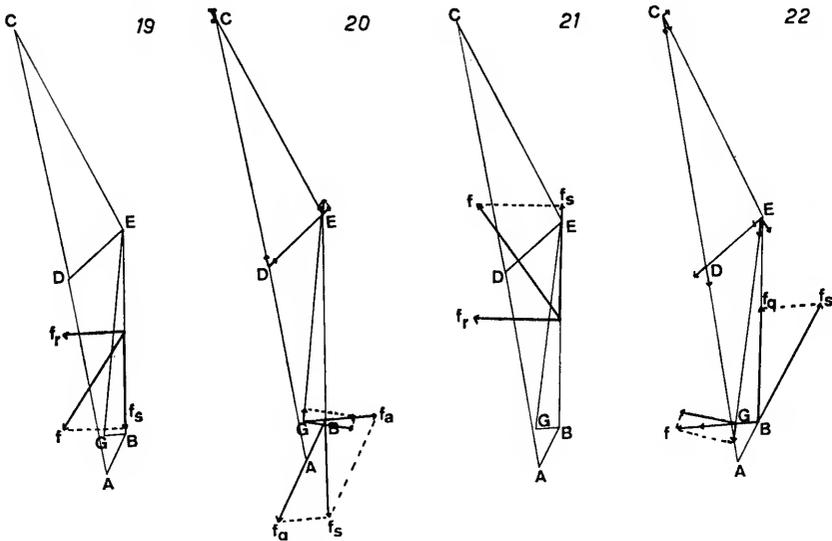


Fig. 19. Décomposition de la force du *M. adductor mandibulae externus profundus* selon l'axe mécanique de la mandibule en projection horizontale. BE, axe mécanique de la mandibule; f , force représentant le muscle; f_r , force de rotation de la mandibule; f_s , force de stabilisation de la mandibule. Fig. 20. Décomposition de la force de stabilisation de la mandibule (f_s) selon les axes mécaniques du crâne en projection horizontale. En B décomposition de f_s selon AB (f_q) et BG (f_a), en G décomposition de f_a selon EG, en E décomposition de la force selon CE et DE, en C décomposition de la force selon CD et DE, en E on signale les forces obtenues par les décompositions. Fig. 21. Décomposition de la force du *M. pterygomandibularis* selon l'axe mécanique de la mandibule en projection horizontale. BE, axe mécanique de la mandibule f , force représentant le muscle; f_r , force de rotation de la mandibule; f_s , force de stabilisation de la mandibule. Fig. 22. Décomposition de f_s , du *M. pterygomandibularis*, selon les axes mécaniques du crâne en projection horizontale. en B décomposition de f_s selon AB (f_q) et BG (f_a), en G décomposition de f_a selon EG, en E décomposition de la force selon DE et CE, en C décomposition de la force selon CD et DE, en E les forces obtenues par les décompositions.

musculaire, dans le plan horizontal, n'est efficace qu'au niveau des articulations carré-mandibule-ptérygoïde.

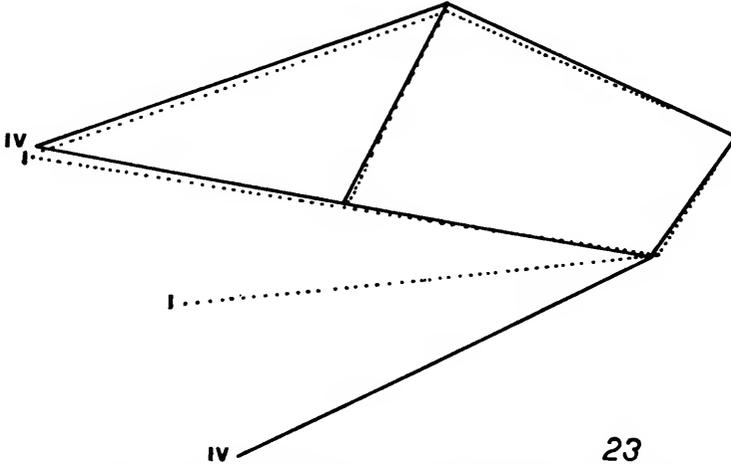


Fig. 23. Mouvement du crâne pendant l'élévation de la mandibule, en traits pleins l'ouverture maximum, en pointillé la fermeture.

DISCUSSION

Rôle probable des muscles lors de l'élévation de la mandibule

Les *Ms. adductor mandibulae externus medialis* et *profundus* sont les plus efficaces dans l'élévation de la mandibule, cela est dû à leur cote fonctionnelle, à leur insertion mandibulaire sur le processus coronoïde et à l'angle α (inclinaison des fibres). Ces muscles sont aussi ceux qui agissent en puissance, ses composantes de rotation fr étant situées en avant de la résultante générale, et à une distance d plus grande, par rapport au centre de rotation de la mandibule.

Le graphique du moment des forces (fig. 12), nous montre que ces muscles agissent davantage sur le temps final de la fermeture (positions I et II).

Les *Ms. adductor mandibulae externus superficialis* et *pseudo-temporalis superficialis* ont aussi une position qui est favorable à l'élévation de la mandibule. Ils sont situés tout près de la résultante (entre elle et le centre de rotation B) et agissent en vitesse. L'action de ces muscles est presque constante de l'ouverture maximum à la fermeture.

La composante de rotation du *M. pterygomandibularis* est nettement plus efficace dans la position d'ouverture IV et III; la cote fonctionnelle de ce muscle étant très élevée (comparable à celle des *Ms. adductor mandibulae externus medialis* et *profundus*); son moment de rotation s'approche de celui des *Ms. adductor mandibulae externus superior* et *pseudotemporalis superficialis*; cela étant dû à sa position très en arrière sur la mandibule.

Des *Ms. adductor mandibulae posterior* et *pseudotemporalis profundus* on peut dire qu'ils agissent surtout en vitesse, le moment de leurs forces de rotation est très bas.

Rôle des muscles dans la modification de la chaîne cinétique du crâne.

D'après les courbes représentant les différents niveaux articulaires (figs. 15, 16, 17) on observe que la résultante montre le même dessin en B, C et D; une élévation en III, une dépression en II, pour atteindre le point plus élevé en fermeture (I). Ce fait indique que les muscles agissent plus fortement au début et en fin de fermeture (position III et I).

Les muscles les plus efficaces sont les *Ms. adductor mandibulae externus medialis* et *profundus*; muscles ayant une cote fonctionnelle plus grande, mais étant aussi grâce à l'angle α .

De même, le *M. adductor mandibulae posterior* est plus efficace que les *Ms. adductor mandibulae externus superficialis* et *pseudotemporalis superficialis* (même cote fonctionnelle) dans la modification de la chaîne cinétique crânienne parce que son angle α est plus petit. Le *M. adductor mandibulae posterior* agit de façon constante dans les quatre positions d'ouverture buccale.

La courbe de la résultante des forces f_j et f_{sp} (fig. 18) qui porte sur E monte graduellement de l'ouverture IV à la fermeture I, ce fait pouvant indiquer que l'extrémité inférieure du jugal est poussée passivement vers l'arrière, tandis que les autres courbes moins uniformes montrent l'action plus directe des muscles sur les articulations. La position de E, intermédiaire entre les autres articulations est favorable aussi à un mouvement passif.

CONCLUSIONS

Dans l'élévation de la mandibule on distingue deux types de muscles, ceux qui agissent en puissance et ceux qui sont de vitesse.

Les premiers ont leur composante de rotation située avant le coronoïde (insertion sur le coronoïde) et sont aussi les muscles ayant le volume plus grand, coupé par des aponévroses bien développées. Ce sont les *Ms. adductor mandibulae externus medialis* et *profundus* situés dans les couches moyennes de la masse des muscles trigéminaux. Ces muscles sont les plus efficaces dans la rotation des mâchoires (fig. 12).

Les muscles agissant en vitesse sont les *Ms. adductor mandibulae externus superficialis*, *pseudotemporalis superficialis* et *profundus*, *adductor mandibulae posterior* et *pterygomandibularis*. Ces muscles, à l'exception du *M. pterygomandibularis* sont peu volumineux et montrent des faibles aponévroses. Le premier fait partie des couches superficielles, tandis que les *Ms. pseudotemporalis superficialis* et *profundus* et *adductor mandibulae posterior* sont des muscles des couches profondes.

Le *M. pterygomandibularis* qui possède un volume très considérable n'est pas très efficace dans l'élévation de la mandibule, car, nous le verrons plus bas, ce muscle a plutôt une fonction de suspension; dans la chaîne cinétique du crâne, il agit en opposition aux autres muscles trigéminaux.

Quant au *M. pseudotemporalis profundus* son importance est surtout comme muscle de vitesse, il agit exclusivement dans l'élévation de la mandibule; sa ligne d'insertion étant perpendiculaire à l'axe, il ne présente pas de composante de stabilisation.

Le *M. adductor mandibulae posterior* est le plus faible dans l'élévation des mâchoires. Par contre il a une action importante dans la chaîne cinétique du crâne. Sur ce point, les *Ms. adductor mandibulae externus medialis* et *profundus* sont les plus efficaces, celà, comme nous l'avons déjà remarqué, est dû à leur cote fonctionnelle et à un angle a petit.

L'action de ces muscles, plus celle des *Ms. adductor mandibulae externus superior* et *pseudotemporalis superficialis* provoque un glissement de l'extrémité inférieure du carré ce qui permet le déplacement du ptérygoïde vers l'arrière (fsp). Au niveau des articulations du jugal avec l'ectopérygoïde (palais) E, et toit crânien D, l'action des muscles élève le jugal et fléchit son extrémité inférieure (fig. 13). Le mouvement de la barre osseuse du jugal s'accompagne d'une rotation du museau vers le bas.

D'autre part, la décomposition des forces dans le plan horizontal, révèle une rétraction et une abduction du carré (fig. 20), alors que les composantes fr provoquent une adduction des mâchoires (fig. 19).

La composante fsp du *M. pterygomandibularis* pousse l'axe du ptérygoïde vers l'avant. Au niveau des articulations du jugal avec l'ectopérygoïde et le toit crânien, les composantes des forces tendent à baisser le jugal et à fléchir son extrémité inférieure vers l'avant; au niveau du museau les forces travaillent pour le faire tourner vers le haut.

L'action du *M. pterygomandibularis* dans la chaîne cinétique du crâne s'oppose donc à celle des autres muscles trigéminaux. Ce muscle ayant une composante de rotation active dans l'élévation de la mandibule, agit, comme l'a remarqué Iordansky (1970) dans la fixation de l'articulation mandibulaire et dans le transfert de la rétraction des forces du *M. adductor mandibulae externus*, de la mandibule au segment maxillaire.

REFERENCES

- ALEXANDER, R. M.
1968. *Animal mechanics*, 346 pp. Sidgwick & Jackson, London.
- BENNETT, M. G.
1908. A contribution to the study of the movement of the mandible. *Proc. Roy. Soc. Med.* (Sec. Odont.): 79-95.
- BÖKER, H.
1935. *Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere*, t. 1, 228 pp., Gustav Fischer, Jena.
- DULLEMEIJER, P.
1956. The functional morphology of the head of the common viper (*Vipera berus* L.). *Arch. Neerl. Zool.* 12: 387-497.
- EVANS, F. G.
1961. *Biomechanical studies of the musculoskeletal system*. 218 pp. Charles C. Thomas, USA.

FRAZZETTA, T. H.

1962. A functional consideration of cranial kinesis in Lizards. *J. Morph.* 3 (3): 283-320.
1966. Studies on the morphology and function of the skull in the Boidae (Serpentes). Part II. Morphology and function of the jaw apparatus in *Python sebae* and *Python molurus*. *Ibidem*, 118 (2): 217-295.

GANS, C.

1961. The feeding mechanism of snakes and its possible evolution. *Amer. Zool.* 1 (2): 217-227.
1966. The functional basis of the retro-articular process in some reptiles. *J. Zool. London* 150 (part 2): 273-277.
1969. Functional components versus mechanical units in descriptive morphology. *J. Morph.* 128 (3): 365-368.

GASPARD, M.

1967. Essai d'analyse bio-mécanique comparative de la mastication chez les Carnivores, les Anthropoïdes et l'Homme. *Rev. Fr. Odonto-Stomat.* 14 (1): 85-108.
1969. Contribution à l'étude de l'appareil masticateur et de la mastication des Carnivores. Thèse, Paris.

GOMES, N. M. B.

1970. Anatomie de la musculature trigéminal des Lacertiliens. Thèse Fac. Sci. Paris.

IORDANSKY, N. N.

1966. Cranial kinesis in Lizards; contribution to the problem of the adaptative significance of skull kinesis. *Zool. J.* 45 (9): 1398-1410 (en russe).
1970. Structure and biomechanical analysis of functions of the jaw muscles in the lizards. *Anat. Anz.* 127: 383-413.

JOLLIE, M. T.

1960. The head skeleton of the lizards. *Acta Zool.* 41: 1-164.

KLAAW, C. J. VAN DER

- 1948/52. Size and position of the functional components of the skull. A contribution to the knowledge of the architecture of the skull, based on data in literature. *Arch. Neerl. Zool.* 9: 1-561.

KURTH, L. E.

1942. Mandibular movements in mastication. *J. Amer. Dent. Assoc.* 19: 1769-1790.

ROMER, A. S.

1956. *Osteology of the Reptiles*. 772 pp. Univ. of Chicago Press

RUSSELL, D. A.

1965. Intracranial mobility in Mosasaurs. *Peabody Mus. Nat. Hist.* (86): 1-19.

STEINDLER, A.

1955. *Kinesiology of the human body*. 708 pp. Charles C. Thomas, Illinois, USA.

TARG, S.

1966. *Eléments de mécanique rationnelle*. 479 pp. Editions MIR, Moscou.

ZUSI, R. L.

1962. *Structural adaptations of the head and neck in the black skimmer*. 107 pp. Cambridge, Mass., USA.

